

Imagen de la cubierta frontal: macho adulto de *Iberolacerta cyreni* de las Lagunas del Trampal
Imágenes de la cubierta posterior: área cercana a la zona de estudio de la estación de esquí de
Vallnord en Andorra (arriba) / Circo de Cotatuero en Huesca (abajo)

Biología térmica de lagartijas
de alta montaña del género
Iberolacerta

Zaida Ortega Diago



VNIVERSIDAD
D SALAMANCA

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DPTO. DE BIOLOGÍA ANIMAL, PARASITOLOGÍA,
ECOLOGÍA, EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA

TESIS DOCTORAL

Biología térmica de lagartijas de alta montaña del género *Iberolacerta*

Memoria presentada por la Licenciada en Biología Zaida Ortega Diago para
optar al título de Doctor en Biología por la Universidad de Salamanca bajo la
dirección del Dr. Valentín Pérez Mellado.

Salamanca, 2015

A mi familia

D. Valentín Pérez Mellado, Catedrático de Zoología del Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola, de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca,

Certifica:

Que la tesis doctoral titulada “**Biología térmica de lagartijas de alta montaña del género *Iberolacerta***” ha sido realizada bajo su dirección por la Licenciada en Biología **Zaida Ortega Diago** en el Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca, que reúne todos los requisitos científicos y formales para ser defendida y optar al título de Doctora en Biología por la Universidad de Salamanca, y autoriza a que sea evaluada.

En Salamanca, a 1 de septiembre de 2015

Fdo. Valentín Pérez Mellado

Agradecimientos

Tengo que agradecer aquí la ayuda y el apoyo de tanta gente que seguro que se olvida más de una persona. Quien se eche en falta aquí, que me lo diga y le doy las gracias en persona tomando una caña tranquilamente.

Primero, gracias a Valentín: en lo profesional, por inculcarnos su pasión por la zoología y la costumbre de hacer bien todos los pasos de las investigaciones, y en lo personal por su apoyo y amistad durante estos años.

Muchas gracias a Javi por su gran ayuda y paciencia con el capítulo de meta-análisis, y a Puri y los otros profesores que tuve en el máster, que me motivaron para engancharme también a la estadística.

Agradezco a la Universidad de Salamanca por la beca FPI que he disfrutado durante cuatro años, y al Ministerio de Economía y Competitividad por los proyectos que han ayudado en parte al desarrollo de este trabajo: CGL2009-12926-C02-02 y CGL2012-39850-C02-02.

Un agradecimiento especial a Sergi Riba y Jordi Nicolau del Departament d'Agricultura i Medi Ambient de la Parroquia de Ordino, por facilitarnos un alojamiento estupendo en la salida de campo a Andorra y ayudarnos muy amablemente a localizar las poblaciones de lagartija pallaresa.

Además, hay mucha gente que me ha apoyado a nivel personal a lo largo de estos años y a los que siempre estaré agradecida. Lo primero, mis padres y hermano, y el resto de familia, que me han ayudado siempre en las situaciones más difíciles, tanto económicas como personales, intentaré recompensarlo en el futuro. A Koko y su familia, que también me ayudaron y tienen mi cariño ganado. Además, los compañeros y amigos del departamento, por su divertida compañía esas mañanas en el depar y en algunos viajes compartidos: Ana, Gonzalo y Alicia. Y también a los amigos de la carrera y de la vida charra en

general, que os quiero mucho pero no tengo espacio para nombraros a todos. Mario, además del depar, te incluyo también en carrera y vida charra, y además de la amistad y apoyo, agradezco tus consejos sobre estadística. También a esas Mostolillas sabias en las que he encontrado buenos amigos: Andrea, Judi, Mitxel y Sara. Igualmente, a los compañeros de otros trabajos a lo largo de estos años, con una mención especial a los relaciones públicas de Salamanca, que saben afrontar esta época de crisis y situaciones muy duras con gran sentido del humor y compañerismo: Paula, Javi, Salinas, y Luca, entre otros. Gracias a los amigos de Palencia de siempre: Sandra, Sara, Noe, Marta y toda la gente de Baltanás y alrededores que siempre me reciben con paciencia y simpatía. También un agradecimiento a los “contratesinandos”, por hacer mi último año en Salamanca inolvidable con su ritmo de blues, entre otras cosas, y en especial a Isa, que siempre me acoge en su casa con buena conversación y aún mejor música, casi como en aquella caseta de feria.

Por último, a Abraham, mi compañero en todos los ámbitos de la tesis. Hemos trabajado codo con codo en todo momento: desde los momentos más tediosos a los más raros, los más difíciles, y, por supuesto, los más felices, porque podríamos escribir varios libros con todo lo que hemos vivido en estos años. Me encanta trabajar contigo y haré porque nuestra amistad y “tándem científico” sea más duradero y sólido que las clavijas de Cotatuero, o que el caparazón de una tortuga mediterránea. Muchas gracias por todo, esta tesis también es tuya.

Me hace muy feliz teneros en mi vida.

Índice de contenidos

Resumen · Abstract	21
--------------------	----

1.	Introducción	27
	1.1. Biología térmica	29
	1.1.1. Introducción	29
	1.1.2. Heterogeneidad	32
	1.1.3. Sensibilidad térmica	34
	1.1.4. Termorregulación	36
	1.1.4.1. Protocolo de estudio de la termorregulación	38
	1.1.4.2. Costes y beneficios de la termorregulación	43
	1.1.4.2.1. Beneficios de la termorregulación	43
	1.1.4.2.2. Costes de la termorregulación	45
	1.1.4.2.3. Modelo de costes y beneficios de la termorregulación	46
	1.1.4.2.4. Costes no energéticos de la termorregulación	49
	1.2. El género <i>Iberolacerta</i>	52
	1.3. Los hábitats de montaña	59
	1.4. Objetivos de la tesis	62
2.	Material y métodos	65
	2.1. Temperaturas corporales (T_b)	67
	2.2. Temperaturas operativas (T_e)	69
	2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)	70
	2.4. Heterogeneidad del hábitat	73
	2.5. Cálculo de los índices de termorregulación	74

3.	Meta-análisis de la biología térmica de lacértidos	75
	Resumen	77
	3.1. Introducción	79
	3.2. Material y métodos	80
	3.2.1. Obtención de los datos	80
	3.2.2. Tamaños del efecto	82
	3.2.2.1. Diferencias de medias entre T_b y T_a	84
	3.2.2.2. Correlaciones entre T_b y T_a	85
	3.2.3. Codificación de los datos	86
	3.2.4. Análisis estadísticos	87
	3.2.4.1. Test de homogeneidad	88
	3.2.4.2. Integración de los tamaños del efecto	89
	3.2.4.3. Análisis de segmentación	90
	3.3. Resultados	94
	3.3.1. Meta-segmentación de las diferencias de medias	94
	3.3.1.1. Grupo de <i>primavera</i> y <i>otoño</i>	96
	3.3.1.2. Grupo de <i>verano</i>	97
	3.3.1.3. Grupo de <i>todo al año</i>	99
	3.3.2. Meta-segmentación de las correlaciones	101
	3.4. Discusión	104
	APÉNDICE: publicaciones del meta-análisis	111
4.	Influencia del cambio climático en la biología térmica de <i>Iberolacerta cyreni</i>	123
	Resumen	125
	4.1. Introducción	127
	4.2. Material y métodos	129
	4.2.1. Especie y zona de estudio	129
	4.2.2. Obtención de datos de biología térmica	131
	4.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)	131
	4.2.2.2. Datos de temperaturas de 1983-1989	132
	4.2.2.3. Temperaturas operativas (T_e)	132
	4.2.2.4. Rango de temperaturas preferidas (PTR)	132
	4.2.2.5. Heterogeneidad del hábitat	133
	4.2.3. Análisis de datos	133
	4.3. Resultados	134
	4.3.1. Resultados correspondientes a los datos de 1983-1989	134
	4.3.2. Resultados correspondientes a los datos de 2012	136
	4.3.3. Comparación entre los datos de 1983-1989 y los de 2012	141
	4.4. Discusión	144

5.	Biología térmica de <i>Iberolacerta galani</i> y <i>Podarcis bocagei</i> en sintopía	151
	Resumen	153
	5.1. Introducción	155
	5.2. Material y métodos	156
	5.2.1. Especies y zona de estudio	156
	5.2.1.1. <i>Iberolacerta galani</i>	156
	5.2.1.2. <i>Podarcis bocagei</i>	156
	5.2.2. Obtención de datos de biología térmica	160
	5.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)	160
	5.2.2.2. Temperaturas operativas (T_e)	160
	5.2.2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)	161
	5.2.2.4. Contribución del cambio estacional en el PTR a la termorregulación	161
	5.2.2.5. Heterogeneidad del hábitat y selección de microhábitats	163
	5.2.3. Análisis de datos	163
	5.3. Resultados	164
	5.3.1. Influencia de la estacionalidad en la biología térmica de <i>I. galani</i>	164
	5.3.2. Comparación entre <i>I. galani</i> y <i>P. bocagei</i>	168
	5.4. Discusión	180
6.	<i>Iberolacerta aurelioi</i>: influencia del viento en la biología térmica	187
	Resumen	189
	6.1. Introducción	191
	6.2. Material y métodos	192
	6.2.1. Especie y zonas de estudio	192
	6.2.2. Obtención de datos de biología térmica	193
	6.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)	193
	6.2.2.2. Temperaturas operativas (T_e)	195
	6.2.2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)	195
	6.2.2.4. Heterogeneidad del hábitat	195
	6.2.3. Análisis de datos	196
	6.3. Resultados	197
	6.4. Discusión	206

7.	Biología térmica de <i>Iberolacerta bonnali</i> en un circo glaciar protegido	211
	Resumen	213
	7.1. Introducción	215
	7.2. Material y métodos	215
	7.2.1. Especie y zona de estudio	215
	7.2.2. Obtención de datos de biología térmica	217
	7.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)	217
	7.2.2.2. Temperaturas operativas (T_e)	218
	7.2.2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)	218
	7.2.2.4. Heterogeneidad del hábitat	218
	7.2.3. Análisis de datos	219
	7.3. Resultados	219
	7.4. Discusión	227
8.	Biología térmica de <i>Iberolacerta monticola</i> en la Serra da Estrela (Portugal)	231
	Resumen	233
	8.1. Introducción	235
	8.2. Material y métodos	236
	8.2.1. Especie y zona de estudio	236
	8.2.2. Obtención de datos de biología térmica	237
	8.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)	237
	8.2.2.2. Temperaturas operativas (T_e)	238
	8.2.2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)	238
	8.2.2.4. Heterogeneidad del hábitat	239
	8.2.3. Análisis de datos	239
	8.3. Resultados	239
	8.4. Discusión	244
9.	Discusión general	247
10.	Conclusiones	267
11.	Referencias	271

Resumen

Todos los aspectos de la biología de los animales ectotermos están condicionados por las temperaturas corporales, que a su vez dependen mucho de las temperaturas del hábitat en que viven. Los hábitats de alta montaña imponen ciertas restricciones, siendo las más relevantes para la biología térmica de los animales, la corta duración del periodo de actividad diario y anual, y las bajas temperaturas ambientales.

En la presente tesis doctoral hemos abordado la biología térmica de cinco especies de lagartijas de alta montaña del género *Iberolacerta*: *I. cyreni*, *I. galani*, *I. aurelioi*, *I. bonnali*, e *I. monticola*. Para todas ellas, hemos estudiado sus sensibilidad térmica, y el grado en que son capaces de regular sus temperaturas corporales mediante el comportamiento, con los índices de exactitud de la termorregulación, de calidad térmica del hábitat y de eficacia de termorregulación. Para ello, hemos medido temperaturas corporales de actividad, temperaturas operativas como hipótesis nula de la termorregulación, y temperaturas seleccionadas en gradiente térmico de laboratorio. Además, mediante casos de estudio particulares, hemos evaluado: (1) el papel de la termorregulación conductual para contrarrestar el impacto del cambio climático sobre las temperaturas corporales, (2) el efecto del ajuste estacional del rango de temperaturas preferidas sobre la eficacia de termorregulación, (3) el reparto del nicho térmico en dos especies que conviven en sintopía, y (4) el impacto de la velocidad del viento sobre la eficacia de termorregulación.

Los resultados generales indican que las especies de *Iberolacerta* son especialistas en temperaturas bajas y que son unas excelentes termorreguladoras. En el caso de *I. cyreni*, hemos demostrado que las lagartijas contrarrestan el impacto del cambio climático mediante su termorregulación

conductual. En cuanto a *I. galani*, hemos encontrado que modifica su rango de temperaturas preferidas entre primavera y verano, y que ello conlleva una mayor eficacia de termorregulación en ambas estaciones. Además, hemos estudiado el reparto del nicho térmico entre *I. galani* y *Podarcis bocagei* en sintopía. Por último, hemos demostrado que un aumento en la intensidad del viento repercute significativamente en una disminución de la eficacia de termorregulación de *I. aurelioi*.

Todos los resultados de la tesis tienen una relevancia añadida debido al cambio climático en el que nos hallamos inmersos, que amenaza particularmente a estas especies de lacértidos ibéricos de alta montaña. Por lo tanto, se han discutido los resultados a la luz de este desafortunado fenómeno actual, con la esperanza de que las contribuciones al conocimiento de la biología térmica de los ectotermos sea de utilidad para poder evitar su extinción a medio plazo.

Abstract

All aspects of the biology of ectotherms are influenced by their body temperatures, which, in turn, depend heavily on the temperature of the habitat in which they live. High mountain habitats impose severe constraints, being the short length of the daily and the annual activity periods, together with the low ambient temperatures, the most relevant to the thermal biology of animals.

In this thesis, we address the thermal biology of five species of the high mountain lizard genus *Iberolacerta*: *I. cyreni*, *I. galani*, *I. aurelioi*, *I. bonnali*, and *I. monticola*. We have studied the thermal sensitivity of all of them, and the degree to which they are able to regulate their body temperatures behaviorally, assessing accuracy of thermoregulation, thermal quality of the habitat, and effectiveness of thermoregulation. To do this, we have measured body temperatures of activity, operative temperatures as null hypothesis of thermoregulation, and temperatures selected in laboratory thermal gradient. Additionally, in particular cases of study, we have evaluated: (1) the role of behavioral thermoregulation to buffer the impact of climate change in body temperatures, (2) the role of the seasonal shift of the preferred temperatures range in the effectiveness of thermoregulation, (3) the partition of thermal resources of two syntopic species, and (4) the impact of wind speed in the effectiveness of thermoregulation.

General results show that *Iberolacerta* species are cold-specialists, as well as excellent thermoregulators. In the case of *I. cyreni*, we have shown that lizards are buffering the impact of climate change by means of behavioral thermoregulation. With regard to *I. galani*, we have found that the shift of its preferred temperatures range between spring and summer entails a more effective thermoregulation for each season. In addition, we have studied the partition of the thermal niche between *I. galani* and *Podarcis bocagei* in sympatry.

Finally, we have shown that an increase in wind speed significantly affects the effectiveness in thermoregulation *I. aurelioi*.

All results of the thesis have an added importance due to the current climate change scenario, which is particularly threatening these species of lacertids of the Iberian mountains. Therefore, we have discussed all results in the light of this unfortunate phenomenon, with the hope that contributions to the knowledge of the thermal biology of ectotherms will be useful to prevent their extinction in the medium term.



Capítulo **1**
Introducción

Es casi imposible plantear una cuestión sobre la biología de los reptiles en la que la termorregulación no esté directamente involucrada (Cowles y Bogert, 1974).

1.1. Biología térmica

1.1.1. Introducción

Hace casi dos siglos que se investiga en el ámbito de la biología térmica de los animales. La temperatura mide la energía cinética de las moléculas, es decir, su movimiento. Esta variable física es de suma importancia, ya que condiciona todos los aspectos de la vida en la Tierra. La razón para ello es que la velocidad de las reacciones químicas varía notablemente con la temperatura. Los seres vivos son combinaciones únicas de reacciones bioquímicas, por lo que no es de extrañar la gran influencia de la temperatura del ambiente sobre la vida. Las especies han evolucionado produciendo una rica diversidad de respuestas bioquímicas a la temperatura, alterando las estructuras de los reactivos o incluso la naturaleza de las reacciones (Pörtner, 2002).

Las características físicas de la Tierra desencadenan variaciones climáticas que condicionan la evolución de la vida en el planeta. Además de la latitud, la altitud, y el tiempo atmosférico, la estructura del hábitat en el que vive un organismo influye de modo significativo en la oferta de temperaturas disponibles para su vida. A partir de tales fuentes de variación, se manifiestan

las dos dimensiones que definen las estrategias de los organismos para enfrentarse a la heterogeneidad térmica: la **sensibilidad térmica** y la **termorregulación**.

La **sensibilidad térmica** describe el grado en el que el rendimiento fisiológico de un organismo depende de la temperatura, creando un gradiente de opciones de sensibilidad que va desde los especialistas térmicos, esto es, los organismos cuyo rendimiento es óptimo en un rango estrecho de temperaturas, a los generalistas térmicos, u organismos capaces de funcionar bien en un amplio rango de temperaturas (Figura 1.1).

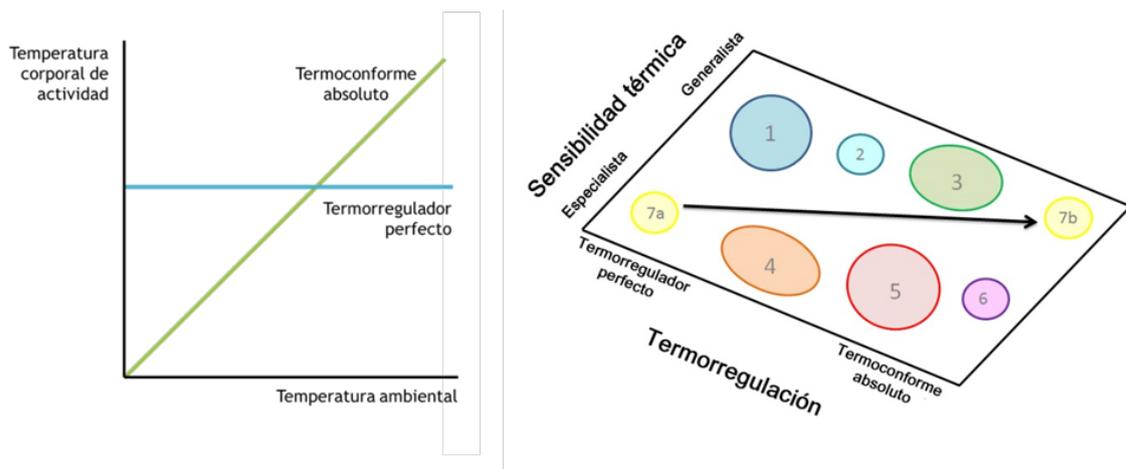


Figura 1.1. En la gráfica de la izquierda se representan, de forma simplificada, la relación que cabe esperar entre la temperatura ambiental y la temperatura corporal en un organismo termoconforme frente a un termorregulador perfecto. El esquema de la derecha muestra el gradiente de opciones que crearían las dos dimensiones de la biología térmica (sensibilidad a la temperatura y termorregulación) para las diferentes especies. Hay que destacar que algunas poblaciones cambiarían su estrategia térmica estacionalmente o durante el desarrollo (en el ejemplo, la población teórica 7a comienza siendo un termorregulador especialista, para pasar a ser después una población de termoconformes generalistas en 7b). Gráfico modificado de Angilletta (2009).

Por otro lado, la **termorregulación** es la capacidad de los organismos de regular activamente su temperatura corporal, creando un gradiente de opciones que va desde los termoconformes absolutos, esto es, organismos cuya

temperatura corporal es igual a la del ambiente en todo momento, a los termorreguladores perfectos, esto es, organismos cuya temperatura corporal es prácticamente independientemente de la temperatura ambiental (Figura 1.1). Todos los organismos se sitúan en algún punto dentro de ese continuo (Angilletta, 2009).

A su vez, las características térmicas del medio influyen en las características de los rasgos vitales de los organismos, de forma que terminan por condicionar la edad y tamaño de madurez sexual, o el número y tamaño de crías (Adolph y Porter, 1993; Angilletta *et al.*, 2004). En definitiva, los factores térmicos imponen presiones selectivas que conllevan la evolución de las especies en ambiente cambiantes, a través de la sensibilidad térmica, la termorregulación y las características de sus rasgos vitales, ya que estos tres factores son los que condicionarían la adaptación de los organismos a su ambiente (Angilletta, 2009).

Respecto a la termorregulación, ésta puede condicionar la sensibilidad térmica futura, a la vez que una mayor sensibilidad térmica también supone que la termorregulación tenga que ser más precisa para poder llegar a obtener un buen rendimiento fisiológico (Angilletta, 2009). Dentro de la termorregulación, tenemos que tener en cuenta un **modelo de costes y beneficios**. Los beneficios están claros: si el rendimiento de un organismo es óptimo para un rango de temperaturas, regular su temperatura corporal para que se sitúe dentro de dicho rango optimizará el funcionamiento fisiológico del organismo. Sin embargo, los costes son muy variados y dependen tanto de características del hábitat, como la climatología y la heterogeneidad de los microhábitats, como de las propias estrategias de termorregulación que empleen los organismos y de sus interacciones con otros seres vivos (Sears y Angilletta, 2015).

1.1.2. Heterogeneidad

Si un organismo tiene la misma temperatura que su ambiente, ambos se encuentran en equilibrio térmico, de modo que no existe ningún intercambio de calor entre ellos. Sin embargo, si un organismo y su ambiente difieren en la temperatura, el cuerpo más caliente perderá calor para cedérselo al frío, que lo ganará. Este flujo de calor sucede a través de una gran variedad de procesos físicos, cuya importancia relativa varía dependiendo del tipo de hábitat (Gates, 1980). Así, los modos de intercambio de calor que más influyen en los reptiles terrestres son la conducción, la convección, la radiación y la evaporación (Tracy, 1982; ver Figura 1.2).

En realidad, es imposible que los organismos logren un equilibrio térmico con su hábitat. Los movimientos de la Tierra con respecto al Sol conducen a una continua redistribución del calor por todo el planeta. Por lo tanto, los seres vivos deben enfrentarse con cambios térmicos, que se manifiestan en cuatro escalas temporales: (1) los ciclos diarios debidos a la variación en la intensidad de la radiación solar por la rotación de la Tierra, (2) los cambios debidos a fenómenos atmosféricos, como la velocidad del viento o la cobertura de nubes, que muchas veces son rápidos e impredecibles, (3) los cambios estacionales debidos a la traslación de la Tierra alrededor del Sol, y (4) los cambios cíclicos o direccionales a lo largo de los años, como serían el fenómeno de El Niño, las glaciaciones, o el cambio climático inducido por el hombre (Angilletta, 2009). Así, un reptil estará sometido a diferentes combinaciones de estas fuentes de intercambio térmico, dependiendo, por un lado, de dónde se localice, debido a las variaciones latitudinales, altitudinales y climatológicas, y, por otro lado, de su estilo de vida, si es acuático, fosorial, terrestre, etc. Todos estos factores determinarán las temperaturas ambientales disponibles para la termorregulación de un animal.

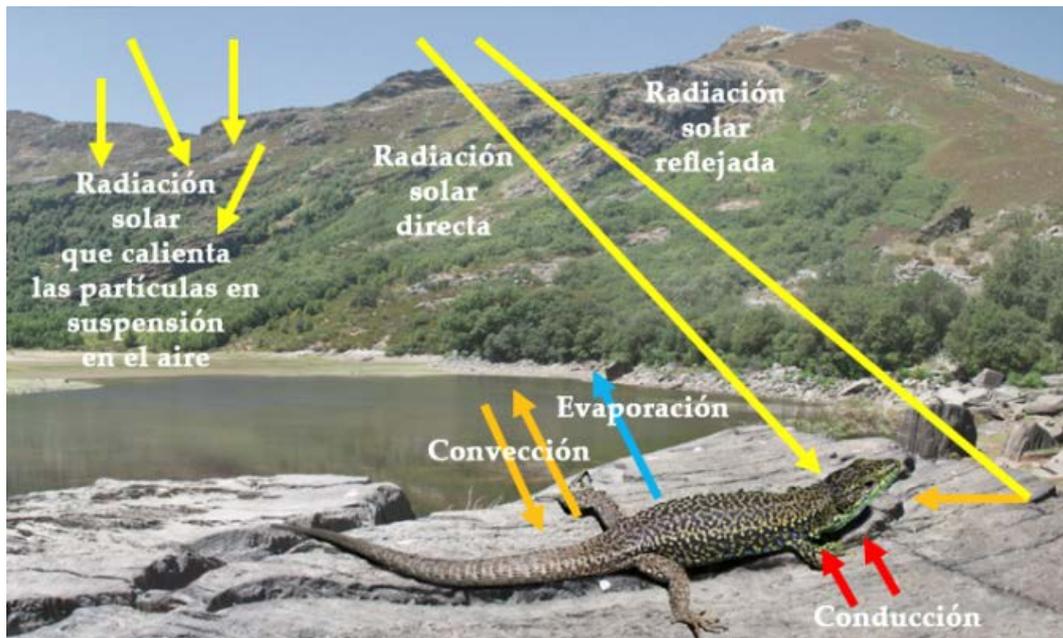


Figura 1.2. Diferentes formas de intercambio de calor con el ambiente que influyen en la termorregulación de un pequeño ectotermo terrestre.

Recientemente, se ha demostrado que la **heterogeneidad espacial del hábitat** influye en la termorregulación de los animales tanto o más que la propia temperatura ambiental (Sears y Angilletta, 2015). Por heterogeneidad espacial entendemos, en la escala del animal que estemos estudiando, tanto la abundancia como la distribución de los microhábitats térmicamente favorables para dichos organismos. Por lo tanto, la termorregulación de los reptiles depende en gran medida de la distribución de los microhábitats térmicamente favorables, ya que éstos condicionan de modo muy significativo los costes de la termorregulación (Huey y Slatkin, 1976; Sears y Angilletta, 2015). Además, cuanto menor sea el tamaño corporal del reptil estudiado, más influye la heterogeneidad en la reducción de los costes energéticos de termorregulación (Sears y Angilletta, 2015), dado que a menor tamaño corporal, menos tardan también en calentarse y enfriarse al moverse de un microhábitat a otro (Stevenson, 1985; Seebacher y Shine, 2004; Christian *et al.*, 2006). Por último, las

dos características que más influyen en la heterogeneidad espacial de los microhábitats térmicamente favorables serían la estructura vegetal y la estructura topográfica del hábitat (Sears y Angilletta, 2015). Por ejemplo, se podría esperar que los hábitats llanos y con escasa vegetación conllevaran costes más elevados si esa vegetación se encuentra muy dispersa que si está distribuida de forma regular, y que conllevaran costes más elevados que los paisajes con mayor relieve, que también ofrecerían más opciones de termorregulación (Sears *et al.*, 2011; Sears y Angilletta, 2015).

Las variaciones espaciales y temporales en las temperaturas ambientales imponen presiones selectivas, tanto en la sensibilidad térmica como en las estrategias de termorregulación y en los rasgos vitales de los organismos. Así, la influencia de la heterogeneidad térmica en el impacto evolutivo depende tanto de la magnitud como la predictibilidad de los cambios térmicos. Los cambios diarios y estacionales pueden ser extremos, pero son predecibles. Sin embargo, la variación estocástica entre días y años complica la adaptación a esos ciclos predecibles. Además, la magnitud relativa de los cambios predecibles e impredecibles varía también con la latitud. Por último, el tamaño, la movilidad, y el estilo de vida de un animal, también determinan su percepción de la heterogeneidad térmica (Sears *et al.*, 2011).

1.1.3. Sensibilidad térmica

Las limitaciones que impone la temperatura sobre las reacciones bioquímicas nos señalan la sensibilidad térmica de todas las funciones vitales, desde el nivel celular al nivel de organismo (Pörtner, 2002). Las respuestas térmicas a todos los niveles de organización biológica se describen como **plasticidad fenotípica**, esto es, como la capacidad de un organismo para

producir fenotipos diferentes en respuesta a cambios en el ambiente (Seebacher, 2005). A su vez, la mayor parte de la investigación en esta área se centra en el concepto de **norma de reacción** (Glanville y Seebacher, 2006; Kingsolver y Huey, 2008). Una norma de reacción describe la relación entre una variable ambiental continua y una variable fenotípica continua (West-Eberhard, 2003), por lo que representa el rango de respuestas fenotípicas que expresaría un genotipo a lo largo de un determinado gradiente ambiental. Así, las **normas de reacción térmica** modelan la relación de la temperatura con cualquier aspecto del comportamiento, la fisiología, la morfología o los rasgos vitales de los animales (DeWitt y Langerhans, 2004).

Las especies han evolucionado en una gran diversidad de normas de reacción térmicas. Las normas de reacción térmica para el rendimiento de los organismos se conocen habitualmente como **curvas de rendimiento térmico**. Ese rendimiento es una medición de la capacidad del organismo para una función determinada, expresada normalmente como una tasa de probabilidad (Huey y Stevenson, 1979; Angilletta *et al.*, 2002a). Algunas medidas habituales de curvas de rendimiento térmico incluyen la locomoción (Herrel *et al.*, 2007; Logan *et al.*, 2014; Phillips *et al.*, 2014), el forrajeo (Avery *et al.*, 1982), la asimilación de nutrientes (Du *et al.*, 2000; Zhang y Ji, 2004), el crecimiento (Autumn y De Nardo, 1995; Angilletta *et al.*, 2004; Kingsolver *et al.*, 2004), el desarrollo (Shi y Ge, 2010), la fecundidad (Angilletta, 2006), la supervivencia (Asbury y Angilletta, 2010), o la respuesta inmune (Butler *et al.*, 2013; Meylan *et al.*, 2013; Raffel *et al.*, 2013). Todas estas funciones comparten la importante propiedad de responder de forma rápida, y normalmente irreversible, a cambios en las temperaturas.

En principio, se puede pensar que la solución perfecta sería la de un generalista térmico que adaptase su fisiología para obtener un rendimiento máximo en un amplio rango de temperaturas y no tuviera que termorregularse.

Sin embargo, existe un compromiso entre la sensibilidad térmica y la termorregulación (Angilletta, 2009). Los especialistas térmicos tienen que termorregularse cuidadosamente para lograr su rango óptimo de rendimiento, con los costes que eso conlleva, mientras que los generalistas no necesitarían esforzarse tanto en la termorregulación para lograr un rendimiento óptimo. No obstante, una mejor termorregulación parece ir asociada también con un mejor rendimiento fisiológico, en lo que se conoce como la hipótesis *hotter is better* (Angilletta *et al.*, 2010). Por lo tanto, ser un especialista térmico y un termorregulador preciso también conllevaría claros beneficios fisiológicos (Asbury y Angilletta, 2010). De esta forma, la estrategia óptima en cada caso, entre el gradiente creado por la sensibilidad térmica y la termorregulación, dependerá de las condiciones térmicas del hábitat, de las limitaciones evolutivas que arrastre cada población por su historia evolutiva pasada, y de la interacción con el resto de organismos con los que comparte el hábitat, según diferentes modelos de costes y beneficios (Angilletta, 2009). La investigación sobre las curvas de rendimiento térmico trata de dilucidar cómo responden las diferentes funciones biológicas a la heterogeneidad térmica del ambiente, ya sea diaria, estacional, atmosférica o direccional a través del estudio de modelos de optimización (Angilletta *et al.*, 2002b; Asbury y Angilletta, 2010). No obstante, aunque muchos modelos de optimización consideran el compromiso entre la sensibilidad térmica y la termorregulación, de momento no predicen bien las observaciones empíricas (Angilletta, 2009).

1.1.4. Termorregulación

Aunque las temperaturas ambientales varíen mucho, la mayoría de los animales son capaces de regular su temperatura corporal en mayor o menor grado. La termorregulación no implica necesariamente que el individuo tenga

que mantener una temperatura corporal diferente de la del ambiente, si no que sea capaz de mantener su temperatura corporal con una media y variabilidad determinadas, mediante mecanismos de percepción y respuesta a las condiciones del ambiente externo (Angilletta, 2009).

Hasta la primera mitad del siglo XX, se clasificaba a los animales en homeotermos y poiquilotermos. Los animales homeotermos, o “de sangre caliente”, serían capaces de mantener su temperatura corporal relativamente estable, mientras que los animales poiquilotermos o “de sangre fría” no contarían con esa capacidad, por lo que estarían condicionados por las variaciones térmicas del hábitat (Cowles y Bogert, 1974). Con los primeros estudios de temperaturas de reptiles, se empezó a saber que muchos animales tradicionalmente considerados “de sangre fría” eran sin embargo capaces de mantener unas temperaturas corporales notablemente estables y elevadas (Cowles y Bogert, 1974). Por eso, Cowles (1940) propuso utilizar los términos endotermo y ectotermo, que ponían el énfasis en la fuente de energía utilizada por el animal para termorregularse más que en la propia capacidad o no de hacerlo (Cowles y Bogert, 1974; Pough y Gans, 1982). Según esta clasificación, los animales **endotermos**, mamíferos y aves, son los capaces de producir el suficiente calor metabólico para mantener una temperatura corporal adecuada para su vida. Por otro lado, los reptiles son animales **ectotermos**, ya que dependen principalmente del ambiente para obtener la temperatura necesaria para sus actividades diarias, con un aporte mucho menor del metabolismo. Sin embargo, aunque obtengan el calor de fuentes externas, muchas especies de reptiles son capaces de mantener su temperatura corporal dentro de un rango bastante estrecho cuando se encuentran activos, por lo que no sería apropiado clasificarles de poiquilotermos (Cowles y Bogert, 1974).

No obstante, no todos los reptiles muestran la misma capacidad de termorregulación (ver Figura 1.1). Así, algunos son más termoconformes, es

decir, carecen en gran medida de una capacidad de termorregulación conductual y muestran un amplio rango de temperaturas corporales de actividad (Hertz *et al.*, 1993; Herczeg *et al.*, 2006). Por el contrario, otros reptiles son termorreguladores más precisos, manteniéndose activos bajo un rango más estrecho de temperaturas corporales (Bauwens *et al.*, 1996; Gvozdík, 2002). Por lo tanto, existe un amplio gradiente de estrategias entre el termoconformismo absoluto y la termorregulación perfecta (Figura 1.1), y el lugar en el que se sitúa una población dentro de ese gradiente depende de muchos factores que aún no entendemos por completo (Angilletta, 2009).

1.1.4.1. Protocolo de estudio de la termorregulación

Hertz *et al.* (1993) desarrollaron un protocolo para cuantificar el comportamiento termorregulador, destinado especialmente a saurios de pequeño tamaño. Para aplicar este protocolo se necesita obtener tres tipos de temperaturas: (1) las temperaturas preferidas o seleccionadas en un gradiente térmico (T_{set}), (2) las temperaturas operativas disponibles en el hábitat (T_e), y (3) las temperaturas corporales de los animales activos en el campo (T_b). A partir de la obtención de estos tres tipos de temperaturas, Hertz *et al.* (1993) plantearon estudiar tres cuestiones sobre la termorregulación: (1) la precisión de termorregulación, (2) la exactitud de termorregulación, y (3) la eficacia de termorregulación.

La **temperatura operativa** (T_e) es una estimación de la temperatura corporal que alcanzaría un ectotermo si se hallase en equilibrio térmico con su entorno en un lugar o momento dado, es decir, si no se termorregulase. La temperatura operativa integra los efectos de los diferentes procesos que pueden afectar a la temperatura corporal, como la radiación, la conducción, o la

convección (Pough y Gans, 1982). Por lo tanto, representa el equilibrio térmico de un objeto inanimado debido principalmente a su tamaño, forma y color (Bakken *et al.*, 1981; Hertz, 1992a; Hertz *et al.*, 1993), por lo que se utiliza como hipótesis nula de la termorregulación (Hertz *et al.*, 1993).

La **precisión de termorregulación** estudia la termorregulación de los organismos cuando están libres de restricciones ecológicas. Para ello, se miden las **temperaturas seleccionadas** (T_{set}) por los animales en un gradiente térmico de laboratorio. De entre todas las T_{set} medidas en el experimento del gradiente térmico, se calcula un rango central, conocido como rango *set-point* o **rango de temperaturas preferidas (PTR, de sus siglas en inglés)**, para representar la variación térmica que tendrían los animales si no tuviesen ninguna restricción ecológica, es decir, la precisión de termorregulación. Se asume que el óptimo térmico de rendimiento de la población de estudio coincide con este rango de temperaturas preferidas (Hertz *et al.*, 1993). La mayoría de investigadores calculan el rango de temperaturas preferidas como el 50% central de las T_{set} medidas en el laboratorio, aunque unos pocos prefieren considerar el 80% central de las T_{set} como rango de temperaturas preferidas (Blouin-Demers y Nadeau, 2005). En la presente tesis nos referiremos como “PTR”, por defecto, o “50% PTR” al rango *set-point* considerando el 50% de las T_{set} , y como “80% PTR” al rango *set-point* considerando el 80% de las T_{set} , mucho menos común en la literatura científica.

La **exactitud de la termorregulación** considera el grado en el que un organismo mantiene sus temperaturas corporales de actividad dentro del rango de temperaturas preferidas o PTR. Para estimarlo, Hertz *et al.* (1993) crearon el índice de exactitud de la termorregulación (\bar{d}_b), que se calcula como la media absoluta de la desviación de cada T_b con respecto al rango PTR. Así, como el índice mide la cantidad de la desviación de la temperatura corporal con respecto al óptimo, cuanto mayor es el valor de \bar{d}_b , menor es la exactitud de

termorregulación, y viceversa. El índice \bar{d}_b nos proporciona una forma de comparar el grado en que las T_b de los individuos en su ambiente natural se corresponden con las temperaturas seleccionadas en ausencia de las limitaciones, bióticas o abióticas, que imponen las condiciones naturales. En definitiva, el índice \bar{d}_b proporciona una medida del grado en que un ectotermo muestra T_b fuera del rango de temperaturas óptimas. En principio, un valor elevado de \bar{d}_b nos estaría indicando una baja exactitud de termorregulación, ya que la T_b media caería claramente fuera del rango PTR. Sin embargo, esa baja exactitud de termorregulación no implica necesariamente que los individuos sean termoconformes, ya que puede suceder que la calidad térmica del hábitat sea tan mala que los esfuerzos de los individuos por termorregularse no puedan lograr mantener sus T_b dentro del rango óptimo. Por el contrario, tampoco un valor bajo \bar{d}_b implica necesariamente una termorregulación cuidadosa, ya que puede suceder, sencillamente, que el microhábitat tenga una calidad térmica tan favorable que los individuos no tengan que hacer esfuerzo alguno para termorregularse (Hertz *et al.*, 1993).

Para discernir si un mismo valor bajo de \bar{d}_b está reflejando a un termoconforme en un hábitat favorable en el que las temperaturas ambientales coinciden con las óptimas, o si, por el contrario, un valor bajo de \bar{d}_b pertenece en realidad a un buen termorregulador que vive en hábitat muy desfavorable, necesitamos conocer la **calidad térmica del hábitat**. El índice de la calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) se calcula como la media absoluta de cada T_e respecto al rango PTR (Hertz *et al.*, 1993). Cuanto mayor es el valor de \bar{d}_e peor es la calidad térmica del hábitat, y viceversa. La mayor parte de los costes de termorregulación están relacionados con la calidad térmica del hábitat. Sin embargo, recientemente se está advirtiendo del gran problema del índice \bar{d}_e , ya que ignora la estructura espacial del hábitat. Aunque un hábitat con unas T_e medias que se alejasen de las temperaturas óptimas del PTR, es decir, con un

valor alto de \bar{d}_e , podría indicar que el coste de termorregulación es mayor, es muy importante considerar también lo agrupados o dispersos que se encuentran los microhábitats térmicamente favorables dentro de él (Sears y Angilletta, 2015). Después de todo, \bar{d}_e sólo nos informa sobre la diferencia media entre las T_e y las T_{set} , y falla en capturar la varianza estadística o la distribución espacial de las T_e . Si no controlamos la varianza ambiental y la estructura espacial, el uso de \bar{d}_e para estimar los costes energéticos puede llevarnos a conclusiones erróneas (Blouin-Demers y Nadeau, 2005; Sears y Angilletta, 2015). En la presente tesis se han considerado también la heterogeneidad espacial y la heterogeneidad térmica del hábitat (ver Capítulo 2).

Hay que tener presente en todo momento el **significado contra-intuitivo de estos índices de exactitud de termorregulación y de calidad térmica del hábitat** para interpretar correctamente los resultados de la presente tesis doctoral. Por lo tanto, si una especie logra una exactitud de termorregulación elevada, significa que sus T_b se aproximan a su PTR, por lo que mostrará valores bajos del índice de exactitud de la termorregulación (\bar{d}_b), y viceversa. De forma análoga, si un hábitat tiene una calidad térmica elevada, es porque las T_e que ofrece están próximas al PTR de la especie de estudio, por lo que el índice de calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) mostrará un valor bajo, y viceversa (Hertz *et al.*, 1993).

Cuando las desviaciones de las temperaturas corporales de los animales de estudio (T_b) con respecto al óptimo de la especie son menores que las desviaciones de las temperaturas operativas (T_e), que reflejan las de un animal que no se termorregulase conductualmente, con respecto al óptimo de la especie, es decir, cuando \bar{d}_b es menor que \bar{d}_e , entonces podemos asumir que los individuos no se comportan de una forma aleatoria respecto a las temperaturas de su hábitat. En este caso, podemos suponer que se están termorregulando

activamente gracias a su comportamiento. Así, usando los valores de \bar{d}_b y \bar{d}_e , Hertz *et al.* (1993) idearon el índice de **eficacia de termorregulación** (E), que se calcula como:

$$E = 1 - \frac{\bar{d}_b}{\bar{d}_e}$$

A partir del valor de E , podremos inferir la intensidad relativa de la termorregulación. Según este índice, un uso aleatorio de los microhábitats llevará a un valor de E igual a 0, mientras que una termorregulación perfecta, mediante una selección cuidadosa de los microhábitats más favorables, llevará a un valor de E igual a 1. Por lo tanto, el valor de E está acotado entre 0 y 1, de forma que, en principio, cuanto mayor es el valor de E , mayor es la eficacia de termorregulación de la especie de estudio. Excepcionalmente, podrían darse valores negativos de E si los individuos evitasen activamente los microhábitats térmicamente favorables, si, por ejemplo, estuviesen lejos de las fuentes de alimento, o porque en ellos existiese una gran presión de depredación.

De cualquier forma, como un mismo valor de E puede ser el resultado de muy diversas combinaciones de \bar{d}_b y \bar{d}_e , es necesario estudiar cada caso concreto, junto con la estructura espacial del hábitat y el conocimiento sobre la fisiología de la especie, para hacernos una idea realista de la capacidad termorreguladora de una especie en una determinada población (Angilletta, 2009; Sears y Angilletta, 2015).

Resumen del protocolo de estudio de la termorregulación (Hertz *et al.*, 1993)

T_b: temperatura corporal de actividad

T_e: temperatura operativa (si no se termorregulase conductualmente)

PTR: rango de temperaturas preferidas (óptimo)

d_b: índice de exactitud de termorregulación, media de las desviaciones entre las T_b y el PTR

d_e: índice de calidad térmica del hábitat, media de las desviaciones entre las T_e y el PTR

E: eficacia de termorregulación, grado en que las temperaturas corporales de los individuos de estudio se aproximan al óptimo más que las temperaturas operativas

$$E = 1 - \frac{\bar{d}_b}{\bar{d}_e}$$

E = 1, termorregulador perfecto

E = 0, termoconforme absoluto

Figura 1.3. Resumen del protocolo de estudio de la termorregulación desarrollado por Hertz *et al.* (1993).

1.1.4.2. Costes y beneficios de la termorregulación

1.1.4.2.1. Beneficios de la termorregulación

La termorregulación habría evolucionado para mejorar el rendimiento en ambientes cambiantes (Angilletta, 2009). Así, un organismo que regula bien su temperatura corporal puede asegurarse un nivel de rendimiento cercano al máximo. Dado que la termorregulación contrarresta la heterogeneidad térmica del ambiente, los especialistas térmicos que también lograsen una buena eficacia de termorregulación alcanzarían un mayor rendimiento que los generalistas termoconformes (Angilletta *et al.*, 2010). Alternativamente, también existiría la posibilidad potencial de evolucionar a un óptimo térmico que fuera la temperatura promedio del ambiente, y que maximizase el rendimiento sin necesidad de asumir los costes de una termorregulación activa. Sin embargo, la mayoría de las especies de ectotermos regulan sus temperaturas para lograr

unos rangos óptimos más elevados que el promedio de las temperaturas ambientales (Kingsolver y Huey, 2008).

Probablemente, el hecho de mantener unas temperaturas corporales elevadas sirva en los ectotermos para superar las limitaciones termodinámicas de sus reacciones bioquímicas (Angilletta *et al.*, 2010), ya que las tasas catalíticas aumentan al aumentar la temperatura. Así, cuando los efectos de las estructuras enzimáticas se combinan con las temperaturas ambientales, la ventaja de tener una temperatura corporal elevada y una estructura enzimática rápida sobrepasaría a las ventajas de una estructura enzimática estable pero lenta, a temperaturas menores. Como consecuencia, un organismo con un óptimo térmico elevado debería de funcionar mejor que un organismo con un óptimo térmico más bajo, que es lo que se conoce como hipótesis de *hotter is better*. En definitiva, los beneficios de la termorregulación son sencillos pero relevantes para el rendimiento de los organismos (Angilletta *et al.*, 2002b; Angilletta, 2009; Asbury y Angilletta, 2010).

Para investigar los beneficios de la termorregulación, hay que conocer cómo afectan las limitaciones termodinámicas a las funciones bioquímicas, y cómo se traduce eso finalmente en términos de rendimiento. En general, los estudios parecen apoyar a la hipótesis *hotter is better* (Kingsolver y Huey, 2008; Angilletta *et al.*, 2010). Sin embargo, la magnitud del efecto termodinámico se desvía en muchos estudios de lo que predice la teoría metabólica. Si se cumple la hipótesis *hotter is better*, deberíamos de esperar un aumento en el rendimiento máximo cuando la selección permita un óptimo más elevado. Lo que sucede es que los efectos termodinámicos encontrados difieren considerablemente dependiendo de en qué especies y para qué funciones se estudie el rendimiento (Kingsolver y Huey, 2008). Por lo tanto, se necesitan más estudios para entender la variación en el efecto termodinámico y en los mecanismos que permiten a ciertos linajes sobrepasar esas limitaciones. Por ahora, la mayoría de datos

sugieren que los organismos se beneficiarían de una adaptación a temperaturas elevadas, siempre que combinaran esa adaptación con una termorregulación cuidadosa (Angilletta *et al.*, 2010).

1.1.4.2.2. Costes de la termorregulación

Mientras que los beneficios de la termorregulación parecen simples, los costes pueden llegar a ser muy complejos. En general, existen costes de tres tipos: (1) costes por gasto energético, debido a que la energía que se usa para la termorregulación no pueda usarse para crecer o reproducirse, lo que afectaría finalmente a la eficacia biológica, (2) costes por un aumento en el riesgo de mortalidad, que afectaría directamente a la eficacia biológica al disminuir la probabilidad de una reproducción futura, y (3) costes por pérdida de oportunidades para realizar otras actividades que podrían contribuir más a la eficacia biológica en última instancia, como cortejar, reproducirse, o incluso alimentarse (Angilletta, 2009). Además, el estudio de los costes y beneficios de la termorregulación es más complicado aún por el hecho de que los organismos usan varios mecanismos de termorregulación, cada uno de los cuales conlleva diferentes costes, y todo ello varía dependiendo de las características del hábitat (Huey y Slatkin, 1976; Blouin-Demers y Nadeau, 2005; Sears y Angilletta, 2015).

Los costes también dependen de la estrategia de termorregulación que use el individuo, combinando mecanismos conductuales, fisiológicos y morfológicos. Los mecanismos conductuales, que son los principales en la mayoría de reptiles, conllevan tanto gasto de energía, como riesgo de mortalidad y oportunidades perdidas. Claramente, cuando un reptil se mueve desde un microhábitat térmicamente favorable a otro, gastará más energía, podrá atraer a más depredadores y también asustará a más presas que si se quedase parado (Huey y Slatkin, 1976). Por su parte, los mecanismos

fisiológicos, como alterar los flujos de circulación sanguínea, la evaporación o el metabolismo, pueden conllevar gastos energéticos y riesgo de mortalidad. Por último, los mecanismos morfológicos de termorregulación, como los cambios de color o los ajustes de posición de estructuras morfológicas, pueden conllevar gasto de energía, riesgo de mortalidad y pérdida de oportunidades. De cualquier forma, en las lagartijas podemos considerar despreciables los mecanismos fisiológicos y morfológicos de termorregulación, y centrarnos en los mecanismos conductuales (Huey, 1974; Castilla *et al.*, 1999; Herczeg *et al.*, 2008).

1.1.4.2.3. Modelo de costes y beneficios de la termorregulación

Huey y Slatkin (1976) desarrollaron un modelo del grado óptimo de termorregulación, dados unos costes y beneficios energéticos. Según sus razonamientos, los costes de termorregulación podrían sobrepasar a los beneficios en aquellos ambientes donde escaseen los recursos térmicos. Así, este modelo óptimo predice la conducta de termorregulación cuando se conocen los costes y los beneficios energéticos (Huey y Slatkin, 1976; Angilletta, 2009). Sin embargo, Huey y Slatkin (1976) no llegaron a incorporar los costes no energéticos a su modelo. En general, hay evidencias de que los ectotermos se regulan de una forma más precisa cuando los beneficios energéticos son mayores. En resumen, las manipulaciones experimentales en la disponibilidad de alimento, la calidad de la dieta, o las concentraciones de oxígeno, han confirmado que los ectotermos responden de forma rápida a cambios en los beneficios energéticos de la termorregulación. Aunque la ganancia de energía depende claramente de la temperatura corporal, la termorregulación también ofrece beneficios que no pueden cuantificarse en términos de energía. Por ejemplo, los beneficios en un mejor desarrollo, una mejor locomoción, o un

mejor funcionamiento del sistema inmune, no conllevan una ganancia de energía, pero sí pueden suponer efectos sobre la supervivencia o la fecundidad.

Por otro lado, también hay evidencias de que los individuos se termorregulan con menos precisión cuando los costes son mayores. El principal coste de la termorregulación conductual en los pequeños reptiles es energético y surge principalmente de desplazarse entre los diferentes microhábitats térmicamente favorables (Huey y Slatkin, 1976; Sears y Angilletta, 2015). Por lo tanto, la magnitud de ese coste queda determinada tanto por la distribución de frecuencias como por la distribución espacial de las temperaturas operativas en un hábitat concreto. Así, los costes de termorregulación serían menores cuando los microclimas favorables suceden de forma frecuente en el espacio que cuando son escasos (Sears y Angilletta, 2015). Además, el coste energético asociado al desplazamiento que se requiere para localizar un microclima favorable debería disminuir según aumentase su abundancia. Sin embargo, los cambios diarios en el ángulo de radiación solar provocarían que los organismos se desplacen entre unos microhábitats cuya idoneidad térmica es efímera para poder mantener sus temperaturas preferidas a lo largo del día.

A medida que aumentasen los costes, el beneficio neto de la termorregulación iría disminuyendo. Además, hay muchos factores que pueden incrementar los costes de termorregulación, desde factores del propio organismo, como una locomoción ineficiente o una percepción térmica inadecuada, a otros factores que dependen del ambiente, como puede ser la heterogeneidad del paisaje térmico (Angilletta, 2009; Sears y Angilletta, 2015). Por otro lado, el nivel óptimo de termorregulación puede disminuir también conforme disminuyen las temperaturas operativas. De esta forma, las diferencias entre las temperaturas operativas y el óptimo térmico aumentan muchas veces en ambientes fríos, lo que podría estar indicando un aumento de los costes de termorregulación en esos ambientes. Withers y Campbell (1985)

demonstraron experimentalmente que las iguanas *Dipsosaurus dorsalis* cambiaban desde una estrategia cercana a la termorregulación perfecta cuando se les permitía calentarse un tiempo suficiente antes de tener que desplazarse a otra fuente de calor, a una estrategia cercana a la termoconformidad cuando el tiempo de asoleamiento era breve, según el modelo de Huey y Slatkin (1976).

Por lo tanto, si no tenemos más información sobre otros costes, asumiremos que el coste de termorregulación aumenta a medida que los microhábitats favorables se vuelven menos frecuentes. De hecho, al comparar la termorregulación en bosques con la de los hábitats abiertos, se asume que la termorregulación cuesta más energía en los hábitats forestales debido a la menor abundancia de perchas de asoleamiento disponibles (Huey, 1974; Hertz, 1992b). De forma análoga, la temperatura corporal media normalmente disminuye al aumentar la altitud o la latitud en algunas especies (Schoener *et al.*, 1979; Hertz y Nevo, 1981; Van Damme *et al.*, 1989), aunque no es así en algunos casos (Hertz y Huey, 1981; Angilletta, 2001). Blouin-Demers y Nadeau (2005), en un extenso estudio sobre el impacto de los costes energéticos de la termorregulación según el tipo de ambiente, argumentaron que los individuos no podrían permitirse ser más termoconformes en ambientes fríos, porque la pérdida de los beneficios asociados a la termorregulación excedería el elevado coste de termorregulación. Sin embargo, este estudio también ignoraba los costes no energéticos, como el riesgo de depredación o las oportunidades perdidas, que podrían estar influyendo también en ese balance de termorregulación óptima (Angilletta, 2009). De todas formas, parece claro que el hecho de no controlar la varianza ambiental y la estructura espacial puede llevarnos a conclusiones erróneas en la estimación de los costes energéticos (Sears y Angilletta, 2015).

1.1.4.2.4. Costes no energéticos de termorregulación

Interacciones agresivas con los competidores

La competencia con otros individuos por la temperatura podría verse como la competencia por el alimento. Después de todo, los microclimas preferidos ocupan un espacio físico. Así, se considera el **nicho térmico** como una descripción estadística de las temperaturas seleccionadas en un gradiente térmico (Magnuson *et al.*, 1979; Buckley *et al.*, 2015). Si adoptamos este punto de vista, podríamos caracterizar el uso del espacio disponible en relación a su calidad térmica (Tracy y Christian, 1986; Huey, 1991). Por lo tanto, si hay dos especies compitiendo por los recursos térmicos, el nicho térmico del competidor subordinado o de ambos competidores se verá alterado por la interacción entre ambos (Buckley y Roughgarden, 2005). La competencia podría causar cambios en la conducta termorreguladora, ya sean cambios rápidamente reversibles o incluso cambios que llegaran a fijarse evolutivamente. Existen estudios que han demostrado cambios en el nicho térmico por competencia entre individuos de la misma especie (Regal, 1971), entre diferentes especies (Downes y Bauwens, 2002), e incluso algunas especies en las que conviven morfotipos térmicamente dominantes junto con otros subordinados (Stapley, 2006).

Riesgo de depredación

Cuando los ectotermos se termorregulan suelen buscar áreas con elevada radiación solar, que suelen encontrarse en lugares abiertos donde podrían llamar la atención de los depredadores (Webb y Whiting, 2005). Todos los ambientes ofrecen refugios ante los depredadores, pero esos refugios suelen estar aislados y fríos. En consecuencia, surge un compromiso entre regular la temperatura y minimizar el riesgo de depredación. Cuando un reptil se asolea

en un lugar favorable corre el riesgo de que su comportamiento atraiga la atención de un depredador. El reptil podría evitar fácilmente ese riesgo de depredación si huye a un refugio, pero a cambio gastaría energía en el desplazamiento. Además, su temperatura dentro del refugio descendería por debajo del óptimo térmico. Por lo tanto, habría un modelo de uso óptimo de refugios con respecto a la termorregulación, según el cual la duración óptima de la estancia dentro del refugio dependería de los costes y beneficios de abandonar la termorregulación. Obviamente, el beneficio de quedarse en el refugio equivale a aumentar la probabilidad de supervivencia, al evitar al depredador. El coste de quedarse en el refugio equivale a la pérdida de rendimiento fisiológico causada por la disminución en la temperatura corporal (Amo *et al.*, 2007a, 2007b). Si asumimos que tanto los costes como los beneficios pueden expresarse en unidades de eficacia biológica, podríamos encontrar el tiempo óptimo de emergencia del refugio. Hay varios estudios que ofrecen apoyo experimental para este modelo (Martín y López, 2001; Diego-Rasilla, 2003; Polo *et al.*, 2005). Por lo tanto, el riesgo de depredación durante el asoleamiento puede causar que la termorregulación no sea eficaz (Herczeg *et al.*, 2008), lo que, en última instancia, ralentizaría el crecimiento y la reproducción (Downes, 2001).

Oportunidades perdidas para alimentarse o reproducirse

Dado que ciertas actividades como buscar y manipular el alimento determinan a su vez la magnitud de la ganancia energética, es de esperar que el beneficio de la termorregulación dependa también del grado en el que las conductas de termorregulación sean compatibles con esas actividades. Gvozdik (2002) investigó el compromiso entre asolearse y forrajear en *Zootoca vivipara* a diferentes altitudes, y encontró que las lagartijas que habitaban a mayor altitud

pasaban más tiempo asoleándose. Por lo tanto, aunque la eficacia de termorregulación era similar en las diferentes altitudes, las lagartijas de la zona más elevada tendrían menos tiempo disponible para dedicar al forrajeo que las de las zonas más bajas (Gvozdík, 2002).

Las oportunidades de cortejo o apareamiento también podrían entrar en conflicto con la termorregulación por el mismo motivo. De este modo, la mayoría de los organismos tiene que elegir entre actividades de termorregulación y otras actividades que también pueden favorecer la eficacia biológica. Por lo tanto, parece claro que las oportunidades perdidas imponen altos costes, y que los individuos deberían de pasar el mínimo tiempo posible para termorregularse. Belliure y Carrascal (2002) demostraron que las lagartijas de la especie *Acanthodactylus erythrurus* seleccionaban, ante la misma temperatura, la fuente de calor que proporcionaba mejores tasas de calentamiento, demostrando que los individuos minimizan activamente las oportunidades perdidas durante la termorregulación (Belliure y Carrascal, 2002).

Interacción entre diferentes costes

Normalmente, los costes de termorregulación interaccionan unos con otros, lo que complica el estudio de las consecuencias que tienen las diferentes estrategias de termorregulación sobre la eficacia biológica. Por ejemplo, sabemos que los animales evitan microhábitats favorables cuando éstos se encuentran en lugares con riesgo de depredación. Aunque el riesgo de depredación impida a los individuos tomar ciertas decisiones de termorregulación, la decisión de evitar ese riesgo depende a su vez de otros factores, como la densidad de conespecíficos. Downes y Shine (1998) demostraron que las interacciones antagonistas entre conespecíficos podrían

alterar la termorregulación cuando a la vez se daba un riesgo de depredación. A su vez, Downes y Hoefer (2004) demostraron que las interacciones entre conoespecíficos pueden reducir a veces el coste de termorregulación impuesto por los depredadores, por el efecto beneficioso que supondría el encontrarse más protegidos al estar en grupo (Downes y Hoefer, 2004).

Existen modelos dinámicos óptimos que pueden hacer predicciones sobre la termorregulación cuando la temperatura, el alimento y el riesgo de depredación varían entre microhábitats (Angilletta, 2009). Si esos modelos incluyeran una consideración explícita de la estructura espacial, podrían aportar, además de los costes energéticos, la covariación espacial entre la temperatura y los factores que influyen en los costes no energéticos (Sears y Angilletta, 2015), dado que la distribución y la abundancia de otros recursos en el espacio podrían determinar casi con seguridad esos costes no energéticos de termorregulación. Por lo tanto, si un organismo percibe un microhábitat como favorable o no, dependerá de su proximidad a los competidores, a los parásitos, a las presas, al agua, y al refugio.

1.2. El género *Iberolacerta*

El género *Iberolacerta* Arribas, 1997, surgió de la diversificación de la subfamilia Lacertinae (Squamata: Lacertidae) durante el Mioceno, hace aproximadamente entre 13 y 9 m.a., reemplazando probablemente a otros lacértidos anteriores (Figura 1.4; Carranza *et al.*, 2004; Arnold *et al.*, 2007). El género incluye actualmente ocho especies, siete en la Península Ibérica y una en Eslovenia y Croacia (Figura 1.5; Carranza *et al.*, 2004; Arribas *et al.*, 2006). Dadas sus afinidades filogenéticas y su distribución geográfica, se suelen dividir en

tres grupos principales: (1) el “grupo ibérico” o “grupo monticola”, que incluye *I. monticola*, *I. galani*, *I. cyreni*, e *I. martinezricai*, (2) el “grupo pirenaico” o “grupo bonnali”, que algunos autores consideran como subgénero *Pyrenesaura* Arribas 1997, e incluye a *I. aurelioi*, *I. aranica* e *I. bonnali*, y (3) *I. horvathi*, que habita más de 1000 km al este, entre la parte más oriental de los Alpes y el norte de los Alpes Dináricos (Figura 1.7; Arribas *et al.*, 2006).

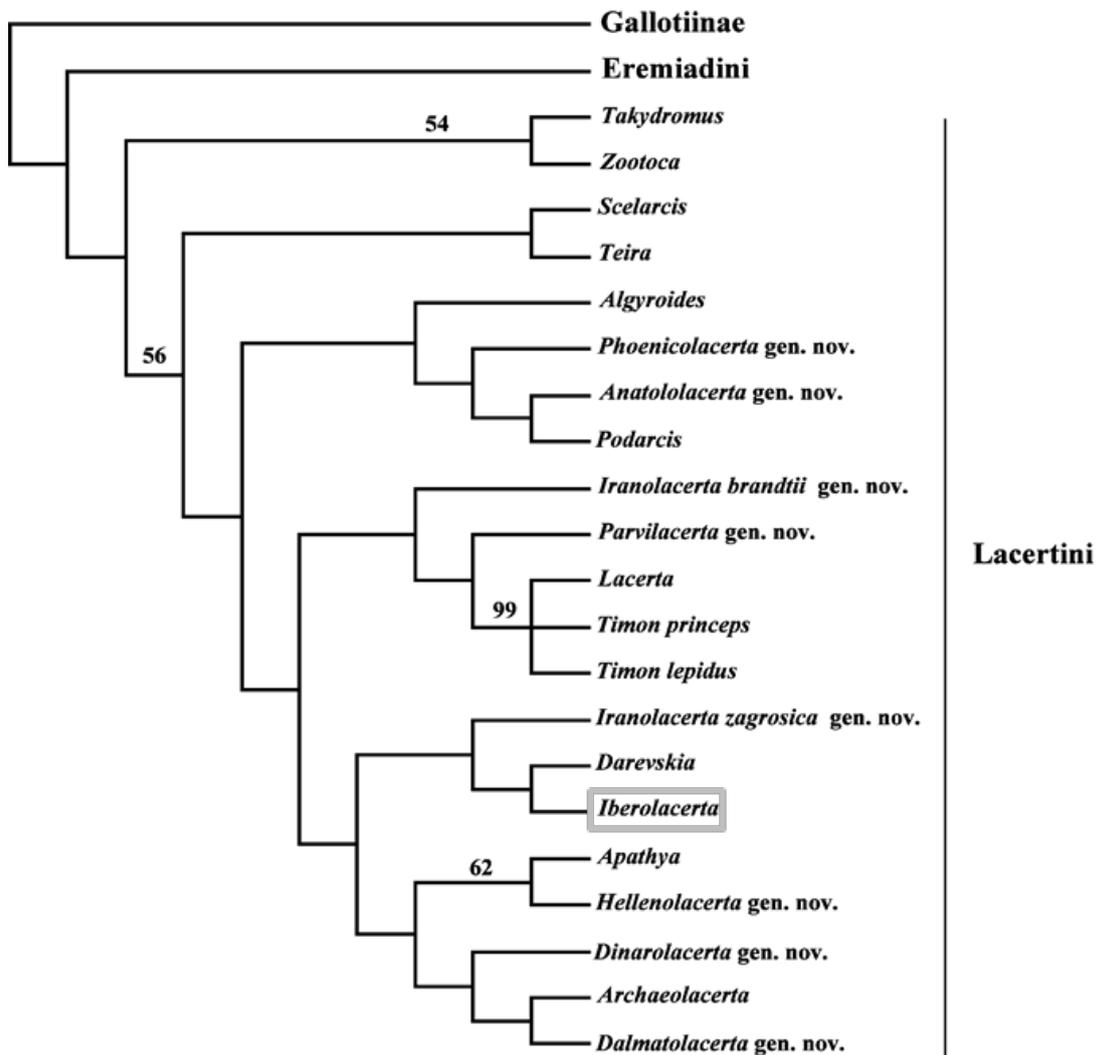


Figura 1.4. Árbol filogenético de la subfamilia Lacertinae dentro de la familia Lacertidae, en el que se puede apreciar la posición del género *Iberolacerta* (Arnold *et al.*, 2007).

Es muy probable que el género *Iberolacerta* se originase en la Península Ibérica y que se expandiera inicialmente desde este punto, tras lo cual las poblaciones se habrían fragmentado, formando los diversos clados (Carranza *et al.*, 2004; Crochet *et al.*, 2004; Mouret *et al.*, 2011; Figura 1.7). Posteriormente, se habría producido una mayor divergencia en esas regiones debido a eventos de aislamiento que pueden estar relacionados con cambios climáticos, formación de montañas, o competencia con lagartijas del género *Podarcis* (Carranza *et al.*, 2004; Crochet *et al.*, 2004; Mouret *et al.*, 2011).

Ya quedasen confinadas en las montañas debido solamente a las oscilaciones térmicas de los periodos glaciares-interglaciares, o también debido a su competencia con especies más termófilas del género *Podarcis* durante las épocas cálidas, lo cierto es que se conoce aproximadamente cuánto tiempo llevan las lagartijas serranas habitando las montañas (Crochet *et al.*, 2004; Arnold *et al.*, 2007). *I. horvathi* es la especie hermana del resto de especies de *Iberolacerta* de la Península Ibérica, de las que se separó hace aproximadamente 8 m.a. (Mayer y Arribas, 2003; Carranza *et al.*, 2004). Las *Iberolacerta* ibéricas son monofiléticas y se habrían originado hace unos 7 m.a. (Arribas *et al.*, 2006). Las tres especies pirenaicas aparecieron casi simultáneamente durante el Plioceno, poco después de la separación entre *I. cyreni* y el resto del clado del “grupo monticola” (*I. monticola*, *I. galani* e *I. martinezricai*) que habría sucedido durante el Mioceno Superior (Arribas *et al.*, 2006; Mouret *et al.*, 2011; Remón *et al.*, 2013). Por lo tanto, las especies de Pirineos llevarían viviendo en esas montañas al menos desde hace aproximadamente 4 m.a. (Carranza *et al.*, 2004). Por otro lado, las poblaciones de *I. monticola*, *I. galani* e *I. martinezricai* llevarían al menos 2 m.a. habitando en zonas de montaña del centro-norte peninsular. Por último, *I. cyreni* llevaría en las montañas del Sistema Central durante al menos 1.7 m.a. (Carranza *et al.*, 2004).

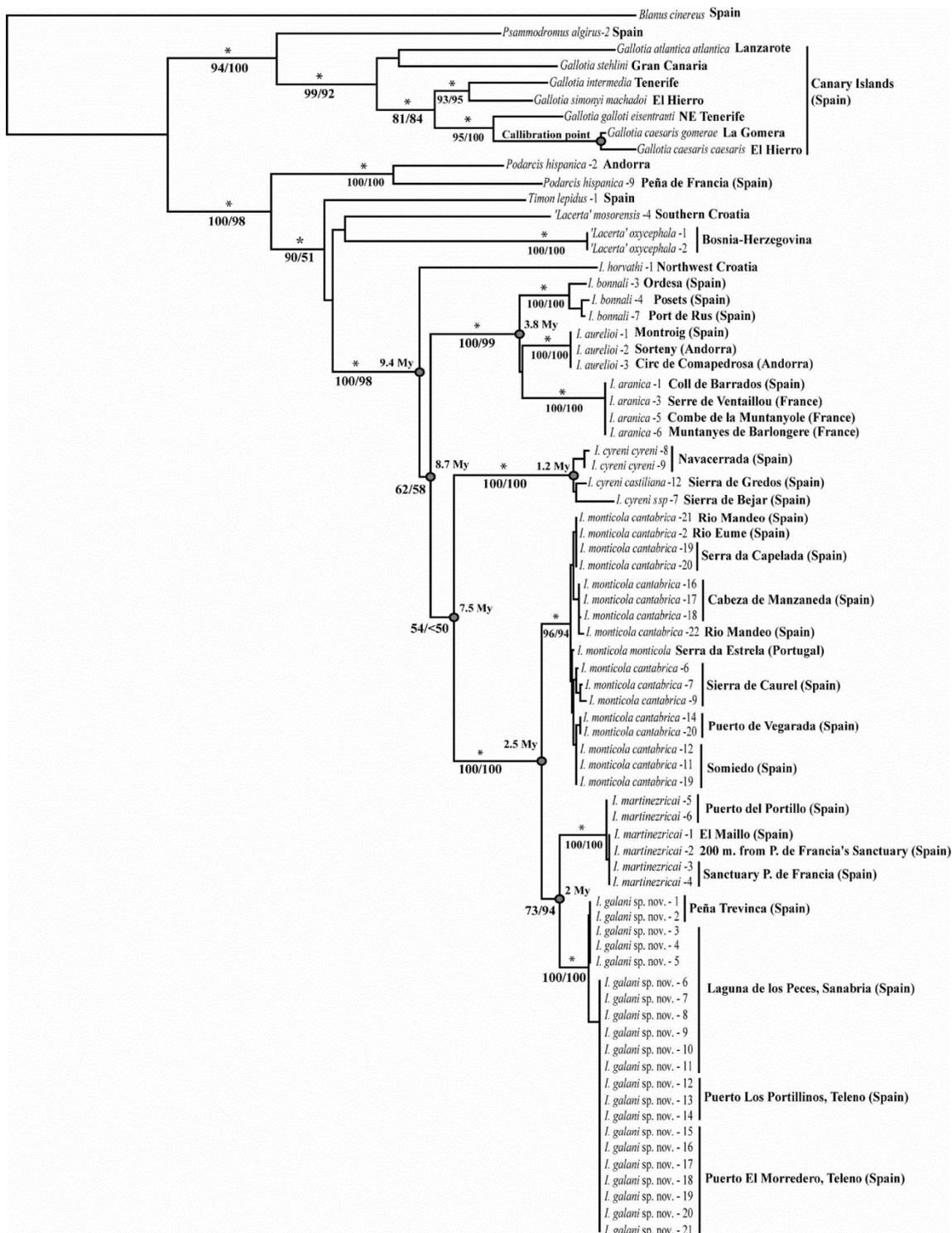


Figura 1.5. Árbol filogenético de las especies del género *Iberolacerta* con datación en millones de años (My en el gráfico) para la separación de los nodos. Fuente: Arribas *et al.* (2006).



Figura 1.6. Aspecto de la parte occidental de Europa en la época en que se originó y diversificó el género *Iberolacerta* hace aproximadamente 13 m.a. Fuente: http://cpgeosystems.com/13_Mid_Mio_Eurmap_sm.jpg.

Comúnmente conocidas como lagartijas serranas, las lagartijas del género *Iberolacerta*, comparten varias características propias de su ecología y morfología debido a su historia evolutiva compartida. En primer lugar, habitan zonas de alta montaña, generalmente entre los 1400 y los 3000 m de elevación, con la excepción de *I. horvathi* y la subespecie *I. monticola cantabrica*, que llegan hasta el nivel del mar en algunas áreas (Crochet *et al.*, 2004; Mouret *et al.*, 2011; Remón *et al.*, 2013). Además, en muchas ocasiones sus poblaciones son escasas y se encuentran fragmentadas y aisladas unas de otras (Crochet *et al.*, 2004). Estos lacértidos suelen vivir en canchales o en roquedos de alta montaña con matorrales y pastizales o brañas, generalmente por encima del límite forestal y muchas veces cerca de cursos de agua, donde seleccionan preferiblemente sustratos de roca (Pérez-Mellado, 1982; Argüello y Salvador, 1988; Martín y Salvador, 1992; Arribas, 2010; observaciones personales). Son lagartijas de tamaño medio, entre los 60 y los 90 mm de LCC (longitud cabeza-cloaca) las del

“grupo monticola”, y entre 45 y 55 mm de LCC las del “grupo pirenaico”, con hembras generalmente más grandes que los machos (Arribas, 1994; Arribas, 1999; Salvador y Pleguezuelos, 2002; Arribas *et al.*, 2006; en preparación).

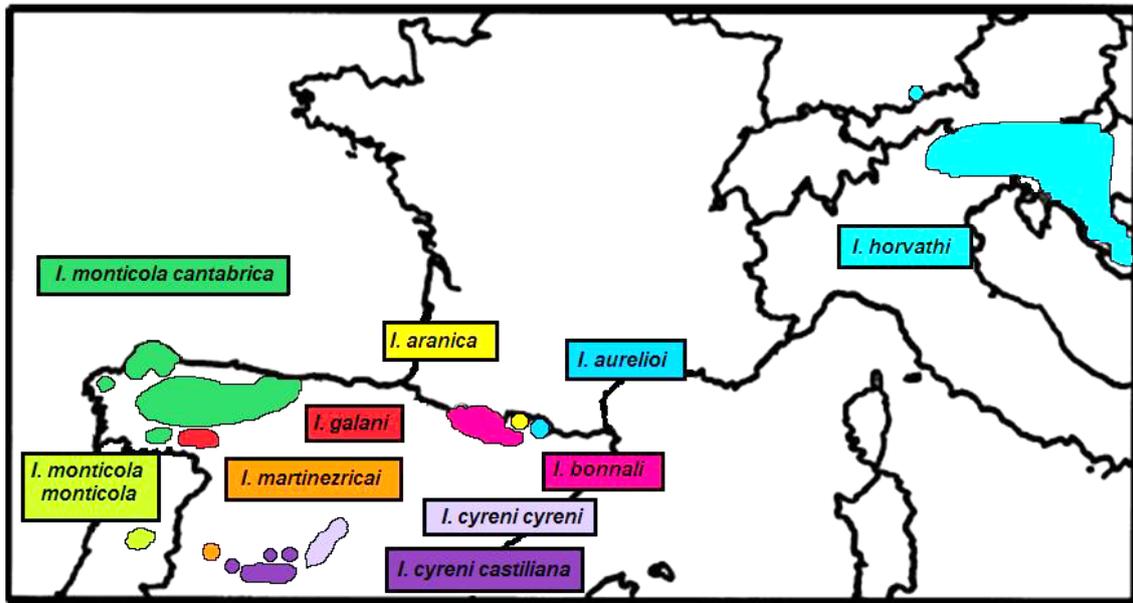


Figura 1.7. Distribución de las ocho especies actuales del género *Iberolacerta* y las subespecies correspondientes de *I. monticola* e *I. cyreni*, modificado de Crochet *et al.* (2004).

Una característica común a todas ellas, diferente de otros lacértidos ibéricos no montanos, es lo reducido de su periodo de actividad. Por lo general, las lagartijas del género *Iberolacerta* viven en un hábitat que la mayor parte del año se encuentra cubierto por nieve y hielo (Figura 1.9), por lo que su periodo anual de actividad es muy reducido, aproximadamente entre mayo y finales de septiembre (ver, por ejemplo, Martín y Salvador, 1992; Amat *et al.*, 2008; Arribas, 2010; observaciones personales). Además, el periodo diario de actividad también es más reducido que en otras poblaciones, ya que las temperaturas son bajas por la noche, y los rayos solares tardan en aparecer por la mañana y desaparecen antes durante el crepúsculo, en estas zonas cerradas de alta montaña, que muchas veces son circos glaciares (Arribas, 2010;

observaciones personales). Todo esto haría que las especies del género *Iberolacerta* tuviesen la necesidad, para subsistir en tales circunstancias, de maximizar la termorregulación, la alimentación y la reproducción, en comparación con otros lacértidos de zonas menos extremas.



Figura 1.8. Algunos representantes del género *Iberolacerta*: (1) macho adulto de *I. galani* en el Lago de Truchillas (León), (2) recién nacido de *I. galani* del Lago de La Baña (León), (3) hembra adulta de *I. bonnali* del Circo de Cotatuero (Huesca), y (4) macho adulto de *I. cyreni* de las Lagunas del Trampal (Ávila).

Estas especies se alimentan de insectos y otros artrópodos, que cazan tanto activamente como al acecho (Argüello, 1991; Pérez-Mellado *et al.*, 1991; Amat *et al.*, 2008; en preparación). Además, las lagartijas serranas serían capaces de ajustar su dieta a las presas disponibles, que en las zonas de alta montaña tienden a ser escasas en determinados momentos (Amat *et al.*, 2008). En cuanto a la reproducción, suelen realizar una puesta por año, y el grado de retención de los huevos es muy alto, por lo que su desarrollo embrionario en el momento de la puesta está bastante más avanzado en comparación con otros lacértidos, probablemente como adaptación al frío (Braña *et al.*, 1991; Arribas y Galán, 2005; Salvador *et al.*, 2008). Los huevos eclosionan a finales de julio o durante agosto (Arribas y Galán, 2005; Salvador *et al.*, 2008; observaciones personales).

Respecto a las conductas antidepredadoras, cabe destacar el intenso color azul de la cola de los juveniles (Figura 1.8), y el grado en que los adultos son capaces de evaluar los riesgos de depredación y actuar en consecuencia, al menos en *I. cyreni* (Martín y salvador, 1992; López *et al.*, 2005; Martín *et al.*, 2009), pero probablemente también en el resto de especies. Además, su respuesta ante los estímulos químicos de serpientes depredadoras es la más intensa que se ha encontrado hasta la fecha, con un patrón conductual muy consistente en las cuatro especies estudiadas: *I. galani*, *I. monticola*, *I. cyreni* e *I. aurelioi* (en preparación).

1.3. Los hábitats de montaña

Las montañas se caracterizan por ser lugares fríos, en los que el aumento de altitud conlleva un cambio del clima y la vegetación. Las montañas del hemisferio norte, en general, engloban hábitats que se conservan en buen

estado, mientras que es frecuente que se hallen rodeados de tierras más bajas que han sido alteradas por el hombre desde hace miles de años (Nagy y Grabherr, 2009). Las formaciones boscosas de las partes bajas de las montañas dan paso, generalmente, según vamos ganando altitud, a formaciones vegetales de pequeños arbustos y praderas, por lo que la línea imaginaria que supone el final de los bosques sería el comienzo de la zona alpina o zona de alta montaña (Grabherr *et al.*, 2003; Körner, 2007).

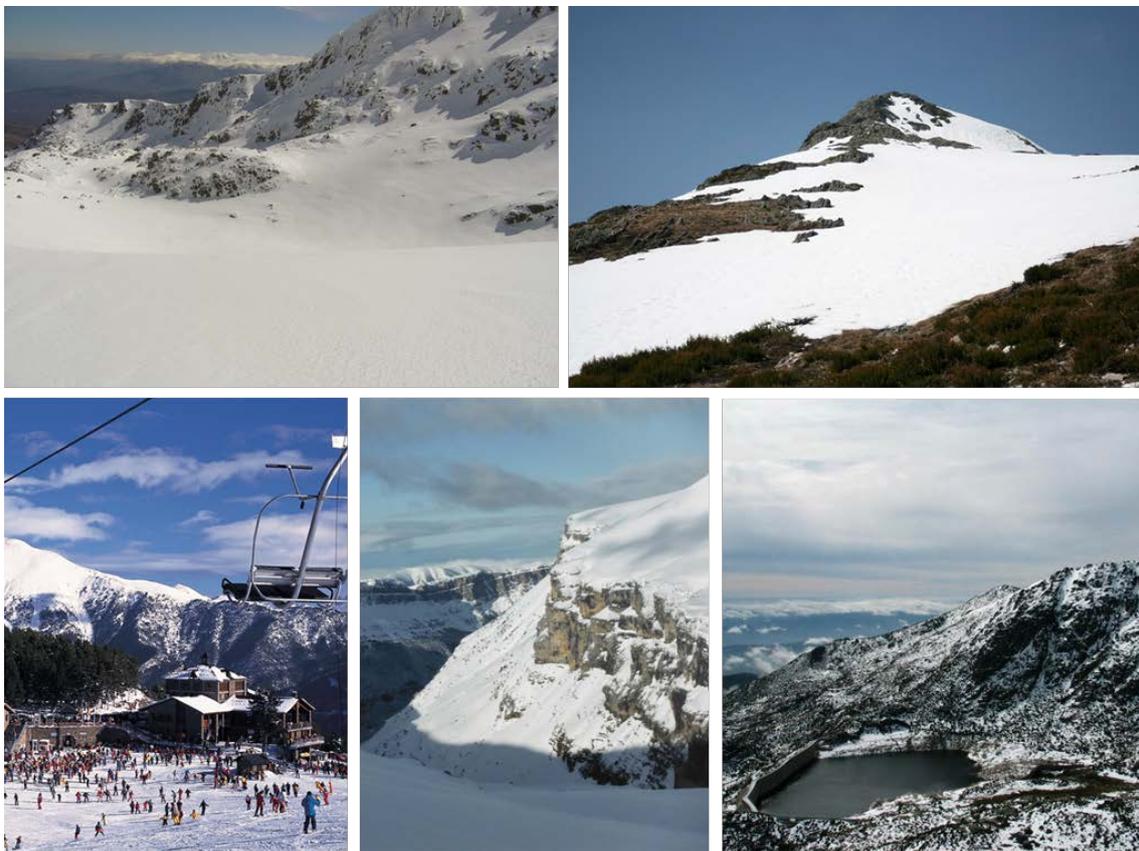


Figura 1.9. En las fotografías se aprecia cómo se encuentran durante la mayor parte del año las zonas en las que viven las poblaciones de *Iberolacerta* estudiadas. De arriba abajo y de izquierda a derecha: Lagunas del Trampal (Ávila); Peña Trevinca (León), en el Lago de La Baña; estación de esquí de Vallnord, sector, Pal-Arinsal (Andorra); inmediaciones del Circo Cotatuero en Ordesa (Huesca); y *Serra da Estrela* (Portugal), en las cercanías de *Fonte dos Perús*. Fotografías recopiladas de Internet.

Los hábitats de alta montaña suponen aproximadamente un 3% de la superficie de la Tierra y se caracterizan por experimentar grandes cambios

estacionales, con una corta época favorable para los seres vivos, debido a la nieve que las cubre durante la mayor parte del año. Aparte del tiempo de actividad reducido y de las características ambientales extremas, el aislamiento de las zonas de alta montaña también afecta profundamente a la ecología y la evolución de los organismos que las habitan, sobre todo a los que cuentan con una capacidad de dispersión más limitada (Crochet *et al.*, 2004; Körner, 2007). Por lo tanto, son consideradas “islas de montaña”, ya que muchas poblaciones de alta montaña permanecen aisladas del resto por zonas bajas de hábitats desfavorables (Grant, 1998; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007).

La característica general más importante para la vida en hábitats de alta montaña es que la temperatura disminuye al aumentar la altitud. Esta disminución es de aproximadamente 0.6 °C por cada 100 m de elevación (Dillon y Frazier, 2006), aunque la orientación de las laderas y su exposición al viento modifican esta tendencia en gran medida (Körner, 2007). Otra característica de las montañas es la disminución de la presión atmosférica al aumentar la altitud, que hace que la presión parcial de los gases atmosféricos disminuya en el aire. Esto puede tener efectos sobre los organismos que habitan las montañas, ya que es posible que la disminución en la presión parcial de CO₂ sea una limitación para el crecimiento vegetal (Körner, 2003; Nagy y Grabherr, 2009). Incluso, se piensa que esta característica limita también la abundancia de aves, puesto que la porosidad de la cubierta de los huevos aumenta a medida que disminuye la presión parcial de O₂ en la atmósfera (Nagy y Grabherr, 2009). La cobertura de nubes y la precipitación también suelen aumentar con la altitud, aunque el patrón no es tan global. Así, las zonas de alta montaña suelen tener una mayor humedad relativa que otras zonas más bajas, lo que disminuye la evapotranspiración y suele facilitar la vida vegetal y animal (Körner, 2003; Nagy y Grabherr, 2009). Por otro lado, la radiación solar también es más intensa a medida que subimos en altitud. Esta última característica también puede tener

efectos sobre la vida, por ejemplo, las lagartijas de la especie *Psammodromus algirus* en Sierra Nevada tienen más melanina a mayor altitud, probablemente para protegerse del exceso de radiación ultravioleta (Reguera *et al.*, 2014).

1.4. Objetivos de la tesis

La inmensa mayoría de las lagartijas del género *Iberolacerta* viven en zonas de alta montaña, en las que pasan la mayor parte del año cubiertas por hielo y nieve. Su periodo de actividad anual y diario es reducido, y además los recursos tróficos suelen ser escasos. La capacidad de obtener temperaturas corporales favorables es crucial para poder alimentarse, reproducirse o evitar a los depredadores, ya que tratamos con especies ectotermas en las cuales todo el metabolismo, ecología y conducta puede considerarse termodependiente (Angilletta, 2009). Por lo tanto, es de suponer que estas lagartijas de alta montaña maximicen su eficacia de termorregulación, sacando el máximo partido de los microhábitats disponibles, a través de un cuidadoso comportamiento de selección de sustratos. Así, la primera hipótesis a confirmar en las cinco especies que nos ocupan en la presente tesis es la de si son unas termorreguladoras eficaces o, por el contrario, tienden a ser más bien termoconformes.

La otra dimensión importante en la termorregulación es la sensibilidad térmica, es decir, qué posición ocupan estas especies dentro de un continuo entre los generalistas y los especialistas térmicos. Las especies del género *Iberolacerta* llevan entre 7 y 1.5 m.a. viviendo en zonas frías, lo que hace pensar que han de ser especialistas en temperaturas bajas. Cuando una especie de ectotermo vive en un hábitat con temperaturas muy elevadas, como puede ser

un desierto, no suele especializarse en las temperaturas elevadas, y tiende a ser un generalista térmico, ya que puede seleccionar los microhábitats más adecuados dentro de los disponibles. Sin embargo, cuando una especie soporta temperaturas muy bajas a lo largo del año, las tiene que soportar mientras hiberna, momento en el que no puede termorregularse activamente, por lo que tiende a disminuir su temperatura letal mínima, y eso le lleva especializarse en rangos de temperaturas bajas (ver, por ejemplo, Muñoz *et al.*, 2014) . Así, nuestra segunda hipótesis es comprobar si las especies estudiadas de género *Iberolacerta* son, como cabría esperar, especialistas en temperaturas bajas, adaptadas al frío.

El objetivo principal de la tesis es evaluar la termorregulación y la sensibilidad térmica de cinco especies del género *Iberolacerta*: *I. cyreni* (Capítulo 4), *I. galani* (Capítulo 5), *I. aurelioi* (Capítulo 6), *I. bonnali* (Capítulo 7), e *I. monticola* (Capítulo 8). Aparte de este objetivo principal, que abarca a las cinco especies, los otros objetivos de la tesis son: (1) evaluar los factores más importantes que influyen en la biología térmica de la familia Lacertidae a través de un meta-análisis (Capítulo 3), (2) comprobar si *I. cyreni* está manifestando el efecto Bogert, es decir, si está contrarrestando el impacto del cambio climático sobre las temperaturas corporales mediante su comportamiento (Capítulo 4), (3) estudiar si los cambios estacionales en el rango de temperaturas preferidas mejora la eficacia de termorregulación en *I. galani* (Capítulo 5), (4) estudiar el reparto de recursos térmicos *I. galani* y *Podarcis bocagei* cuando conviven en sintopía (Capítulo 5), y (5) evaluar la influencia del viento sobre la termorregulación de las lagartijas, en *I. aurelioi* (Capítulo 6).



Capítulo 2
Material
y
métodos

Entre 2011 y 2013, hemos estudiado cinco especies de lagartijas serranas: *Iberolacerta cyreni* (Capítulo 4), *Iberolacerta galani* (Capítulo 5), *Iberolacerta aurelioi* (Capítulo 6), *Iberolacerta bonnali* (capítulo 7), e *Iberolacerta monticola* (Capítulo 8). Además, hemos estudiado la biología térmica de una población de *Podarcis bocagei*, ya que convive en sintopía con *I. galani* durante el verano (Capítulo 5). En este apartado se proporciona la metodología común para todas las poblaciones estudiadas, de forma que el resto de detalles particulares se aportan en cada uno de los capítulos específicos.

2.1. Temperaturas corporales (T_b)

Las lagartijas se capturaron por medio de lazos corredizos unidos a varillas de fibra de vidrio de 50-100 cm de longitud. Este método de captura es muy eficaz y no produce daño a los individuos capturados. Las capturas se llevaron a cabo durante todo el período diario de actividad de las lagartijas, que varía ligeramente dependiendo de la población (ver capítulos específicos). En cada captura, se anotaron los siguientes datos:

1. Datos sobre el individuo capturado:
 - Fecha y hora GMT de la captura.
 - Temperatura corporal de la lagartija (T_b), medida inmediatamente tras la captura con un termómetro digital provisto de una sonda termopar (Testo ®, modelo 635), introduciéndola aproximadamente 0.5 mm en la cloaca del animal. Los termómetros digitales empleados tienen un rango de lecturas de -20 °C a +140 °C y una precisión de ± 0.1 °C. La lectura de temperatura se realizaba a la sombra, durante los 10 s

después de la captura, evitando la incidencia directa del sol sobre la sonda térmica y el animal.

- Sexo del individuo capturado.
- Longitud cabeza-cloaca (LCC) de la lagartija, en mm. Se tomó con regla de acero, desde la punta del hocico hasta la cloaca.
- Peso del individuo en gramos, con precisión de ± 0.1 g, tomado con dinamómetro (Pesola ®) y balanza digital portátil.

2. Datos sobre el sustrato de termorregulación:

- Sustrato sobre el que se hallaba el individuo en el momento de la captura (roca, tierra, grava, hierba u hojarasca).
- Temperatura del aire (T_a), tomada en el lugar de captura, con el mismo modelo de termómetro, a 1 cm de altura sobre el sustrato ocupado por la lagartija y sombreando la sonda térmica durante la lectura.
- Temperatura del sustrato (T_s), tomada con el mismo modelo de termómetro, en contacto directo de la sonda térmica con el sustrato ocupado por la lagartija y sombreando la sonda durante la lectura.
- Velocidad del viento, medida en nudos con un anemómetro Kestrel 3000. Esta variable sólo ha sido importante en el caso de *I. aurelioi* (Capítulo 6), para lo que se ha transformado a unidades del Sistema Internacional (ms^{-1}).
- Situación de insolación del individuo en el momento de la captura: en sol total (ST), en sol filtrado por la vegetación (SF) o en sombra (SR).
- Altura sobre el suelo del individuo en el momento de la captura (cm).
- Inclinación del sustrato: si es plano, inclinado, o vertical. Si era vertical o presentaba una inclinación marcada, se apuntaba también la orientación del mismo.
- Cuando fue posible, se anotaron las condiciones de 4 sustratos aleatorios al punto de captura, situados a 1 m de distancia en la

dirección a cada punto cardinal (para establecer un criterio objetivo que asegure la aleatoriedad) del punto de captura. De ellos, se apuntó: tipo de sustrato, sol, altura e inclinación, T_s , T_a , intensidad y dirección del viento, medidos del mismo modo que para el punto de captura de la lagartija. Estos datos se han utilizado para estudiar la selección de microhábitats por parte de *I. galani* y *P. bocagei* (Capítulo 5).

2.2. Temperaturas operativas (T_e)

Las temperaturas operativas se midieron en el campo, simultáneamente a la toma de datos de temperaturas corporales, haciéndolo así en las mismas condiciones ambientales (Hertz *et al.*, 1993). Para ello, se emplearon modelos de cobre cilíndricos y huecos, del mismo tamaño que las lagartijas. El registro de temperaturas operativas a partir de los modelos de cobre se llevó a cabo insertando una sonda térmica tipo termopar en cada modelo y situando la sonda en el interior del modelo de tal forma que su extremo sensible no tocara las paredes interiores del modelo. La sonda se conectó a un registrador automático o *data logger*, modelo HOBO® H8 de Onset Computer Corporation®. El *data logger* se programó a través del *software* BoxCar® de Onset Co., para registrar una temperatura del modelo cada 5 minutos. Cada modelo de cobre se colocaba aproximadamente durante 48 horas en una situación determinada, tras lo cual se volcaban las lecturas efectuadas y se cambiaba la ubicación del modelo (ver detalles en los capítulos específicos).

Para obtener una caracterización de la disponibilidad térmica del hábitat, se obtuvieron registros de temperaturas operativas correspondientes a todos los microhábitats en los cuales se mueven las lagartijas durante su período de actividad, incluyendo situaciones en zonas de insolación total, sol filtrado y

sombra, así como sustratos rocosos, de tierra, de zonas herbáceas, y sobre matorrales y plantas, dependiendo de cada población concreta (ver detalles en cada capítulo). Los registros de temperaturas operativas se depuraron después, eliminando todas las lecturas de temperatura tomadas fuera del horario de actividad de las lagartijas, que depende de la época y de la población concreta (ver detalles en los capítulos específicos).

Posteriormente, se calculó para cada modelo la media aritmética de las temperaturas en cada segmento horario (en hora GMT) para calcular los índices de termorregulación, ya que el empleo de la totalidad de las temperaturas registradas no era posible porque las rutinas informáticas de cálculo de eficacias y exactitudes termorreguladoras tardarían demasiado tiempo en obtener los resultados. Sin embargo, para las comparaciones estadísticas de las temperaturas operativas entre los diferentes sustratos hemos empleado la totalidad de los registros almacenados de las mediciones cada 5 minutos.

2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)

Al colocar a los individuos en un ambiente en el que sólo varía la temperatura a lo largo del espacio, se pueden confirmar de manera distintiva y repetible las preferencias térmicas de una cierta población o especie. Las temperaturas corporales preferidas aportan una información muy valiosa sobre las estrategias de termorregulación en ambientes en los que no exista ninguna limitación ecológica, ya sea biótica o abiótica (Angilletta, 2009).

Para obtener el rango de temperaturas preferidas (PTR, por sus siglas del inglés), se han estudiado las temperaturas seleccionadas en gradiente térmico de laboratorio (T_{set}) para las cinco especies de *Iberolacerta* y para *Podarcis bocagei*.

El experimento del gradiente térmico de laboratorio se ha realizado siempre en los mismos días de trabajo de campo, para garantizar condiciones ambientales similares a las de la medición de las temperaturas corporales de actividad y las temperaturas operativas (ver más detalles en los capítulos específicos).

Para cada especie, se han empleado 24 individuos adultos, 12 machos y 12 hembras, para los que también se tomaron numerosas medidas de morfometría y folidosis (en preparación). El estudio del rango de temperaturas preferidas de *I. monticola*, *I. cyreni*, *I. galani*, y *P. bocagei* se realizó en Salamanca; el de *I. bonnali* se llevó a cabo en Torla-Ordesa (Huesca); y el de *I. aurelioi* se realizó en Ordino (Andorra).

Una vez en el laboratorio, los animales fueron situados en terrarios individuales, con agua *ad libitum* y alimento suficiente, combinando grillos y larvas de *Tenebrio molitor*. Tras una noche de acomodación, al día siguiente se comenzaba la toma de temperaturas. El gradiente térmico se preparó en un terrario de 100 cm de largo por 70 cm de ancho y 70 cm de alto. En un extremo, se colocaba una bombilla de infrarrojos de 150 W, suspendida a 20 cm del suelo del terrario. Además, se colocaba un aparato climatizador en la habitación a una temperatura fija de 24 °C. De esta forma, se lograba ofrecer a las lagartijas un gradiente de entre 24 °C y 45 °C en todo momento.

Una vez el gradiente estaba a punto, se introducían 12 individuos (seleccionados aleatoriamente) en el terrario del gradiente térmico, y se les dejaba una hora para que fueran seleccionando sus temperaturas preferidas. Los individuos estaban en todo momento numerados mediante una marca dorsal de rotulador para tenerlos identificados. El terrario estaba provisto en todo momento con agua *ad libitum*, para que el agua no fuese un factor limitante en la elección de una temperatura óptima por parte de los individuos. Pasada esa primera hora, se medía la T_b de cada uno de los 12 individuos del gradiente.

Entonces, se les dejaba otra hora para que volviesen a seleccionar sus temperaturas preferidas. Este procedimiento se repetía seis veces para cada individuo, una vez por hora, dentro del periodo de actividad observado en las lagartijas en el campo (ver detalles en los capítulos específicos). Las temperaturas se medían inmediatamente en la cloaca (de forma análoga a la toma de T_b), e instantáneamente se devolvía al individuo al terrario para que volviese a seleccionar durante otra hora. Pasadas esas seis rondas de medición, se devolvían los primeros 12 individuos a sus terrarios individuales (con alimento y agua *ad libitum*) y se introducían las 12 lagartijas restantes al terrario del gradiente térmico, repitiendo el proceso de las primeras. Una vez finalizábamos cada experimento de gradiente térmico, liberábamos a las lagartijas en las mismas zonas de captura.

De esta forma, se han obtenido para cada especie aproximadamente 144 mediciones de temperaturas seleccionadas en gradiente térmico (T_{set}). De todas las temperaturas seleccionadas, hemos utilizado el 50% central como rango de temperaturas preferidas (PTR –por defecto-, 50% PTR, o rango *set-point*, según diferentes autores) para los análisis de los índices de termorregulación, tal y como proponen Huey y Hertz (1993). Algunos autores optan por utilizar el 80% central de las temperaturas seleccionadas como rango de temperaturas preferidas (80% PTR) para calcular los índices de termorregulación, sin embargo, son una inmensa minoría (ver una revisión en Bluim-Demers y Nadeau, 2005). En nuestro caso, se utilizó el 80% PTR solamente para representarlo en los gráficos junto al 50% PTR, para poder comparar con las publicaciones en las que sólo se aportan esos rangos, pero nunca para los cálculos estadísticos propios de los resultados de la presente tesis.

2.4. Heterogeneidad del hábitat

En primer lugar, se ha estudiado la **estructura espacial** del hábitat como una estimación de su heterogeneidad en cuanto a los diferentes microhábitats de termorregulación. Para ello, se han realizado transectos lineales para todas las poblaciones estudiadas. En cada zona, se han realizado varios transectos de 25 m de longitud (ver detalles en los capítulos específicos), en los que se han anotado tanto la **cobertura** ocupada en proyección vertical por cada uno de los diferentes tipos de microhábitat que puede resultar térmicamente relevante para las lagartijas, así como la **frecuencia** de los mismos. Los microhábitats considerados son:

- Losa: roca generalmente plana y extensa, y en la que la lagartija no puede refugiarse.
- Rocas grades: de más de 50 cm de diámetro.
- Rocas pequeñas: de menos de 50 cm de diámetro.
- Grava: piedras de pequeño diámetro que cubren el suelo.
- Tierra: normalmente es tierra seca.
- Herbáceas altas: de aproximadamente más de 10 cm de altura.
- Herbáceas bajas: de aproximadamente menos de 10 cm de altura.
- Hojarasca: aquí se han incluido hojas secas de árboles y arbustos, junto que ramas finas que cubrían en suelo.
- Arbustos: los más abundantes son diferentes especies de brezo, escobas, enebros rastreros y serbales, dependiendo de la zona de estudio. En cualquier caso, los hemos agrupado, porque su forma es similar, de cara al uso en termorregulación por parte de las lagartijas.

Para cada tipo de microhábitat se estableció la frecuencia relativa, calculada en forma de porcentaje, y la cobertura relativa, también en forma de porcentaje, para poder comparar unas zonas de estudio con otras.

Además, se ha establecido la heterogeneidad térmica de cada zona de estudio como la desviación típica de las medias de los *data logger*, tal y como proponen Logan *et al.* (2015).

2.5. Cálculo de los índices de termorregulación

Con respecto al **estudio de la termorregulación**, hemos calculado los índices propuestos por Hertz *et al.* (1993), cuyo significado se explica en el **Capítulo 1**.

El análisis de eficacia térmica se ha llevado a cabo por medio de una rutina (THERMO) escrita por el Dr. Richard P. Brown (John Moores Liverpool University, Reino Unido), que corre como macro en Minitab® (versión 13.0). Los datos de entrada son: T_e (temperaturas operativas), T_b (temperaturas corporales) y T_{set} del 50% PTR (rango de temperaturas seleccionadas en gradiente térmico), que se escriben en tres columnas consecutivas de la hoja de cálculo de Minitab. El macro THERMO lleva a cabo 500 iteraciones en un *bootstrap* que construye pseudo-distribuciones de los valores de salida que son: la media aritmética de d_b (índice de exactitud de termorregulación), la media aritmética de d_e (índice de calidad térmica del hábitat), y los valores del índice de eficacia de termorregulación (E). Ver más detalles sobre el significado de estos índices en el Capítulo 1.



Capítulo 3
Meta-análisis de
la biología
térmica de
lacértidos

Resumen

Hemos realizado un meta-análisis de los datos publicados sobre ecología térmica en la familia Lacertidae. En concreto, hemos realizado un análisis de segmentación de los tamaños del efecto, o meta-segmentación, que permite identificar los principales factores que influyen en la termorregulación. Este análisis selecciona los factores o moderadores que maximizan la heterogeneidad de los tamaños del efecto entre grupos, mientras que minimizan la heterogeneidad dentro de los grupos, de forma análoga a un ANOVA. Dada la disponibilidad de los datos publicados sobre biología térmica de lacértidos, hemos usado dos tipos de tamaño del efecto: (1) las diferencias estandarizadas entre las medias de las temperaturas corporales (T_b) y las temperaturas del aire (T_a), y (2) las correlaciones entre T_b y T_a . El primer resultado del meta-análisis es que la heterogeneidad de los datos publicados es muy elevada. La estacionalidad es el principal factor que influye en la biología térmica de los lacértidos estudiados. Durante primavera y otoño las T_b medias son significativamente más altas que las T_a de lo que lo son en verano. Además, se aprecia una tendencia a una menor correlación entre T_b y T_a en primavera y otoño, lo que podría indicar un mayor esfuerzo de termorregulación en esas estaciones. Por otro lado, el tipo de hábitat es el principal factor, de los considerados, que determina la correlación entre T_b y T_a , siendo menor para las poblaciones donde abundan los sustratos de roca y tierra y más elevada en hábitats con predominancia de hierba y matorral. Por último, el tamaño corporal también podría jugar un papel importante en la biología térmica de la familia Lacertidae, por encima de otros factores como la altitud, latitud o la insularidad. Sin embargo, se precisan estudios estandarizados para poder extraer conclusiones generales que sean consistentes.

3.1. Introducción

En Zoología, y más concretamente en los ámbitos de la ecología y la evolución animal, es muy común hallarse ante relaciones complejas entre diferentes factores ambientales, fisiológicos o genéticos. Por lo tanto, es especialmente importante revisar y unificar las conclusiones de las investigaciones primarias para extraer conclusiones generales que nos permitan entender los patrones globales de tales procesos ecológicos o evolutivos. El meta-análisis (Glass, 1976) permite una revisión cuantitativa con validez estadística, que proporciona una visión objetiva del asunto tratado (Hedges y Olkin, 1985; Hunter y Schmidt, 2004; Borenstein *et al.*, 2009) y que nos permite cuantificar la intensidad de las relaciones entre variables (Arnqvist y Wooster, 1995; Koricheva *et al.*, 2013).

Se han publicado numerosas revisiones narrativas sobre biología térmica de ectotermos (ver, por ejemplo, Huey y Slatkin, 1976; Angilletta *et al.*, 2002b; Clusella-Trullas *et al.*, 2007; Angilletta, 2009). También se han publicado ciertos meta-análisis sobre cuestiones de biología térmica de ectotermos, por ejemplo, sobre la regla de Bergmann (Ashton y Feldman, 2003) y sobre la hipótesis *hotter is better* (Angilletta *et al.*, 2010). Centrándonos en la familia Lacertidae, Castilla y colaboradores publicaron en 1999 una revisión narrativa sobre los datos disponibles en biología térmica de lacértidos (Castilla *et al.*, 1999), en la que se resumen los resultados obtenidos en lacértidos desde 1962 a 1997. Los objetivos de este trabajo van un paso más allá, para revisar cuantitativamente los estudios publicados sobre la biología térmica de lacértidos desde 1974 hasta 2012. En primer lugar, estudiaremos su heterogeneidad y los resultados que aportan. Además, investigaremos qué factores característicos de las diferentes poblaciones son los que más afectan a las temperaturas publicadas.

Para ello, se estudian los resultados de las publicaciones mediante un meta-análisis con segmentación, o **meta-segmentación**, en el que se analiza, de forma análoga a un ANOVA, en qué orden influyen los diferentes factores sobre los tamaños del efecto considerados (diferencias entre la temperatura corporal, T_b , y la del aire, T_a , por un lado, y correlaciones entre T_b y T_a por otro). Por último, se pretende integrar los valores de los tamaños del efecto de los grupos formados por la segmentación, para compararlos y establecer en qué sentido y con qué intensidad pueden estar afectando los diferentes factores a las características de la biología térmica de la familia Lacertidae.

3.2. Material y métodos

3.2.1. Obtención de los datos

La búsqueda de datos se llevó a cabo en 2012, habiendo recopilado estudios que abarcan desde 1974 a 2012. Se realizó una búsqueda exhaustiva, combinando tres métodos: (1) búsqueda directa en la colección de separatas y publicaciones del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Salamanca y del Prof. Valentín Pérez Mellado, (2) búsqueda en bases de datos de internet, y (3) búsqueda en abanico a partir de las publicaciones obtenidas en los pasos (1) y (2).

La colección de separatas y publicaciones del Prof. Valentín Pérez Mellado, de la Universidad de Salamanca, consta de más de 12000 publicaciones sobre ecología de reptiles y anfibios, incluyendo publicaciones clásicas y comunicaciones a congresos. Para el muestreo en bases de datos de internet (*Scencedirect*, *Web of Knowledge* y el buscador *Google Scholar*) hemos

utilizado las siguientes palabras clave: *thermal biology*, *thermal ecology*, *thermoregulation*, *temperature regulation*, *Lacertidae*, *lacertid lizards* y *Lacertids*. Por último, se ha realizado una búsqueda en abanico a partir de las publicaciones citadas en la literatura de las primeras.

El sesgo de publicación (Hunter y Schmidt, 1990) no afecta en este tipo de estudios, ya que todos los datos de temperaturas son susceptibles de publicarse. El único sesgo que encontramos en este tipo de estudios, es que unas áreas geográficas están mucho más muestreadas que otras (Koricheva *et al.*, 2013; Quesnelle *et al.*, 2014). El criterio de inclusión en la base de datos para la meta-segmentación ha sido muy preciso: en un primer momento, se ha recuperado toda publicación que proporcione datos de T_b de alguna especie de la familia Lacertidae. Posteriormente, se ha realizado un filtrado de las publicaciones recuperadas, descartando las que no proporcionaban los datos necesarios para el análisis.

Filtrado de publicaciones

De las 140 poblaciones de lacértidos en las que se han publicado datos de T_b , pertenecientes a las 47 publicaciones recuperadas en la búsqueda (ver ANEXO), se tuvieron que crear tres bases de datos alternativas:

1. Base de datos de las diferencias de medias: de las 105 poblaciones, correspondientes a 39 publicaciones, en las que se proporciona una media de T_b , tuvimos que eliminar 68 poblaciones porque los datos no eran válidos para calcular el tamaño del efecto de la diferencia de medias entre T_b y T_a . En 10 de las 105 poblaciones originales, no se proporcionaban una medida de dispersión asociada a la T_b media (Tertyshnikov, 1976; Seva, 1982; Arnold, 1987). En 25 poblaciones de las

95 restantes, la medida de dispersión era el rango, que no sirve para calcular el tamaño del efecto (Pérez-Mellado y Salvador, 1981; Báez, 1985; Arnold, 1987; Tosini *et al.*, 1992). Para 5 poblaciones de las 70 restantes, que sí incluían medidas de dispersión de T_b , no se proporcionaba el tamaño muestral (Arnold, 1987; Verwajen y Van Damme, 2007). De las 65 poblaciones que sí incorporaban una media de T_b , convenientemente acompañada por una medida de dispersión, hubo 15 que no aportaban datos sobre las T_a , y de esas 40 restantes, hubo 3 que, aunque aportaban media de las T_a , no informaban sobre el tamaño muestral, por lo que también tuvimos que excluirlas (Duvdevani y Borut, 1974; Pérez-Mellado, 1983; Van Damme *et al.*, 1987).

2. Base de datos de correlaciones entre T_a y T_b : de las 105 poblaciones originales, correspondientes a 39 publicaciones, seleccionamos 38 poblaciones para las que se dan valores de correlación entre las T_a y T_b . De estas 38 poblaciones, finalmente hemos utilizado 30, correspondientes a 18 publicaciones, ya que para el resto no se proporcionaba una medida de dispersión y/o el tamaño muestral (ver ANEXO).
3. Base de datos de la eficacia de termorregulación: sólo se aportan datos para 18 poblaciones, correspondientes a 8 publicaciones, de las cuales sólo 4 publicaciones aportaban una medida de dispersión para la eficacia de termorregulación. Aunque el análisis de estos índices como tamaños del efecto habría sido el más interesante, el tamaño muestral actual no es adecuado para realizar meta-segmentación, pues es demasiado escaso para poder realizar agrupaciones.

3.2.2. Tamaños del efecto

Nuestra unidad muestral es cada población de lacértidos de cada estudio publicado. Así, si una publicación trata sobre varias poblaciones, se ha

considerado cada población como una unidad muestral. Sin embargo, hemos tenido la precaución de considerar la publicación de procedencia como un factor que podría afectar a los resultados del meta-análisis, debido a la influencia que el investigador podría tener sobre los resultados del estudio. De esta forma, evitamos los posibles problemas relacionados con la no-independencia de los tamaños del efecto (Nakagawa y Santos, 2012).

Los estudios de biología térmica de lacértidos se clasifican en tres tipos: (1) las publicaciones clásicas que proporcionan temperaturas corporales y, en algunos casos, temperaturas del aire y/o del sustrato, pero sin estudiar cómo se relacionan las variables entre sí, (2) las publicaciones en que se estudia la correlación entre las temperaturas corporales y las temperaturas del aire y/o las del sustrato, y (3) los estudios que proporcionan datos de exactitud y eficacia de la termorregulación (Hertz *et al.*, 1993). Lo más interesante habría sido utilizar la eficacia de termorregulación como tamaño del efecto, dado que proporciona una medida cuantitativa sobre el grado de termorregulación conductual de una población (Hertz *et al.*, 1993; ver Capítulo 1), pero no había datos suficientes en la literatura. Por lo tanto, hemos considerado dos tipos de tamaños del efecto:

1. Las diferencias de medias entre la temperatura corporal (T_b) y la del aire (T_a), que nos indicaría la mayor o menor dependencia de las temperaturas corporales de las del aire. En principio, cuanto mayor fuera la diferencia entre la media de T_b y la de T_a , mejor sería la capacidad de termorregulación de la población, salvo si la T_a fuera óptima y la población no necesitase termorregularse en absoluto. Aunque este estimador posee poca capacidad informativa, porque sólo se basa en las medias, resulta útil a la hora de comparar diferentes poblaciones para extraer los principales factores de variación.
2. Las correlaciones entre la temperatura corporal (T_b) y la del aire (T_a), que indicarían el nivel de termorregulación de la población, en el sentido

clásico (ver, por ejemplo, Pérez-Mellado, 1983) de forma que cuanto menos dependan las temperaturas corporales de las del aire, más se estará termorregulando la población en general.

3.2.2.1. Diferencias de medias entre T_b y T_a

Dado que la información recopilada proviene de estudios que pueden haber empleado diferentes métodos de medida, hemos de utilizar la diferencia de medias estandarizada (Hedges y Olkin, 1985). Así, hemos usado el estimador insesgado de Hedges (Hedges y Olkin, 1985), que estandariza la diferencia de medias en relación a la media ponderada de las dos varianzas intragrupo, y se calcula como:

$$g = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{S_*},$$

, donde:

$$S_* = \sqrt{\frac{(N_1 - 1)S_1^2 + (N_2 - 1)S_2^2}{N_1 + N_2 - 2}}$$

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

$$Var(g) = \frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2}$$

Dado que este estimador aún es sesgado, Hedges (Hedges y Olkin, 1985) propuso un estimador insesgado (d), aplicando un factor de corrección al estimador g ,

$$d = c(m) \cdot g$$

, donde el factor de corrección viene dado por

$$1 - \frac{3}{4N-9}$$

, donde N es igual a las sumas de los tamaños muestrales N_1 y N_2 . De esta forma, la varianza del estimador insesgado es:

$$var(d) = \frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2} + \frac{\delta^2}{2(N_1 + N_2)}$$

, donde d es el tamaño del efecto poblacional.

3.2.2.2. Correlaciones entre T_b y T_a

Para los valores de los coeficientes de correlación lineal de Pearson (r), hemos utilizado el estimador Z de Fisher:

$$Z_i = \frac{1}{2} \log \left(\frac{1+r_i}{1-r_i} \right)$$

En algunas publicaciones se proporcionaban los resultados de la regresión lineal simple entre T_b y T_a , pero no se daba el valor del coeficiente de correlación lineal de Pearson. En esos casos teníamos dos opciones: (1) si se proporciona el coeficiente de determinación, obteníamos el coeficiente de correlación como su raíz cuadrada, y (2) si no se proporciona el valor del coeficiente de determinación, calculábamos el valor del coeficiente de correlación lineal de Pearson a partir del coeficiente de regresión (β) y de las desviaciones típicas de ambas variables, de la siguiente manera:

$$r = \beta \left(\frac{s_x}{s_y} \right).$$

3.2.3. Codificación de los datos

Hemos considerado dos tipos de variables. El primer tipo incluye a las variables cuantitativas continuas que proporcionan los tamaños del efecto, que actúan como variable dependiente o variable respuesta, y el otro tipo son variables cualitativas, llamadas factores, predictores o moderadores, que actúan como variables independientes para segmentar los tamaños del efecto por ellas.

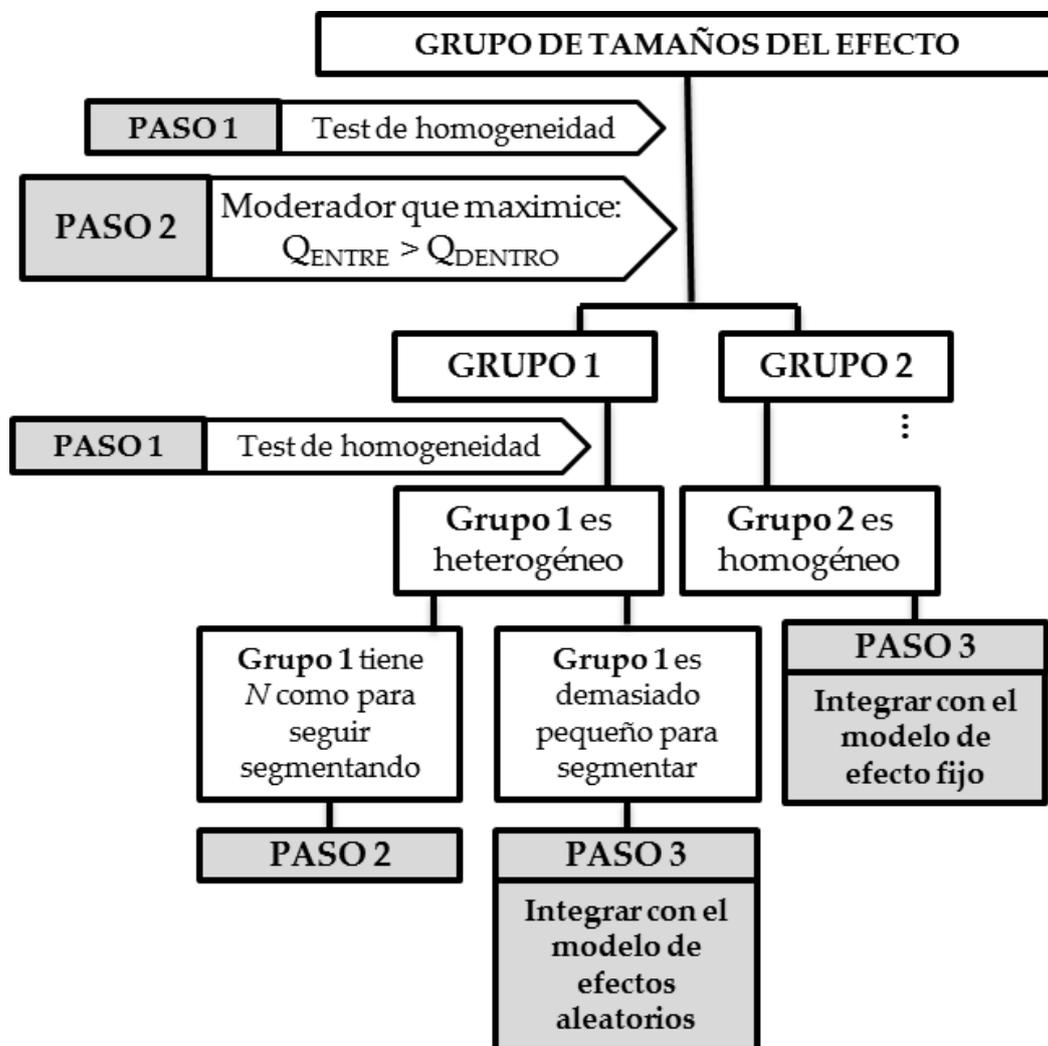


Figura 3.1. Esquema del funcionamiento del análisis de meta-segmentación.

Respecto a los moderadores, es conveniente tener el menor número posible de categorías para poder realizar segmentaciones sucesivas. Por lo tanto, hemos utilizado 7 predictores que se sabe que afectan a la biología térmica de las lagartijas: (1) *tamaño corporal*, *pequeño* (LCC < 60 mm), *mediano* (LCC 60 - 75 mm) o *grande* (LCC > 75 mm); (2) *microhábitat* preferido de la especie, *roca*, *tierra*, o *generalista*; (3) *hábitat de la población* concreta de estudio, *roca*, *tierra*, *hierba*, *matorral* o *bosque*; (4) *insularidad* de la población concreta del estudio, *insulares* o *continentales*; (5) *altitud* de la población de estudio, *baja* (< 400 m), *media* (400 - 1000 m), o *alta* (> 1000 m); (6) *latitud* (hemisferio), *norte* o *sur*; (7) *fecha de muestreo*, *todo el año* (o todo el periodo de actividad de las lagartijas), *primavera*, *verano*, u *otoño*.

3.2.4. Análisis estadísticos

Hemos utilizado el modelo de efecto fijo para integrar los tamaños del efecto de cada grupo, ya que estamos trabajando con publicaciones recopiladas de la literatura (Hunter y Schmidt, 2004; Borenstein *et al.*, 2010). Sobre el modelo de efecto fijo, segmentamos el tamaño del efecto según el factor más importante en cada caso, que será el que forme los grupos más homogéneos en su contenido y a la vez más diferentes unos de otros.

El procedimiento del análisis de meta-segmentación (Martín-Vallejo, 1995) es el siguiente: (1) primero se realiza el análisis global de toda la muestra y se estudia la homogeneidad del tamaño del efecto. (2) Si el análisis de homogeneidad resulta significativo (porque al menos uno de los tamaños del efecto sea estadísticamente diferente del resto), entonces se segmenta la muestra por el factor que forme los grupos más homogéneos y a la vez más diferentes entre sí. (3) Repetimos el procedimiento con cada nuevo grupo, hasta

quedarnos con grupos homogéneos, o terminales (porque ya no haya tamaño muestral suficiente para seguir segmentándolos). (4) Integramos los tamaños del efecto para tener una idea del valor medio del grupo (Figura 3.1).

3.2.4.1. Test de 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:

$$Q_H = \sum_{i=1}^k (\hat{\Theta}_i - \hat{\Theta})^2 w_i$$

Este estadígrafo de contraste sigue una distribución χ^2 con (k-1) grados de libertad bajo el supuesto de hipótesis nula cierta. Jones advierte (Jones, 1992) de que el test de homogeneidad presenta baja potencia, por lo que unos resultados no significativos no indican que exista homogeneidad. Así, Jeng y colaboradores (Jeng *et al.*, 1995) sugieren utilizar niveles de significación mayores como 0.10 o 0.15. Posteriormente, se han propuesto varias medidas para la cuantificación de la heterogeneidad (Higgins y Thompson, 2002; Higgins *et al.*, 2003) como complemento al test de homogeneidad. Nosotros hemos utilizado la I^2 (Higgins y Thompson, 2002; Higgins *et al.*, 2003), que indica el porcentaje de la variabilidad total que se debe a la heterogeneidad de los estudios frente a la variabilidad debida al azar:

$$I^2 = \frac{\tau^2}{\tau^2 + \sigma^2}$$

El estadístico I^2 cambia el enfoque desde la significación estadística a la variabilidad real como medición de la heterogeneidad en el meta-análisis, por

lo que sería análogo a un estadístico de tamaño del efecto (Nakagawa y Santos, 2012).

3.2.4.2. Integración de los tamaños del efecto

Durante el proceso, y cuando hemos llegado a grupos terminales homogéneos, integramos su tamaño del efecto mediante el modelo de efecto fijo. Sin embargo, en algunos de los grupos terminales ya no se podía explicar la heterogeneidad mediante ninguno de los factores propuestos, quedando grupos terminales heterogéneos. En estos grupos hemos optado por integrar el tamaño del efecto bajo el supuesto del modelo de efectos aleatorios (Figura 3.1).

Para el modelo de efecto fijo, se estima 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. Así, la integración para el modelo de efecto fijo se estima mediante:

$$\hat{\Theta} = \frac{\sum w_i \theta_i}{\sum w_i}$$

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

$$w_i = 1/\sigma_{\hat{\theta}_i}^2$$

, con error estándar:

$$\sigma_{\hat{\Theta}} = \frac{1}{\sqrt{\sum_i w_i}}$$

De manera análoga, cuando no se ha conseguido formar grupos homogéneos en la segmentación, hemos integrado mediante 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:

$$w_i = 1/(\sigma_{\theta_i}^2 + \tau^2)$$

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

$$\hat{\tau}^2 = \frac{Q_H - (k - 1)}{\sum_{i=1}^k w_i - \frac{\sum_{i=1}^k w_i^2}{\sum_{i=1}^k w_i}}$$

, siendo k el número de estudios y Q_H el valor de variabilidad que proporciona el test de homogeneidad (ver más arriba).

3.2.4.3. Análisis de segmentación

El análisis de segmentación adaptado al análisis de meta-segmentación nos permite identificar qué factores determinan la variabilidad de los tamaños del efecto. Esta segmentación está basada en los métodos AID (*Automatic Interaction Detection*) de Morgan y Sonquist (1963), modificados por Martín-Vallejo (1995) para adaptarlo a la estadística meta-analítica, resultando el análisis de meta-segmentación.

Para ello, partimos de una población de tamaños del efecto M y un conjunto de factores externos ($X_1, \dots, X_i, \dots, X_r$) que están influyendo en esos tamaños del efecto. Estos factores vienen definidos en categorías discretas ($C_1^i, C_2^i, \dots, C_{c_i}^i$), que son susceptibles de agrupar las diferentes poblaciones de lacértidos (nuestra unidad de muestreo). El objetivo de la segmentación es encontrar particiones del tamaño del efecto M , definidas por las categorías de los factores externos, que formen grupos, respecto al tamaño del efecto, lo más

homogéneos en su contenido y lo más diferentes unos de otros. De esta forma, tendremos una medida de heterogeneidad global (Q_T), que será la variabilidad total dentro de la muestra global (Hedges y Olkin, 1985). Al segmentar, dividiremos esta variabilidad total en una heterogeneidad entre grupos (Q_E) y en una heterogeneidad dentro de los grupos (Q_D), de modo que el objetivo de la segmentación será minimizar la distancia intragrupo (Q_D), maximizando a la vez la distancia intergrupo (Q_E ; ver Figura 3.1). 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 (*Chi-squared Automatic Interaction Detection*; Morgan y 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 un bajo tamaño muestral (Figura 3.1).

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), seleccionando el predictor que logre un valor mayor del estadígrafo χ^2 (o un p-valor menor asociado a él). De esta forma, en la primera fase se realizan todos los análisis de homogeneidad posibles 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 intergrupala 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 actualmente no existe un software específico para este tipo de análisis. Este software presenta la limitación de que el algoritmo realiza particiones binarias y muchas veces es demasiado restrictivo. Para solucionar este problema, hemos 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 χ^2 en las variables cualitativas y las sumas de cuadrados en las variables cuantitativas, y (2) la maximización de la significación mediante una transformación logarítmica del p-valor (el *LogWorth*, ver más abajo).

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. 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:

$$\sum_{i=1}^n \alpha'_i = \sum_{i=1}^n \left(\frac{\alpha}{n}\right) = \alpha$$

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 disminuye, siendo más difícil rechazar la hipótesis nula (ver una discusión más completa en Martín-Vallejo, 1995). Debido a este inconveniente, en el presente estudio hemos 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). Así, JMP realiza las particiones basándose en el estadístico *LogWorth*, que se proporciona para cada factor candidato a dividir un conjunto. El *LogWorth* se calcula como:

$$-\log_{10}(p - \text{valor})$$

, donde el p-valor ajustado se calcula mediante simulaciones de Monte Carlo, teniendo en cuenta todas las formas en las que puede darse cada división (Sall, 2002).

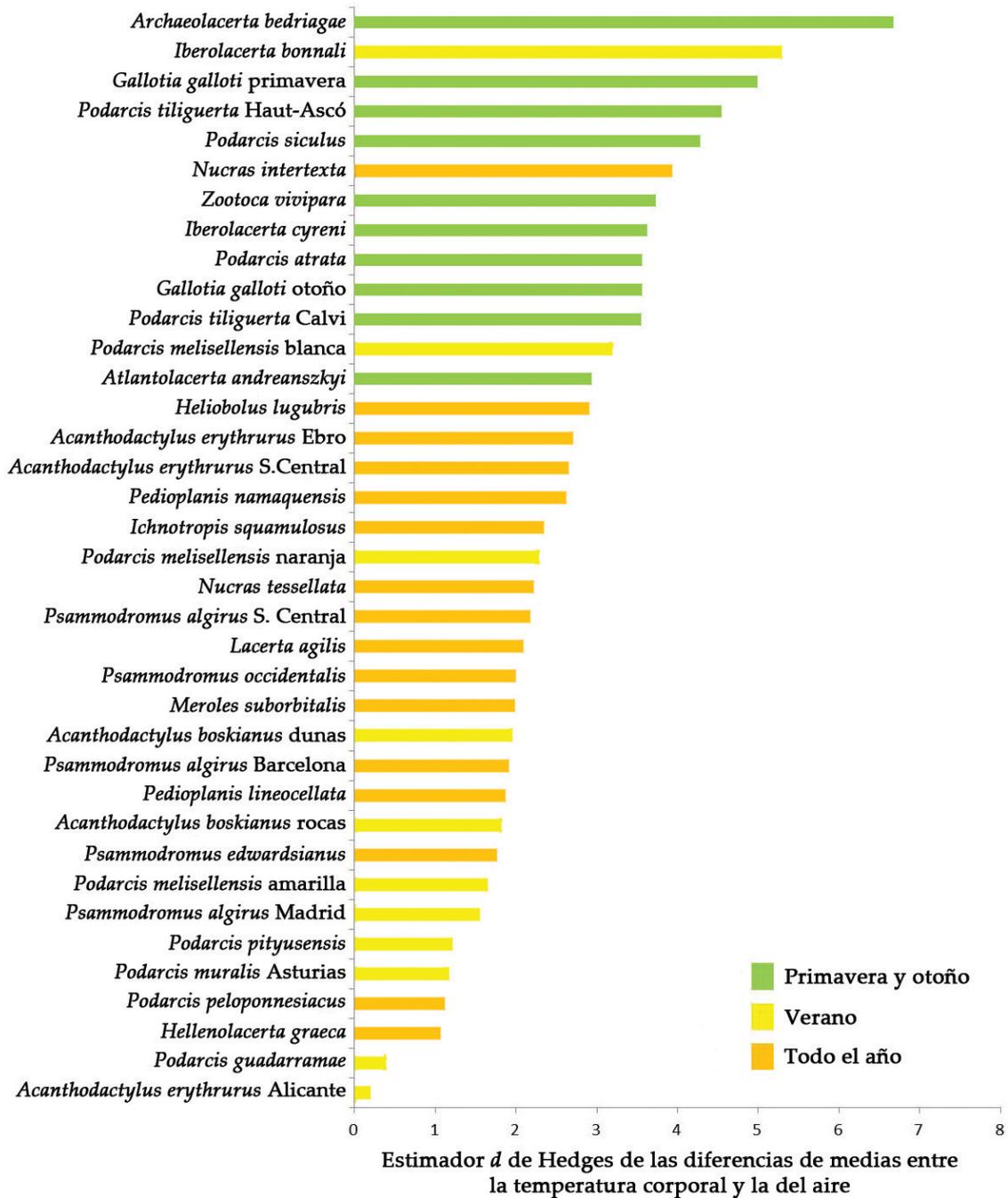


Figura 3.2. En este gráfico se representan los tamaños del efecto de las diferentes poblaciones según la estación en la que se ha realizado el estudio.

3.3. Resultados

3.3.1. Segmentación de las diferencias de medias

Partimos de un grupo global de 37 poblaciones de lacértidos en las que se han estudiado las T_b y T_a , que resultó altamente heterogéneo para el modelo de efectos fijos ($Q = 1133.21$, $p < 0.00001$; Figura 3.2; Tabla 3.1). El 96.82% de la variabilidad de los tamaños del efecto es intrínseca a los estudios ($I^2 = 96.82\%$). Por lo tanto, el análisis de segmentación es apropiado para segmentar la variabilidad por el moderador que mejor la explique. La primera segmentación se da por *fecha de muestreo* (suma de cuadrados entre grupos o $SS_E = 578.13$; $\text{LogWorth} = 8.45$), formando tres grupos: (1) *primavera y otoño*, (2) *verano*, y (3) *todo el año*.

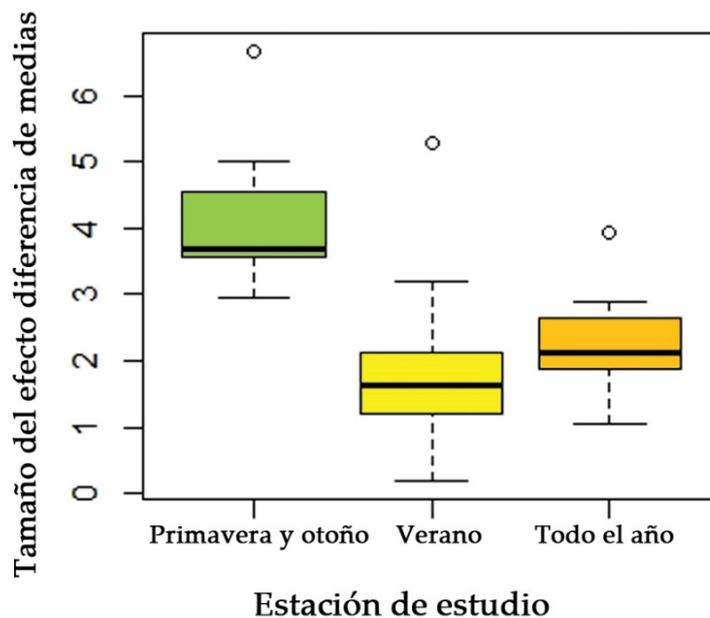


Figura 3.3. Tamaño del efecto de las diferencias de medias entre la temperatura corporal y la del aire según la estación en la que se ha realizado el estudio.

Tabla 3.1. Tamaños del efecto de las diferencias de medias entre T_b y T_a , con sus intervalos de confianza al 95%. Las poblaciones marcadas con (*) se eliminaron del meta-análisis. Lista de referencias en el ANEXO.

Población	Publicación	Tamaño del efecto (°C)
<i>Gallotia galloti</i> en primavera	Báez 1985	-5.00 (-5.75, -4.25)
<i>Gallotia galloti</i> en otoño		-3.61 (-4.28, -2.95)
<i>Podarcis siculus</i>	Van Damme <i>et al.</i> 1990	-4.28 (-4.96, -3.61)
<i>Archaeolacerta bedriagae</i>	Bauwens <i>et al.</i> 1990	-6.67 (-7.51, -5.83)
<i>Podarcis tiliguerta</i> Haut Ascó	Van Damme <i>et al.</i> 1989	-4.55 (-5.01, -4.09)
<i>Podarcis tiliguerta</i> Calvi		-3.55 (-3.99, -3.11)
<i>Iberolacerta cyreni</i>	Martín y Salvador 1993	-3.62 (-3.89, -3.34)
<i>Podarcis atrata</i>	Castilla y Bauwens 1991	-3.56 (-3.91, -3.21)
<i>Zootoca vivipara</i>	Herczeg <i>et al.</i> 2004	-3.73 (-4.28, -3.19)
<i>Atlantolacerta andreanszky</i>	Busack 1987	-2.94 (-3.49, -2.40)
<i>Podarcis melisellensis</i> blanca	Huyghe <i>et al.</i> 2007	-3.19 (-3.50, -2.88)
<i>Podarcis melisellensis</i> amarilla		-1.65 (-2.17, -1.13)
<i>Podarcis melisellensis</i> naranja		-2.29 (-2.78, -1.79)
<i>Iberolacerta bonnali</i> (*)	Martínez-Rica 1977	-5.29 (-6.15, -4.44)
<i>Acanthodactylus boskianus</i> dunas	Darwish-Mahmoud 2003	-1.95 (-2.22, -1.68)
<i>Acanthodactylus boskianus</i> rocas		-1.81 (-2.19, -1.43)
<i>Podarcis pityusensis</i>	Pérez-Mellado y Salvador 1981	-1.21 (-1.64, -0.79)
<i>Acanthodactylus erythrurus</i> Alicante	Seva 1982	0.19 (-0.31, 0.69)
<i>Podarcis muralis</i> Asturias	Braña 1991	-1.17 (-1.45, -0.89)
<i>Psammodromus algirus</i> Madrid	Carrascal y Díaz 1989	-1.55 (-1.97, -1.13)
<i>Podarcis guadarramae</i>	Martín-Vallejo 1990	-0.38 (-0.69, -0.07)
<i>Acanthodactylus erythrurus</i> Ebro	Carretero y Llorente 1995	-2.70 (-3.14, -2.26)
<i>Acanthodactylus erythrurus</i> Salamanca	Pollo y Pérez-Mellado 1989	-2.65 (-3.37, -1.94)
<i>Heliobolus lugubris</i>	Verwajen y Van Damme 2007	-2.34 (-3.18, -2.62)
<i>Lacerta agilis</i>	Amat <i>et al.</i> 2003	-2.10 (-2.33, -1.86)
<i>Psammodromus algirus</i> Salamanca	Pollo y Pérez-Mellado 1989	-2.17 (-2.83, -1.52)
<i>Psammodromus occidentalis</i>		-1.99 (-2.68, -1.30)
<i>Merole suborbitalis</i>	Huey y Pianka 1977	-1.98 (-2.12, -1.84)
<i>Nucras intertexta</i>		-3.94 (-7.39, -0.48)
<i>Nucras tessellata</i>		-2.22 (-2.68, -1.76)
<i>Pedioplanis lineocellata</i>		-1.88 (-2.00, -1.76)
<i>Pedioplanis namaquensis</i>		-2.63 (-2.92, -2.34)
<i>Ichnotropis squamulosa</i>	Verwajen y Van Damme 2007	-2.90 (-3.18, -2.62)
<i>Psammodromus algirus</i> Ebro	Carretero y Llorente 1995	-1.91 (-2.20, -1.62)
<i>Psammodromus edwardsianus</i>	Carretero y Llorente 1993	-1.76 (-2.00, -1.52)
<i>Hellenolacerta graeca</i> (*)	Maragou <i>et al.</i> 1997	-1.06 (-1.43, -0.69)
<i>Podarcis peloponnesiacus</i> (*)		-1.11 (-1.40, -0.83)

3.3.1.1. Grupo de *primavera y otoño*

El grupo de *primavera y otoño* incluye a 10 poblaciones de lacértidos, con una heterogeneidad altamente significativa para las diferencias de medias en el modelo de efecto fijo ($Q = 80.99$, $p < 0.00001$, $I^2 = 88.89$). Por lo tanto, volvemos a segmentarlo. En este caso, el moderador que más influyó en los tamaños del efecto es el *tamaño corporal* ($SS_E = 26.57$; $LogWorth = 0.74$), que genera dos nuevos grupos: *grande* ($LCC > 80$ mm) y *mediano y pequeño* ($LCC < 80$ mm) (Figura 3.4)

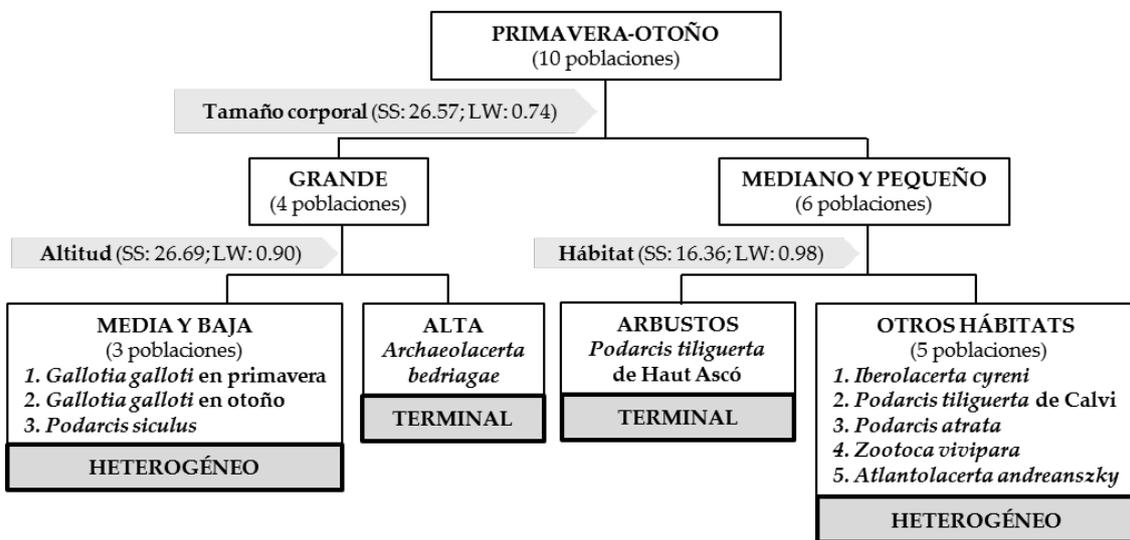


Figura 3.4. Esquema de segmentación de la diferencia estandarizada de medias entre T_b y T_a para el grupo de *primavera y otoño*.

El grupo de lacértidos de tamaño *grande* sigue siendo heterogéneo ($Q = 33.43$; $p < 0.00001$; $I^2 = 91.03\%$), y se segmenta por *altitud* ($SS_E = 26.69$; $LogWorth = 0.90$), dando dos nuevos grupos: *alta* (> 1000 m) y *media y baja* (< 1000 m). El subgrupo de elevación *alta* sólo incluye a la población de *Archaeolacerta bedriagae* a 1800 m (Bauwens *et al.*, 1990), con una T_b media de 32.79 °C y una T_a media de 15.28 °C, que es la mayor diferencia de medias (*i.e.* el mayor tamaño del efecto) que hemos encontrado en todos los datos publicados sobre lacértidos. Por otro

lado, el grupo de elevación *media y baja* sigue siendo heterogéneo ($Q = 7.37$; $p = 0.025$; $I^2 = 72,85\%$) e incluye a *Gallotia galloti* de primavera y otoño (Báez, 1985) y *Podarcis siculus* de primavera (Van Damme *et al.*, 1990), pero no se puede segmentar debido a su bajo tamaño muestral (Figura 3.4).

Mientras tanto, el grupo de lacértidos de tamaño *mediano y pequeño*, incluye seis poblaciones y sigue siendo heterogéneo ($Q = 21.55$; $p = 0.00063$; $I^2 = 76,81\%$, Figura 3.4). La siguiente segmentación es por el moderador *hábitat de la población* ($SS_E = 16.36$; $LogWorth = 0.98$), llevando a dos nuevos grupos: *matorral* (población de *Podarcis tiliguerta* a 1800 m, de Van Damme *et al.*, 1990), y *otros hábitats*. El subgrupo de *otros hábitats*, incluye a 5 poblaciones y sigue siendo heterogéneo ($Q = 21.28$; $p = 0.00028$; $I^2 = 81.20\%$), pero no se sigue segmentando por la falta de tamaño muestral (Figura 3.4).

3.3.1.2. Grupo de *verano*

Las 11 poblaciones de lacértidos para los que se estudiaron las temperaturas en *verano*, han mostrado valores más bajos de tamaños del efecto que las de *primavera y otoño*, de forma que sus T_b medias son en general más cercanas a la media de T_a (Figura 3.3).

El grupo de *verano* es heterogéneo ($Q = 245.47$; $p < 0.00001$; $I^2 = 96.74\%$). Aquí hemos detectado que existe una población con una valor claramente discordante: la población de *Iberolacerta bonnali* estudiada por Martínez-Rica (1977), que muestra un tamaño del efecto muy grande y una precisión muy pequeña (ver población 38 en la Figura 3.5). Segmentamos el grupo de *verano*, en este caso por el *tamaño corporal*, dando dos grupos: *pequeño* ($LCC < 60$ mm) y *mediano y grande* ($LCC > 60$ mm, ver Figura 3.6). El grupo de lacértidos de tamaño *pequeño* incluye 4 poblaciones y es heterogéneo ($Q = 61.73$; $p < 0.00001$; $I^2 = 95.14\%$). Eliminamos la población discordante (Martínez-Rica, 1977), que es

significativamente diferente del resto, dejando un grupo con las 3 poblaciones correspondientes a los 3 morfotipos de *Podarcis melisellensis* (Huyghe *et al.*, 2007), que sigue resultando heterogéneo ($Q = 27.92$; $p < 0.00001$; $I^2 = 92.84\%$), pero ya no se puede segmentar.

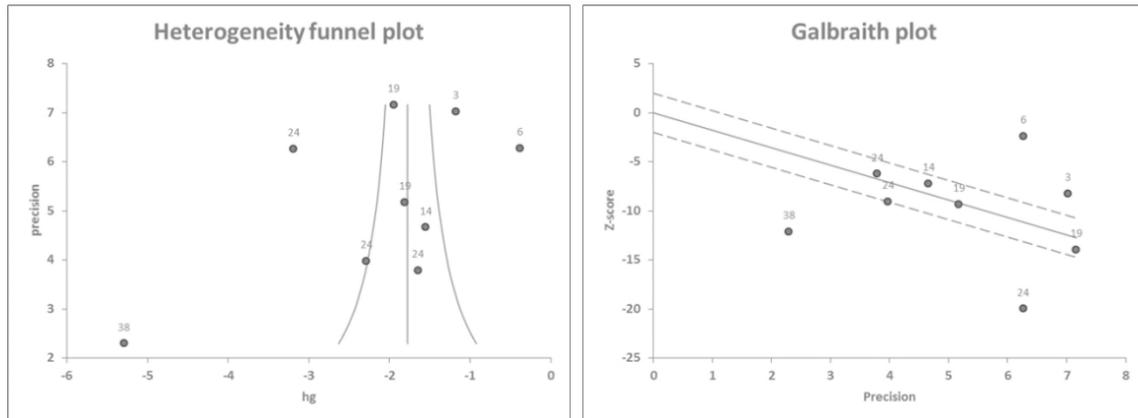


Figura 3.5. A la izquierda vemos el diagrama de embudo del grupo de verano. El diagrama de embudo representa el tamaño del efecto en el eje de abscisas, frente a la precisión de cada estudio en el eje de ordenadas, y se utiliza para examinar la asimetría de su distribución en torno a la media. Así, si los estudios se distribuyen de forma simétrica en torno a la media, consideramos que no hay sesgo de publicación. En este caso podemos observar cómo el estudio n° 38, que es el de *I. bonnali* de Martínez-Rica (1977), tiene un tamaño del efecto completamente discordante, asociado a una baja precisión, lo que delata algún problema metodológico del estudio y nos lleva a eliminarlo del meta-análisis. A la derecha observamos el diagrama de Galbraith, que representa la precisión de cada estudio en el eje de abscisas, frente al tamaño del efecto estandarizado en el eje de ordenadas, y se utiliza para valorar la heterogeneidad. De nuevo, vemos como el estudio n° 38 presenta una precisión baja. Ver la numeración de cada estudio en el ANEXO.

El grupo de lacértidos de tamaño *medio y grande*, es heterogéneo ($Q = 97.50$; $p < 0.00001$; $I^2 = 93.85\%$) e incluye 7 poblaciones. El siguiente moderador aquí es la *altitud* ($SS_E = 35.00$; $LogWorth = 0.51$), llevando a tres nuevos grupos: elevación *baja* (< 400 m), elevación *media* (400 - 1000 m), y elevación *alta* (> 1000 m). El grupo de elevación *baja* incluye cuatro poblaciones y es heterogéneo ($Q = 58.65$; $p < 0.00001$; $I^2 = 94.88\%$), pero no se puede segmentar más (Figura 3.6). El grupo de elevación *media* es homogéneo ($Q =$

2.13; $p = 0.14$; $I^2 = 53.07\%$) e incluye tres poblaciones (Figura 3.6). Finalmente, el grupo de elevación *alta* sólo incluye la población de *Podarcis muralis* a 1600 m (Martín-Vallejo, 1990).

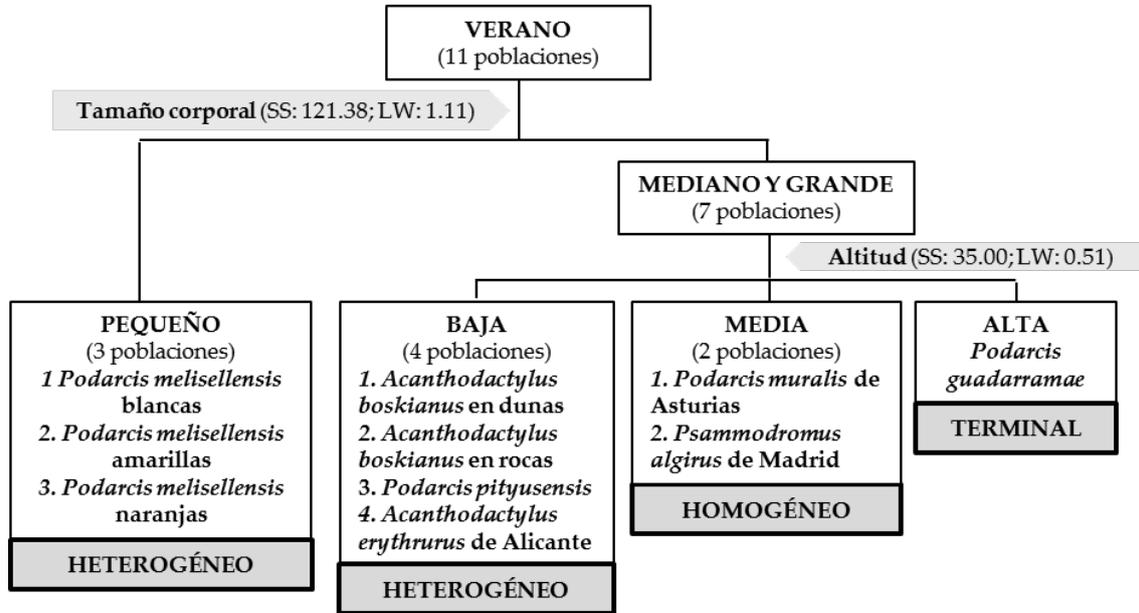


Figura 3.6. Esquema de segmentación de la diferencia estandarizada de medias entre T_b y T_a para el grupo de *verano*.

3.3.1.3. Grupo de *todo el año*

Hay 16 poblaciones de lacértidos para las que se han estudiado las temperaturas durante toda la época de actividad de los individuos. Como era de esperar, estas poblaciones muestran valores medios de los tamaños del efecto, en comparación con los grupos de *primavera* y *otoño* y *verano* (Figura 3.3).

Sin embargo, el grupo de *todo el año* es heterogéneo ($Q = 147.14$; $p < 0.00001$; $I^2 = 89.81\%$). La primera segmentación se realiza por *hábitat de la población* ($SS_E = 67.44$; $LogWorth = 1.43$), dando lugar a dos nuevos grupos: *roca* y

otros hábitats. El grupo de *roca* incluye dos poblaciones, y es homogéneo ($Q = 0.05$; $p = 0.82$; $I^2 = 0\%$).

El grupo de *otros hábitats* incluye 14 poblaciones y es heterogéneo ($Q = 80.00$; $p < 0.00001$; $I^2 = 83.75\%$). Así, este grupo se segmenta por género ($SS_E = 46.87$; $\text{LogWorth} = 1.08$), dando dos nuevos grupos: *Heliobolus* y *Acanthodactylus* por un lado y *otros géneros* por otro. El grupo *Heliobolus* y *Acanthodactylus* es homogéneo ($Q = 0.79$; $p = 0.67$; $I^2 = 0\%$), e incluye tres poblaciones: *Heliobolus lugubris*, *Acanthodactylus boskianus* y *A. erythrurus* (Pollo y Pérez-Mellado, 1989; Verwaijen y Van Damme, 2007).

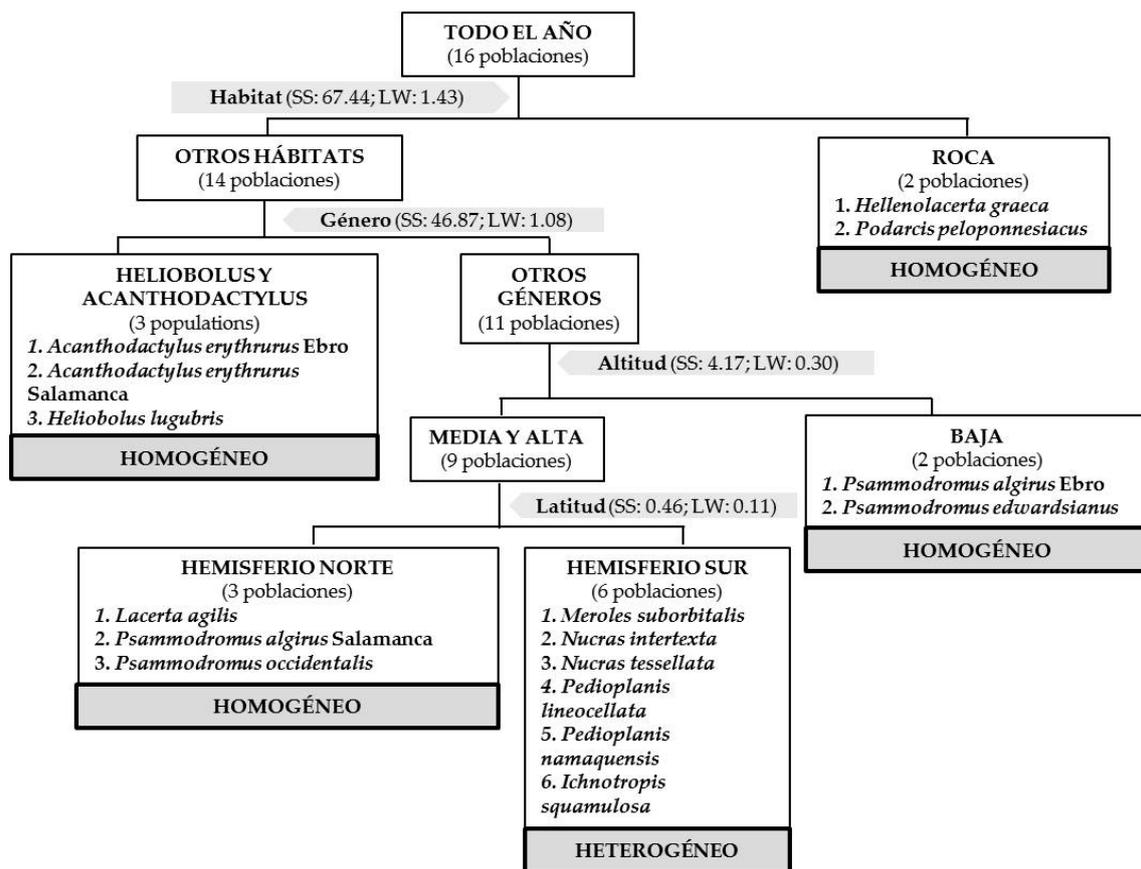


Figura 3.7. Esquema de segmentación de la diferencia estandarizada de medias entre T_b y T_a para el grupo de *todo el año*.

El grupo de *otros géneros* incluye 11 poblaciones de los géneros *Ichnotropis*, *Nucras*, *Lacerta*, *Pedioplanis*, *Meroles* y *Psammodromus* y sigue siendo heterogéneo ($Q = 32.53$; $p = 0.00033$; $I^2 = 69.26\%$). La siguiente segmentación sucede por *altitud* ($SS_E = 4.17$; $\text{LogWorth} = 0.30$), dando dos nuevos grupos: elevación *baja* (< 400 m) y elevación *media y alta* (> 400 m). El grupo de elevación *baja* es homogéneo, e incluye dos poblaciones (Figura 3.7). El grupo de elevación *media y alta*, es heterogéneo ($Q = 27.80$; $p = 0.00051$; $I^2 = 71.23\%$) e incluye nueve poblaciones. La siguiente segmentación es por *latitud* ($SS_E = 0.46$; $\text{LogWorth} = 0.11$), dando 2 nuevos grupos: *norte* y *sur*. El grupo de latitud *norte* es homogéneo ($Q = 0.14$; $p = 0.93$; $I^2 = 0.0\%$), e incluye 3 poblaciones (Figura 3.7). El grupo de latitud *sur* es heterogéneo ($Q = 27.19$; $p < 0.00001$; $I^2 = 81.61\%$), e incluye 6 poblaciones, aunque no se puede seguir segmentando.

3.3.2. Segmentación de las correlaciones

La muestra global de las 30 poblaciones de lacértidos para las que se ha publicado la correlación entre T_b y T_a forma un grupo heterogéneo de tamaños del efecto ($Q = 485.54$; $p < 0.00001$; $I^2 = 96.82\%$; Tabla 3.2). Antes de segmentar, se han eliminado cinco poblaciones con tamaños del efecto discordantes (Figura 3.9): *Podarcis guadarramae* de Guadarrama (Martín-Vallejo, 1990), *Podarcis muralis* de Guadarrama (Martín-Vallejo, 1990), *Acanthodactylus boskianus* de Egipto, tanto la población que vive en dunas como la que vive en roca Egipto (Darwish-Mahmoud, 2003), y *Zootoca vivipara* (Herczeg *et al.*, 2004). Al eliminar estas 5 poblaciones, la heterogeneidad disminuye a la mitad de lo que era, por eso decidimos eliminarlas ($Q = 278.11$). La primera segmentación se produce por el *hábitat de la población*, dando 2 grupos: *roca y tierra* por un lado, y *hierba y matorral* por otro. Así, el grupo de *roca y tierra* incluye 15 poblaciones y es heterogéneo ($Q = 104.44$; $p < 0.00001$; $I^2 = 84.68\%$, Figura 3.8).

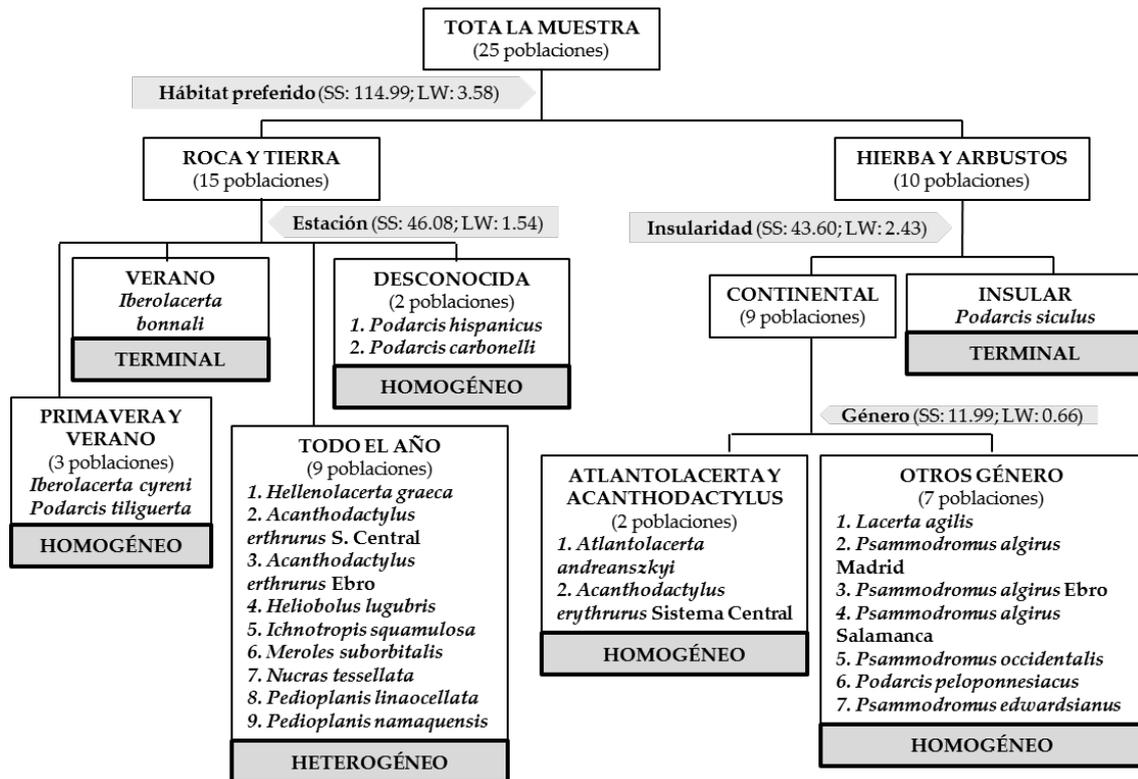


Figura 3.8. Esquema de segmentación de las correlaciones entre T_b y T_a .

La siguiente segmentación se produce por *estación de muestreo*, dando 4 nuevos grupos: *primavera y otoño*, *verano*, *todo el año*, y *desconocida*. El grupo de *primavera y verano*, incluye 3 poblaciones y es homogéneo ($Q = 2.68$; $p = 0.26$; $I^2 = 25.34\%$). El grupo de *verano* sólo incluye una población, *Iberolacerta bonnali* (Martínez-Rica, 1977), que, muy probablemente, publicaba datos erróneos (ver Capítulo 7). El grupo de *todo el año*, incluye 9 poblaciones y es heterogéneo ($Q = 30.83$; $p = 0.00015$; $I^2 = 74.05\%$), pero no se puede seguir segmentando (Figura 3.8).

El grupo de *desconocida* incluye 2 poblaciones, *Podarcis guadarramae* y *Podarcis carbonelli* (Pérez-Mellado, 1983). Por otro lado, el grupo de *hierba y matorral* incluye 10 poblaciones y es significativamente heterogéneo ($Q = 66.03$; $p < 0.00001$; $I^2 = 86.37\%$). La siguiente segmentación se produce por el moderador *insularidad*, dando 2 nuevos grupos: lacértidos *insulares* y lacértidos

continentales. El grupo de lacértidos *insulares* sólo incluye la población de *Podarcis siculus* de Córcega (Van Damme *et al.*, 1990). El grupo de lacértidos *continentales* incluye 9 poblaciones, y es heterogéneo ($Q = 22.43$; $p = 0.004$; $I^2 = 64.33\%$). La siguiente segmentación es por género ($SS_E = 11.99$; $LogWorth = 0.66$), formándose 2 nuevos grupos: *Atlantolacerta-Acanthodactylus* y *Psammmodromus-Podarcis-Lacerta* (ver Figura 3.8). El grupo de *Atlantolacerta-Acanthodactylus* incluye 2 poblaciones de estos géneros, mientras que el grupo *Psammmodromus-Podarcis-Lacerta* incluye 7 poblaciones de esos 3 géneros, y es homogéneo ($Q = 10.20$; $p = 0.12$; $I^2 = 41.16\%$, Figura 3.8).

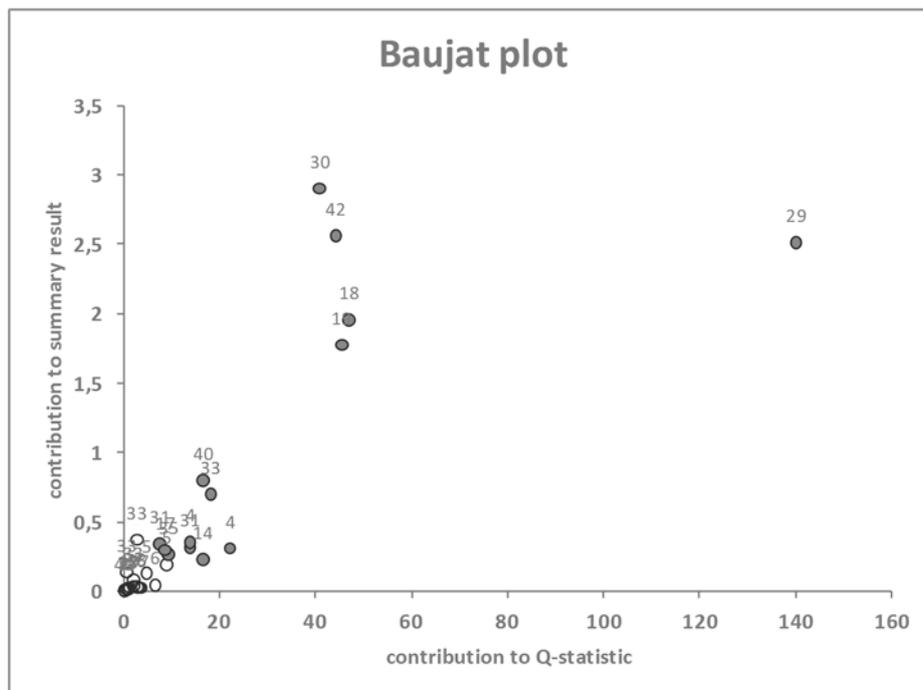


Figura 3.9. En el diagrama de Baujat se representa la contribución del estudio a la heterogeneidad del grupo (Q) en el eje de abscisas, frente a la influencia que tiene ese estudio en el tamaño del efecto del grupo, en el eje de ordenadas. Así, la influencia del estudio en el tamaño del efecto se estima como la diferencia (estandarizada y elevada al cuadrado) del tamaño del efecto en el modelo de efecto fijo si se incluye ese estudio con respecto a si se saca del modelo. En este caso podemos observar cómo las poblaciones nº 29, 30, 42, 18 y 19 contribuyen desproporcionadamente a la heterogeneidad del grupo. Ver numeración de cada estudio en el ANEXO.

Tabla 3.2. Tamaños del efecto de las correlaciones entre las temperaturas corporales y las del aire, con sus intervalos de confianza al 95%. Las poblaciones marcadas con (*) se eliminaron del meta-análisis. La lista con todas las referencias se encuentra en el ANEXO.

Población	Publicación	Tamaño del efecto
<i>Podarcis guadarramae</i> (*)	Martín-Vallejo 1990	0.83 (0.67, 0.92)
<i>Podarcis muralis</i> S. Central (*)		0.30 (-0.08, 0.61)
<i>Acanthodactylus boskianus</i> dunas (*)	Darwish-Mahmoud 2003	0.85 (0.80, 0.89)
<i>Acanthodactylus boskianus</i> rocas (*)		0.68 (0.53, 0.78)
<i>Zootoca vivipara</i> (*)	Herczeg <i>et al.</i> 2004	0.97 (0.95, 0.98)
<i>Iberolacerta cyreni</i>	Martín y Salvador 1993	0.29 (0.18, 0.40)
<i>Podarcis tiliguerta</i>	Van Damme <i>et al.</i> 1989	0.31 (0.12, 0.47)
<i>Podarcis atrata</i>	Castilla y Bauwens 1991	0.15 (0.01, 0.30)
<i>Iberolacerta bonnali</i>	Martínez-Rica 1977	0.42 (0.16, 0.63)
<i>Hellenolacerta graeca</i>	Maragou <i>et al.</i> 1997	0.53 (0.33, 0.68)
<i>Acanthodactylus erythrurus</i> Ebro	Carretero y Llorente 1995	0.53 (0.35, 0.67)
<i>Acanthodactylus erythrurus</i> S. Central	Gil <i>et al.</i> 1993	0.63 (0.49, 0.74)
<i>Heliobolus lugubris</i>	Verwajen y Van Damme 2007	0.45 (0.32, 0.56)
<i>Ichnotropis squamulosa</i>		0.29 (0.09, 0.47)
<i>Meroles suborbitalis</i>	Huey y Pianka 1977	0.55 (0.48, 0.61)
<i>Nucras tessellata</i>		0.67 (0.57, 0.75)
<i>Pedioplanis lineocellata</i>		0.58 (0.53, 0.63)
<i>Pedioplanis namaquensis</i>		0.33 (0.18, 0.47)
<i>Podarcis carbonelli</i>	Pérez-Mellado 1983	0.35 (0.15, 0.52)
<i>Podarcis hispanicus</i>		0.72 (0.61, 0.80)
<i>Acanthodactylus erythrurus</i> Salamanca	Pollo y Pérez-Mellado 1989	0.36 (0.01, 0.62)
<i>Atlantolacerta andreanszky</i>	Busack 1987	0.58 (0.37, 0.73)
<i>Lacerta agilis</i>	Amat <i>et al.</i> 2003	0.82 (0.77, 0.86)
<i>Psammodromus algirus</i> Madrid	Carrascal y Díaz 1989	0.85 (0.75, 0.91)
<i>Psammodromus algirus</i> Ebro	Carretero y Llorente 1995	0.74 (0.65, 0.81)
<i>Psammodromus algirus</i> Salamanca	Pollo y Pérez-Mellado 1989	0.70 (0.56, 0.80)
<i>Psammodromus occidentalis</i>		0.69 (0.51, 0.81)
<i>Podarcis peloponnesiacus</i>	Maragou <i>et al.</i> 1997	0.76 (0.66, 0.83)
<i>Podarcis siculus</i>	Van Damme <i>et al.</i> 1990	0.05 (-0.21, 0.31)
<i>Psammodromus edwardsianus</i>	Carretero y Llorente 1993	0.76 (0.69, 0.81)

3.4. Discusión

El primer resultado de ambos análisis de meta-segmentación es la gran heterogeneidad existente en los datos, ya que el estadístico I^2 supera el 96% en

el conjunto inicial de datos para ambos tamaños del efecto. Esto significa que más de un 90% de la variabilidad que existe en los datos publicados sobre la biología térmica de lacértidos se debe a la heterogeneidad de las poblaciones o de los estudios, y no al azar (Higgins y Thompson, 2002). Como se ha señalado en numerosas ocasiones, en vez de centrar los meta-análisis de ecología y evolución en la consistencia de las significaciones, como se suele hacer en medicina, aquí es mucho más interesante poder abordar las causas de la heterogeneidad (Nakagawa y Poulin, 2012; Nakagawa y Santos, 2012; Lortie *et al.*, 2015).

La estación de muestreo es el factor que más influye en las diferencias entre las temperaturas corporales y las del aire, más que el tipo de hábitat, las variaciones geográficas o el tamaño corporal. Además, los resultados son similares en primavera y otoño, y diferentes a los de verano. Así, las temperaturas corporales de los lacértidos son significativamente más altas que las del aire en primavera y otoño de lo que lo son en verano (Figura 3.3). En algunos estudios ya se ha puesto de manifiesto el efecto de la estacionalidad en la biología térmica de los lacértidos (Díaz y Cabezas-Díaz, 2004; Díaz *et al.*, 2006; Ortega *et al.*, 2014; Van Damme *et al.*, 1987), que incluso puede suponer diferencias estacionales en las temperaturas seleccionadas (Díaz *et al.*, 2006; ver también Capítulo 5). El grupo de primavera y otoño se segmenta después por el tamaño corporal, de forma que los lacértidos grandes muestran unas temperaturas corporales más elevadas que las del aire con respecto a las de los lacértidos medianos o pequeños. Por el contrario, el grupo de verano también se segmenta por el tamaño corporal, pero con una tendencia inversa a la observada en primavera-otoño: los lacértidos más pequeños tendrían temperaturas corporales significativamente más elevadas que las del aire en comparación con los lacértidos medianos y grandes. Se sabe que existe una relación inversa entre el tamaño corporal y las tasas de calentamiento (ver, por

ejemplo, Stevenson, 1985; Carrascal *et al.*, 1992; Angilletta y Dunham, 2003). Sin embargo, la relación entre la termorregulación y el tamaño corporal todavía no está clara, y podría variar en función de otros factores más relevantes (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006; Sagonas *et al.*, 2013), como la latitud o la altitud (Ashton y Feldman, 2003; Zamora-Camacho *et al.*, 2014). Los resultados del análisis de meta-segmentación de las diferencias de medias son claros en cuanto a la estacionalidad, pero el resto de factores aparecen menos claros y podrían estar afectados por la influencia de la propia publicación de la que provienen, por lo que es preferible esperar a futuros estudios y no avanzar interpretaciones especulativas.

Aunque estas poblaciones se han estudiado en diferentes estaciones, es interesante destacar que *Iberolacerta bonnali*, *Archaeolacerta bedriagae* e *Iberolacerta cyreni*, especies adaptadas a vivir en ambientes extremos de alta montaña, exhiben grandes diferencias entre las temperaturas corporales y las ambientales. El caso de *I. cyreni* parece reflejar la adaptación a climas fríos, ya que logra una eficacia de termorregulación mayor a más altitud (ver Monasterio *et al.*, 2009 y Capítulo 4). Por otro lado, *Zootoca vivipara*, una especie generalista, logra eficacias similares a diferentes altitudes, a costa de pasar casi un 50% más del tiempo dedicado a termorregularse cuando vive a gran altitud (Gvozdík, 2002). En este caso, el mayor tiempo necesario para regular la temperatura corporal podría ser una limitación para otro tipo de conductas, como conseguir alimento, aparearse o defender el territorio, lo que impondría costes elevados (Huey y Slatkin, 1976; Sears y Angilletta, 2015; ver una discusión más detallada en el Capítulo 1).

En los estudios clásicos, una mayor correlación entre las temperaturas del aire y las corporales, indicaba un menor grado de capacidad de termorregulación o, lo que es lo mismo, un mayor grado de termoconformidad (Hertz *et al.*, 1993; Mitchell y Angilletta, 2009). Respecto a los resultados del

meta-análisis, es importante señalar que el factor que más influye en los tamaños del efecto ha sido el hábitat, con las poblaciones de roca y tierra por un lado y las de matorral y hierba por otro. Además, la separación es coherente, pues el sustrato rocoso se asemeja más al sustrato de tierra en sus características térmicas, y el de hierba es más similar al de matorral, y ambos se alejan de los dos primeros (Castilla y Bauwens, 1991; Díaz *et al.*, 2005). Así, las poblaciones con predominio de tierra y roca se termorregularían más que las de hierba y matorrales. En principio, los sustratos de roca y tierra, al tener normalmente temperaturas mayores, proporcionarían microhábitats más favorables, por lo que esas poblaciones podrían termorregularse mejor (Castilla *et al.*, 1999). Belliure y Carrascal (2002) demostraron experimentalmente que las lagartijas son capaces de seleccionar los sustratos y los microhábitats que les proporcionan una tasa de calentamiento más rápida, lo que minimizaría los costes por pérdida de oportunidades (Belliure y Carrascal, 2002).

El segundo factor que parece afectar a las correlaciones entre las temperaturas corporales y las del sustrato es, de nuevo, el correspondiente a las fechas de estudio. La estacionalidad 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. Además, la separación vuelve a aparecer igual que en la meta-segmentación de las diferencias de medias: *primavera-otoño*, *verano* y *todo el año*, lo que refuerza las conclusiones sobre la importancia de la estacionalidad en la biología térmica de lacértidos (Díaz y Cabezas-Díaz, 2004; Ortega *et al.*, 2014). Dentro del grupo de hierba y matorral, parece que lo que más influiría en el tamaño del efecto podría ser el género, pero aquí es posible que el factor autor esté actuando como elemento de confusión, por lo que es mejor esperar a estudios que aborden el tema en concreto.

Se hace necesario comentar que muchas de las publicaciones recuperadas en la búsqueda no proporcionaban una medida de dispersión o el tamaño muestral del conjunto de datos, cosa que habría que pedir que no falte nunca en futuras publicaciones científicas. Además, la metodología de estudio en biología térmica es sumamente variable, lo que dificulta poder extraer conclusiones generales. Destaca el ejemplo del estudio de *Iberolacerta bonnali* (Martínez-Rica, 1977), en el que se pretendían medir las temperaturas corporales de las lagartijas con un termómetro de rayos infrarrojos a distancia. La falta de precisión en la medida habría propiciado que los datos obtenidos contengan la temperatura de la roca adyacente y no la de la lagartija (Martínez-Rica, 1977; ver una discusión al respecto en Arribas, 2009; y Capítulo 7). A la luz de los resultados discordantes que se obtienen en el estudio, se tuvo que eliminar del meta-análisis. Actualmente la variabilidad metodológica se ha reducido, ya que en la mayoría de estudios se utiliza el protocolo de Hertz (Hertz *et al.*, 1993). Sin embargo, se recomienda aportar también una medida de dispersión de los índices de exactitud y eficacia de la termorregulación y del índice de calidad térmica del hábitat para que puedan estudiarse en futuros meta-análisis. Además, se recomienda estandarizar el cálculo del rango de temperaturas preferidas (50% PTR o 80% PTR; ver Capítulo 1), para que los resultados sean comparables y sea posible extraer conclusiones generales. Además, dado el gran efecto de la estacionalidad en las especies de la familia Lacertidae, hay que advertir sobre el uso de temperaturas medias de todo el periodo de actividad anual de las lagartijas, ya que no sería representativo. Del mismo modo, tampoco tiene sentido comparar las temperaturas de especies que han sido estudiadas en diferentes estaciones sin tener en cuenta el propio efecto de la estacionalidad.

En definitiva, los resultados de este trabajo indican que la época de estudio tiene una gran influencia en la relación entre las temperaturas

corporales y ambientales. Es decir, que la estacionalidad es el factor que más afecta a la biología térmica de los lacértidos, de forma consistente y por encima de otros factores como la altitud, la latitud, el tamaño corporal, o la insularidad. Es posible que el efecto de la estacionalidad en la termorregulación dependa a su vez del tipo de hábitat, como ya se ha observado en algunas especies (Ortega *et al.*, 2014). Así, para entender el papel que juegan otros factores sería conveniente realizar estudios comparativos de especies dentro de la misma estación. Por otro lado, para profundizar en el estudio de la estacionalidad sobre la biología térmica de los lacértidos, conviene realizar estudios de biología térmica que incluyan datos de una especie a lo largo de todo su periodo de actividad anual. Sería interesante realizar esos estudios calculando la exactitud y eficacia de termorregulación (Hertz *et al.*, 1993), así como la heterogeneidad térmica de los microhábitats que afectan a las lagartijas (Logan *et al.*, 2015; Sears y Angilletta, 2015). Si se pudieran realizar esos estudios de una forma más estandarizada, un análisis de meta-segmentación análogo al presentado aquí podría extraer conclusiones sólidas sobre la forma en que los diferentes factores bióticos y abióticos afectan a la conducta de termorregulación de los lacértidos.

ANEXO: publicaciones del meta-análisis

Para hacer que el proceso de filtrado de las publicaciones sea transparente, en el presente apéndice se incluye una lista de todas las publicaciones recuperadas en las búsquedas en las que aparecían datos de T_b . Se proporciona el número que se le asignó al estudio desde un principio, porque es el que se ha utilizado para etiquetar los estudios en los gráficos proporcionados. En el análisis de meta-segmentación de las diferencias de medias se incluyó todo estudio que proporcionase los valores medios de T_b y T_a debidamente acompañados por una medida de dispersión y el tamaño muestral. En el análisis de meta-segmentación de las correlaciones se incluyó todo estudio que proporcionaba el valor del coeficiente de correlación lineal de Pearson (o que se pudiera calcular éste a partir del coeficiente de regresión) debidamente acompañado de una medida de dispersión y el tamaño muestral. Los estudios que no aportaban alguno de esos datos, no pudieron utilizarse para los meta-análisis (ver más detalles en “filtrado de publicaciones”). Posteriormente, se eliminaron algunos estudios por aportar datos claramente discordantes (ver resultados).

Listado de referencias recuperadas

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, 413-422.

- N° de estudio: 42. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Población: *Lacerta agilis* en Pirineos (España).

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

- N° de estudio: 11. No se incluyó en el meta-análisis.

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

- N° de estudio: 13. Se incluyó en el meta-análisis de las diferencias de medias. Población: *Gallotia galloti* en Tenerife (España) en primavera y en otoño.

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.

- N° de estudio: 16. Se incluyó en el meta-análisis de las diferencias de medias. Población: *Lacerta bedriagae*, actualmente *Archaeolacerta bedriagae*, en Córcega (Francia).

Bauwens, D., Garland, T., Castilla, A.M., Van Damme, R., 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution* 49, 848-863.

- N° de estudio: 23. No se incluyó en el meta-análisis.

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.

- N° de estudio: 46. No se incluyó en el meta-análisis.

Belliure, J., Carrascal, L.M., Diaz, J.A., 1996. Covariation of thermal biology and foraging mode in two Mediterranean lacertid lizards. *Ecology* 77, 1163-1173.

- N° de estudio: 8. No se incluyó en el meta-análisis.

Bohórquez-Alonso, M.L., Font, E., Molina-Borja, M., 2011. Activity and body orientation of *Gallotia galloti* in different habitats and daily times. *Amphibia-Reptilia* 32, 93-103.

- N° de estudio: 47. No se incluyó en el meta-análisis.

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

- N° de estudio: 3. Se incluyó en el meta-análisis de las diferencias de medias. Población:

Podarcis muralis en Asturias (España).

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

- N° de estudio: 41. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Población: *Lacerta andreanszkyi*, actualmente *Atlantolacerta andreanszkyi*, en Marruecos.

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

- N° de estudio: 14. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Población: *Psammmodromus algirus* en Madrid (España).

Carrascal, L.M., López, P., Martín, J., Salvador, A., 1992. Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. *Ethology* 92, 143-154.

- N° de estudio: 37. No se incluyó en el meta-análisis.

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

- N° de estudio: 40. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Población: *Psammodromus hispanicus*, actualmente *Psammodromus edwardsianus*, en Barcelona (España).

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

- N° de estudio: 17. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Poblaciones: *Acanthodactylus erythrurus* y *Psammodromus algirus* en Tarragona (España).

Carretero, M.A., Marcos, E., De Prado, P., 2006. Intraspecific variation of preferred temperatures in the NE form of *Podarcis hispanica*. En: Corti, C., Lo Cascio, P., Biaggini, M. (Eds.), *Mainland and insular lacertid lizards: a mediterranean perspective*. Firenze University Press, Florencia.

- N° de estudio: 9. No se incluyó en el meta-análisis.

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

- N° de estudio: 18. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Población: *Podarcis hispanica atrata*, actualmente *Podarcis atrata*, en las Islas Columbretes (Castellón, España).

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, 1830-1836.

- N° de estudio: 19. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Dos poblaciones de *Acanthodactylus boskianus*, una que habita en dunas costeras y otra en bloques de roca, en Egipto.

Díaz, J.A., 1994. Field thermoregulatory behavior in the western Canarian lizard *Gallotia galloti*. *Journal of Herpetology* 28, 325-333.

- N° de estudio: 39. No se incluyó en el meta-análisis.

Díaz, J.A., 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology* 11, 79-89.

- N° de estudio: 20. No se incluyó en el meta-análisis.

Díaz, J.A., Bauwens, D., Asensio, B., 1996. A comparative study of the relation between heating rates and ambient temperatures in lacertid lizards. *Physiological Zoology* 69, 1359-1383.

- N° de estudio: 21. No se incluyó en el meta-análisis.

Díaz, J.A., Cabezas-Díaz, S., 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Functional Ecology* 18, 867-875.

- N° de estudio: 44. No se incluyó en el meta-análisis.

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.

- N° de estudio: 43. No se incluyó en el meta-análisis.

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

- N° de estudio: 32. No se incluyó en el meta-análisis.

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

- N° de estudio: 2. Se incluyó en el meta-análisis de correlaciones.
Población: *Acanthodactylus erythrurus* en el Sierra de Gredos (España).

Grbac, I., Bauwens, D., 2001. Constraints on Temperature Regulation in Two Sympatric *Podarcis* Lizards during Autumn. *Copeia* 2001, 178-186.

- N° de estudio: 22. No se incluyó en el meta-análisis.

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.

- N° de estudio: 7. No se incluyó en el meta-análisis.

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, 485-488.

- N° de estudio: 29. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Población: *Zootoca vivipara* en Oulanka (Finlandia).

Heulin, B., 1987. Température diurne d'activité des mâles et des femelles de *Lacerta vivipara*. *Amphibia-Reptilia* 8, 393-400.

- N° de estudio: 10. No se incluyó en el meta-análisis.

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

- N° de estudio: 33. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Poblaciones: *Meroles suborbitalis*, *Nucras intertexta*, *Nucras tessellata*, *Pedioplanis lineocellata* y *Pedioplanis namaquensis* del Desierto del Kalahari.

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, 211-220.

- N° de estudio: 24. Se incluyó en el meta-análisis de las diferencias de medias. Tres morfotipos diferentes de *Podarcis melisellensis* de la Isla de Lastovo (Croacia): amarillo, naranja y blanco.

Maragou, P., Valakos, E., Chondropoulos, B.P., 1997. Comparative ecology of two sympatric lizard species, *Lacerta graeca* and *Podarcis peloponnesiaca* endemic

to Peloponnisos (Greece). En: Böhme, W., Bischoff, W., Ziegler, T. (Eds.), *Herpetologia Bonnensis*, Bonn, pp. 265-271.

- N° de estudio: 35. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. *Podarcis peloponnesiaca*, actualmente *P. peloponnesiacus*, y *Lacerta graeca*, actualmente *Hellenolacerta graeca*, de Stymphalia (Peloponeso, Grecia).

Márquez, R., Cejudo, D., Pérez-Mellado, V., 1997. Selected body temperatures of four lacertid lizards from the Canary Islands. *Herpetological Journal* 7, 122-124.

- N° de estudio: 49. No se incluyó en el meta-análisis.

Martín, J., Salvador, A., 1993. Thermoregulatory behaviour of rock lizards in response to tail loss. *Behaviour* 124, 123-136.

- N° de estudio: 30. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. *Lacerta cyreni*, actualmente *Iberolacerta cyreni* de la Sierra de Guadarrama (Madrid, España).

Martín-Vallejo, J., 1990. Uso del espacio y del tiempo en dos especies simpátridas del género *Podarcis* Wagler, 1830. Tesis de Licenciatura. Universidad de Salamanca, Salamanca, 72 pp.

- N° de estudio: 6. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Poblaciones: *Podarcis muralis* y *Podarcis hispanica*, actualmente *Podarcis guadarramae*, de la Sierra de Guadarrama (Madrid, España).

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.

- N° de estudio: 38. Se incluyó en el meta-análisis de correlaciones. Población: *Lacerta bonnali*, actualmente *Iberolacerta bonnali* de Pirineos (España).

Monasterio, C., Salvador, A., Iraeta, P., Díaz, J.A., 2009. The effects of thermal biology and refuge availability on the restricted distribution of an alpine lizard. *Journal of Biogeography* 36, 1673-1684.

- N° de estudio: 45. No se incluyó en el meta-análisis.

Pafilis, P., Foufopoulos, J., Poulakakis, N., Lymberakis, P., Valakos, E., 2007. Digestive performance in five Mediterranean lizard species: effects of temperature and insularity. *Journal of Comparative Physiology B* 177, 49-60.

- N° de estudio: 25. No se incluyó en el meta-análisis.

Patterson, J., Davies, P., 1978. Preferred body temperature: seasonal and sexual differences in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Thermal Biology* 3, 39-41.

- N° de estudio: 26. No se incluyó en el meta-análisis.

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.

- N° de estudio: 5. Se incluyó en el meta-análisis de correlaciones. Poblaciones: *Podarcis hispanica*, actualmente *Podarcis guadarramae*, y *Podarcis bocagei carbonelli*, actualmente *Podarcis carbonelli* de la Sierra de Francia y la Sierra de Gata (España) y *Serra da Estrela* (Portugal).

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.

- N° de estudio: 12. Se incluyó en el meta-análisis de las diferencias de medias. Población: *Podarcis pityusensis* de Ibiza y Formentera (España).

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

- N° de estudio: 27. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. *Acanthodactylus erythrurus*, *Psammodromus algirus* y *Psammodromus hispanicus*, actualmente *Psammodromus occidentalis*, de Espeja (Salamanca, España).

Pough, F.H., Busack, S.D., 1978. Metabolism and activity of the spanish fringe-toed lizard (Lacertidae: *Acanthodactylus erythrurus*). *Journal of Thermal Biology* 3, 203-205.

- N° de estudio: 28. No se incluyó en el meta-análisis.

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. *Oecología* 132, 323-331.

- N° de estudio: 34. No se incluyó en el meta-análisis.

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

- N° de estudio: 15. Se incluyó en el meta-análisis de las diferencias de medias. Poblaciones: *Acanthodactylus erythrurus* y *Psammodromus algirus*.

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, 169-175.

- N° de estudio: 48. No se incluyó en el meta-análisis.

Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A., Verheyen, R., 1989. Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia* 80, 516-524.

- N° de estudio: 36. Se incluyó en el meta-análisis de las diferencias de medias. Dos poblaciones de *Podarcis tiliguerta* de Córcega (Francia), una a 35 y otra a 1775 m de altitud.

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

- N° de estudio: 4. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Poblaciones: *Podarcis tiliguerta* y *Podarcis siculus* de Córcega (Francia).

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

- N° de estudio: 1. No se incluyó en el meta-análisis.

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

- N° de estudio: 31. Usado tanto en el meta-análisis de las diferencias de medias como en el meta-análisis de correlaciones. Ocho poblaciones: *Acanthodactylus boskianus* (no especifica lugar de captura), *Acanthodactylus erythrurus* de Tarragona (España), *Heliobolus lugubris* e *Ichnotropis squamulosa* del Desierto del Kalahari, *Lacerta agilis* (no especifica lugar de captura), *Lacerta scheriberi* (no especifica lugar de

captura), *Ophisops elegans* de Lesbos (Grecia) y *Psammodromus hispanicus* (no especifica lugar de captura).



Capítulo **4**
Influencia del
cambio climático
en la biología
térmica de
Iberolacerta cyreni

Resumen

Los lacértidos mediterráneos que viven confinados en zonas de alta montaña son unos de los reptiles más amenazados por el cambio climático. En las montañas del Sistema Central de la Península Ibérica ya se ha documentado un aumento de temperatura debido al calentamiento global, concretamente en el hábitat de la lagartija carpetana, *Iberolacerta cyreni*. Existe la hipótesis de que la flexibilidad en el comportamiento termorregulador de las lagartijas puede modular el aumento de la temperatura corporal, disminuyendo los riesgos impuestos por el cambio climático, siempre que su hábitat ofrezca la suficiente heterogeneidad de microhábitats con diferentes temperaturas, en lo que se conoce como efecto Bogert. Hemos estudiado la termorregulación de *I. cyreni* comparando datos de temperaturas correspondientes a la década de 1980 con datos de 2012. Los resultados muestran que las temperaturas corporales de la lagartija carpetana han aumentado significativamente a lo largo de este periodo de aproximadamente 25 años. Sin embargo, el aumento ha sido significativamente mayor para las temperaturas del aire, y más aún para las del sustrato. Los resultados apoyan empíricamente la hipótesis del efecto Bogert, por lo que *I. cyreni* ya estaría contrarrestando los efectos del calentamiento ambiental por medio de su comportamiento. Dado que el hábitat es heterogéneo y aún frío en estas zonas de alta montaña, es posible que el calentamiento global pudiera resultar incluso ventajoso para la biología térmica de estas lagartijas a corto plazo. Sin embargo, existen consecuencias del calentamiento que no están relacionadas con la termorregulación y que pueden amenazar la supervivencia de las lagartijas de alta montaña. Dado que poseemos un buen conocimiento sobre la biología de *I. cyreni*, esta especie puede servir como modelo adecuado para profundizar en las implicaciones

potenciales del calentamiento que se predice en el futuro sobre los reptiles y otros ectotermos de hábitats alpinos y cómo evitar su extinción.

4.1. Introducción

La temperatura condiciona muchos aspectos de la vida y evolución de los animales. El cambio climático inducido por el hombre es una fuente de variación térmica reciente que afecta de modo notable a la vida animal (Solomon, 2007). Se sabe que el cambio climático ya ha producido un impacto significativo en numerosas especies de animales y plantas (Parmesan, 2006; Charmantier *et al.*, 2008; Logan *et al.*, 2013; Kaspari *et al.*, 2015). En el caso de los reptiles, se cree que el cambio climático puede suponer una seria amenaza que llevaría en pocas décadas a una extinción masiva (Sinervo *et al.*, 2010; Kearney, 2013). Estos efectos negativos serían aún peores para los reptiles que habitan zonas de desiertos continentales, bosques tropicales y áreas de alta montaña (Huey y Tewksbury, 2009; Monasterio *et al.*, 2009; Logan *et al.*, 2013). En concreto, las lagartijas que habitan zonas de alta montaña del suroeste de Europa estarían aún más amenazadas, ya que se allí predice que el calentamiento vaya acompañado de un notable incremento de la sequía (Araújo *et al.*, 2006; Nogués-Bravo *et al.*, 2008; Le Galliard *et al.*, 2012). Así, las lagartijas serranas de la Península Ibérica son los reptiles europeos más vulnerables al cambio climático (Le Galliard *et al.*, 2012).

El impacto directo del cambio climático sobre los reptiles vendría determinado principalmente por dos factores: la disponibilidad de sombra y la flexibilidad en las conductas de termorregulación (Huey y Tewksbury, 2009; Kearney *et al.*, 2009). Las lagartijas podrían reducir el impacto del calentamiento global mediante una cuidadosa termorregulación conductual: seleccionando microhábitats más fríos y/o ajustando sus periodos de actividad (Kearney *et al.*, 2009; Buckley *et al.*, 2015), siempre que el hábitat mantuviera la suficiente heterogeneidad térmica para permitirlo (Sears y Angilletta, 2015). Este fenómeno se conoce como el efecto Bogert (Huey *et al.*, 2003; Huey y

Tewksbury, 2009; Kearney *et al.*, 2009). Uno de los efectos previsibles del calentamiento sería la disminución de la cobertura vegetal y la desaparición de áreas sombreadas, que son esenciales para la termorregulación conductual de los ectotermos (Araújo *et al.*, 2006). Además, la sensibilidad térmica de las especies también sería importante, ya que las especies térmicamente más generalistas tendrían un rango más amplio de temperaturas fisiológicamente óptimas en las que poder funcionar, mientras que los especialistas se verían forzados a dedicar más esfuerzos a la termorregulación para lograr su estrecho rango de temperaturas óptimas (Huey *et al.*, 2009; Buckley *et al.*, 2015).

Nuestro objetivo se centra en evaluar el impacto producido a lo largo de 25 años de cambio climático sobre la biología térmica de *I. cyreni*, una especie termorreguladora y especialista en ambientes fríos (Monasterio *et al.*, 2009; Aguado y Braña, 2014). Para ello, hemos comparado datos correspondientes a temperaturas corporales y ambientales de *I. cyreni* de la década de 1980 con datos similares correspondientes a la época actual. Pretendemos, así, responder a tres preguntas principales: (i) ¿Se ha producido algún incremento significativo en las temperaturas del habitat de *I. cyreni* en estos últimos 25 años?, (ii) ¿El incremento de las temperaturas ambientales ha conllevado un incremento en las temperaturas corporales de las lagartijas carpetanas?, y (iii) ¿Modulan o contrarrestan de algún modo las lagartijas el efecto negativo del aumento de las temperaturas ambientales mediante la termorregulación conductual?

4.2 Material y métodos

4.2.1. Especie y zona de estudio

La lagartija carpetana, *Iberolacerta cyreni* (Müller y Hellmich, 1937), es un lacértido de montaña endémico del Sistema Central (Sierra de Guadarrama, Sierra de Gredos y Sierra de Béjar) que vive en altitudes entre 1600 y 2500 m, en poblaciones relativamente aisladas unas de otras. Sus hábitats preferidos son los roquedos y berrocales en pastizales de alta montaña y las zonas mixtas con arbustos de piorno y enebros rastreros, donde seleccionan preferentemente los sustratos rocosos (Martín y Salvador, 1997b; Monasterio *et al.*, 2010a, 2010b). Su periodo anual de actividad está limitado por las condiciones térmicas de las zonas de alta montaña, entre finales de marzo y principios de octubre (Pérez-Mellado, 1982). Su actividad diaria estival es bimodal, y más intensa por la mañana que por la tarde (Pérez-Mellado *et al.*, 1988; Martín y Salvador, 1997a; Aragón *et al.*, 2001).

La lagartija carpetana, adquiere calor por heliotermia y tigmotermia, y regula su temperatura corporal principalmente moviéndose entre microhábitats en sol y sombra (Pérez-Mellado, 1982; Carrascal *et al.*, 1992). Además, realiza estas conductas de termorregulación de una forma eficaz, logrando una gran exactitud de termorregulación a pesar de las limitaciones térmicas de su hábitat (Aguado y Braña, 2014). Aunque la lagartija carpetana adquiere temperaturas corporales similares en poblaciones que se encuentran a diferentes altitudes, la eficacia de termorregulación es mayor en zonas más elevadas (Monasterio *et al.*, 2009). Los estudios indican que la supervivencia de *I. cyreni* en hábitats de alta montaña depende principalmente de la altitud y de la cobertura de rocas grandes, que ofrecerían las condiciones climáticas adecuadas para esta especie,

mientras que la competencia con *Podarcis muralis* no parece explicar su distribución montana (Monasterio *et al.*, 2009; Monasterio *et al.*, 2010a, 2010b).



Figura 4.1. En la fotografía de la parte superior se observa una vista panorámica de las Lagunas del Trampal. En la fotografía de la parte inferior izquierda se observa el tipo de hábitat de la lagartija carpetana en la misma zona de estudio, y en la fotografía de la parte inferior derecha se observa un macho adulto de *Iberolacerta cyreni*.

La lagartija carpetana emplea prolongados periodos de asoleamiento a primera hora de la mañana, cada vez más breves y frecuentes a medida que avanza el día (Carrascal *et al.*, 1992). Las conductas de termorregulación de *I. cyreni* son bastante flexibles, lo que le sirve para afrontar cambios en las condiciones ambientales. Así, logra mantener sus temperaturas preferidas, incluso en condiciones térmicamente desfavorables, modificando principalmente el uso los microhábitats, el tiempo de asoleamiento y la postura (Aguado y Braña, 2014). No obstante, estos ajustes conllevan el coste de tener

que dedicar más tiempo a asolearse, lo que deja menos tiempo para otras actividades y aumenta la exposición a los depredadores (ver Capítulo 1). La temperatura del hábitat de *I. cyreni* ha aumentado significativamente en los últimos años, al menos en la época de reproducción, a un ritmo aproximado de 0.1 °C por año (Martín y López, 2013). Esta flexibilidad en las conductas de termorregulación podría jugar un papel importante en la lagartija carpetana para amortiguar los efectos de cambio climático (Aguado y Braña, 2014), lo que le hace una buena candidata para manifestar el efecto Bogert.

4.2.2. Obtención de datos de biología térmica

4.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)

La obtención actual de temperaturas corporales de *I. cyreni* se llevó a cabo en los alrededores de las Lagunas del Trampal (Solana de Ávila, Ávila), durante agosto de 2012. Las temperaturas corporales se midieron dentro del periodo de actividad diario de las lagartijas, entre las 0900 y las 1800 GMT, de forma simultánea a la obtención de temperaturas operativas. Las lagartijas se capturaron en los alrededores de la laguna más alta de las Lagunas del Trampal, a 2200 m. Se midieron temperaturas de 40 individuos adultos, 22 machos y 18 hembras. También se midieron las temperaturas del sustrato y del aire, así como los datos que se especifican en la metodología general (Capítulo 2).

4.2.2.2. Datos de temperaturas de 1983-1989

Se dispone de 127 datos de temperaturas corporales, temperaturas del sustrato y temperaturas del aire de *I. cyreni*, obtenidos entre 1983 y 1989 en la Sierra de Gredos. De ellas, 38 se midieron en primavera y 89 en verano. También se proporciona el peso y tamaño de los individuos estudiados, así como las características del sustrato de termorregulación en el que se encontraban las lagartijas en el momento de la captura.

4.2.2.3. Temperaturas operativas (T_e)

El registro de temperaturas operativas se realizó en la misma zona y de manera simultánea a la toma de temperaturas corporales, durante todo el periodo de actividad de las lagartijas. Dada la preferencia de *I. cyreni* por los sustratos rocosos, se puso un énfasis especial en el muestreo de la disponibilidad de temperaturas operativas en las diferentes orientaciones que ofrecen los grandes bloques de roca. Así, se obtuvieron un total de 8115 temperaturas operativas, de nueve tipos de microhábitats: (1) *roca horizontal*, (2) *musgo*, (3) *tierra*, (4) *hierba*, (5) *roca orientada al sur*, (6) *roca orientada al este*, (7) *roca orientada al norte*, (8) *roca orientada al oeste*, y (9) *bajo roca*. Estos microhábitats de roca en los que consideramos la orientación presentaban una pendiente vertical y una orientación clara hacia ese punto cardinal (ver más detalles en el Capítulo 2).

4.2.2.4. Rango de temperaturas preferidas (PTR)

Para obtener las temperaturas seleccionadas de *I. cyreni*, se capturaron 24 individuos (12 machos y 12 hembras) en las Lagunas del Trampal (Solana de

Ávila, Ávila) en agosto de 2012. El estudio en gradiente térmico se realizó entre las 0900 y las 1800 GMT, que equivale al periodo de actividad observado en los individuos en el campo. Se obtuvieron un total de 156 valores de temperaturas seleccionadas en gradiente térmico (T_{set}), de las que obtuvimos el 50% de los valores centrales rango *set-point* o rango de temperaturas preferidas (PTR; Hertz *et al.*, 1993). En el caso de *I. cyreni*, se calculó también el rango PTR con el 80% de los valores centrales, para poder comparar nuestros resultados con los de otros autores, aunque no se utiliza en los análisis estadísticos (ver Capítulo 2).

4.2.2.5. Heterogeneidad del hábitat

Para estudiar la heterogeneidad espacial, se realizaron 15 transectos lineales de 25 m de longitud en la zona de estudio, de los que se obtuvieron la cobertura y la frecuencia relativas (expresadas en forma de porcentaje) de los diferentes microhábitats relevantes para la termorregulación de las lagartijas. Para evaluar la heterogeneidad térmica, se consideró la desviación típica de las temperaturas medias de los diferentes *data logger*, como proponen Logan *et al.* (2015). Ver más detalles en el Capítulo 2.

4.2.3. Análisis de datos

Se calcularon la eficacia de termorregulación (E) y los índices de calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) y de exactitud de termorregulación (\bar{d}_b) para la muestra actual (ver detalles en el Capítulo 2). Los análisis estadísticos se realizaron mediante pruebas paramétricas si se cumplían las condiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas, y mediante pruebas no paramétricas cuando no

era así (Sokal y Rohlf, 1995; Crawley, 2007). Las comparaciones pareadas *a posteriori* del test de Kruskal-Wallis, llamadas pruebas de Nemenyi, se realizaron con el paquete PMCMR (Pohlert, 2014) de R, version 3.1.3 (R Core Team, 2015).

4.3. Resultados

El tamaño corporal medio de las lagartijas de los datos correspondientes a 1983-1989 es de 70.86 ± 0.45 mm (LCC media \pm SE, $N = 82$) y el de las lagartijas de 2012 es de 69.00 ± 0.89 mm ($N = 40$), sin diferencias estadísticamente significativas entre ambos (test U de Mann-Whitney, $U = 1394.0$, $p = 0.180$). Respecto al peso, las lagartijas de los datos de 1983-1989 tienen un peso medio de 7.37 ± 0.25 g ($N = 78$) y las de 2012 de 7.29 ± 0.28 g ($N = 40$), también en este caso sin diferencias estadísticamente significativas (ANOVA de una vía, $F_{1, 116} = 0.041$, $p = 0.841$).

4.3.1. Resultados correspondientes a los datos de 1983-1989

Para la muestra de 1983-1989, no existen diferencias en las temperaturas corporales (T_b) por edades (ANOVA de una vía, $F_{2, 124} = 2.162$, $p = 0.119$, $N = 127$), por sexos (ANOVA de una vía, $F_{1, 124} = 0.293$, $p = 0.589$, $N = 126$), ni por estaciones (ANOVA de una vía, $F_{1, 125} = 0.161$, $p = 0.689$, $N = 127$). Las temperaturas del aire (T_a) resultan, como cabía esperar, significativamente inferiores en primavera que en verano (test U de Mann-Whitney, $U = 798$, $p <$

0.0001, $N = 123$). Además, las temperaturas del sustrato (T_s) también resultan significativamente inferiores en primavera que en verano (ANOVA de una vía, $F_{1, 119} = 26.392$, $p < 0.0001$, $N = 121$). Por lo tanto, agruparemos sexos y edades, si bien consideraremos las temperaturas de primavera y de verano por separado para los siguientes análisis (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Media \pm SE $^{\circ}\text{C}$ (N) de las temperaturas corporales (T_b), del aire (T_a) y del sustrato (T_s) de las *Iberolacerta cyreni* medidas entre 1983 y 1989 en la zona de la Sierra de Gredos.

	Verano	Primavera	Global
T_b	27.87 ± 0.39 (87)	27.60 ± 0.50 (40)	27.78 ± 0.31 (127)
T_a	21.06 ± 0.54 (84)	16.16 ± 0.82 (39)	19.51 ± 0.47 (123)
T_s	23.77 ± 0.40 (83)	18.77 ± 1.03 (38)	22.20 ± 0.50 (121)

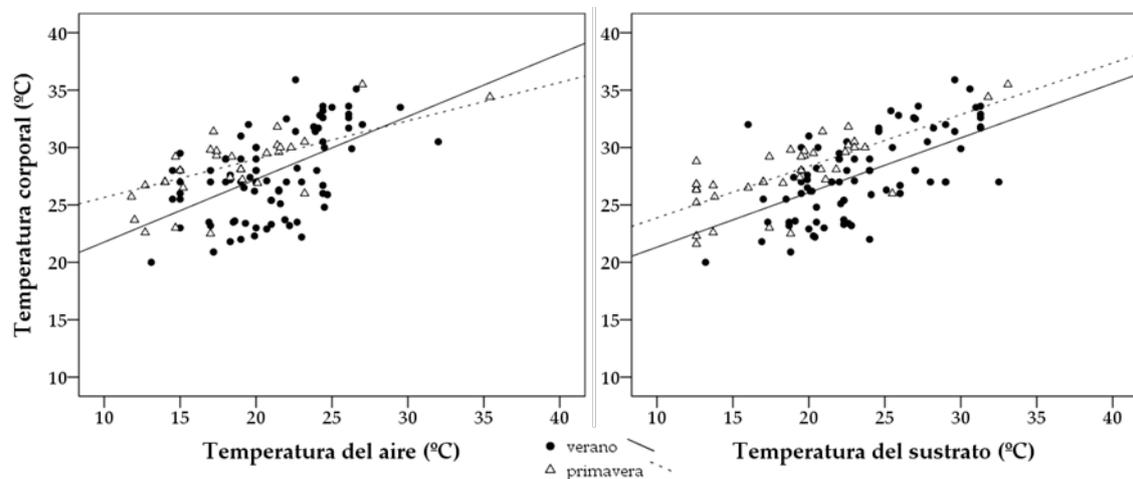


Figura 4.2. Modelos de regresión lineal simple entre las temperaturas corporales (T_b) con respecto a las temperaturas del aire (T_a) y las del sustrato (T_s) para los datos de *Iberolacerta cyreni* tomados entre 1983 y 1989.

Tanto en primavera como en verano, se observan correlaciones significativas y positivas entre las temperaturas corporales y las del aire

(primavera: $r = 0.690$, $p < 0.0001$, $N = 39$; verano: $r = 0.549$, $p < 0.0001$, $N = 84$), y entre las temperaturas corporales y las del sustrato (primavera: $r = 0.742$, $p < 0.0001$, $N = 38$; verano: $r = 0.637$, $p < 0.0001$, $N = 83$). La relación lineal tanto entre T_b y T_a (primavera: $T_b = 22.31 + 0.33 * T_a$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.477$, $N = 39$; verano: $T_b = 16.30 + 0.55 * T_a$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.301$, $N = 84$; prueba de comparación de pendientes del ANCOVA, $F_1 = 10.844$, $p = 0.0013$) como entre T_b y T_s (primavera: $T_b = 19.38 + 0.45 * T_s$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.551$, $N = 38$; verano: $T_b = 16.56 + 0.48 * T_s$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.406$, $N = 83$; prueba de comparación de pendientes del ANCOVA, $F_1 = 11.665$, $p = 0.0009$) es significativamente más acusada en verano que en primavera (Figura 4.2).

4.3.2. Resultados correspondientes a los datos de 2012

Las temperaturas seleccionadas en gradiente térmico de laboratorio son de verano de 2012 (Material y métodos de este capítulo). El rango de temperaturas preferidas (PTR) de *I. cyreni*, empleando el 50% central de los valores de temperaturas seleccionadas, es de 31.18 a 32.50 °C (Figura 4.3). El rango del 80% PTR es de 30.50 a 33.00 °C. Además, las temperaturas seleccionadas por *I. cyreni* son similares para machos y hembras (ANOVA de una vía, $F_{1,154}=1.587$, $p = 0.210$, $N = 156$).

Respecto a las temperaturas de campo, no existen diferencias en las T_b por sexo (machos: $T_b = 30.89 \pm 0.42$ °C, $N = 22$; hembras: $T_b = 29.65 \pm 0.52$ °C, $N = 18$; ANOVA de una vía, $F_{1,38} = 3.542$, $p = 0.0675$, $N = 40$), por lo que las agrupamos para el resto de análisis. En las Lagunas del Trampal, *I. cyreni* alcanza temperaturas corporales dentro del rango óptimo de las temperaturas seleccionadas entre los segmentos de las 1000 y las 1100 GMT y de las 1300 y

1400 GMT. La temperatura del aire se encuentra en todos los segmentos horarios más de 3°C por debajo del rango de temperaturas preferidas. Por otro lado, las temperaturas del sustrato sólo se encuentran en el rango de temperaturas preferidas en los segmentos de las 1300 GMT (sobrepasando, incluso, el PTR) y en el de las 1600 GMT (Figura 4.3).

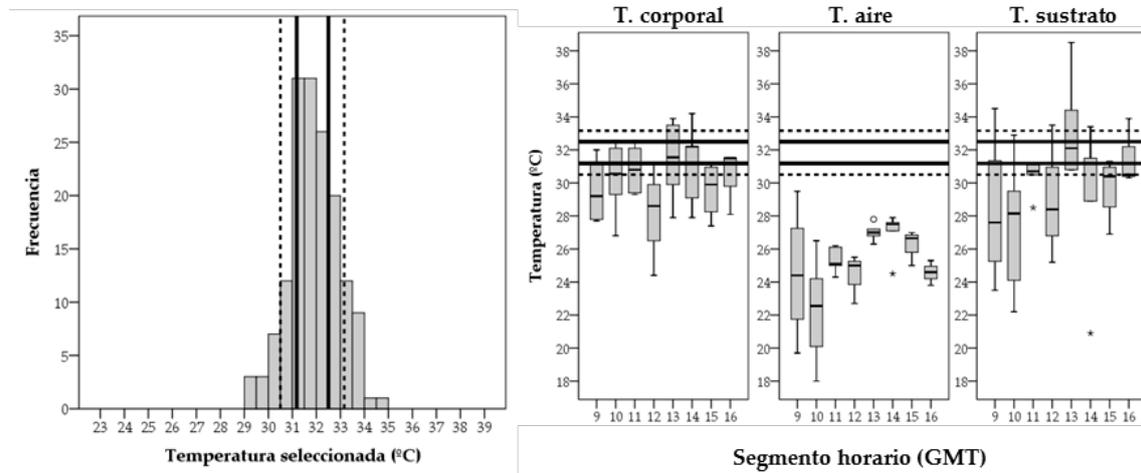


Figura 4.3. En el histograma de la izquierda se muestra la distribución de frecuencias de las temperaturas seleccionadas en gradiente térmico. En el gráfico de la derecha se muestran las temperaturas corporales, del aire y del sustrato para los diferentes segmentos horarios de los datos de 2012. En todos los gráficos, la línea continua delimita el 50% PTR (31.18 – 32.50 °C) y la línea discontinua delimita el 80% PTR (30.50 – 33.16 °C).

En cuanto a las temperaturas operativas (T_e), la media de es de 21.60 ± 6.71 °C ($N = 8114$), con un rango de 4 a 42 °C. Sin embargo, la disponibilidad térmica es variada, ya que existen diferencias significativas entre las T_e de los diferentes sustratos (test de Kruskal-Wallis, $H = 1767.16$, $gl = 8$, $p < 0.0001$). Los microhábitats de *roca horizontal* (llana), *musgo*, y *roca orientada al sur*, ofrecen unas distribuciones de T_e similares, y más favorables, en general, que el resto. Los microhábitats de *roca orientada al norte*, *tierra*, y *bajo roca*, ofrecen unas distribuciones de T_e similares, y más desfavorables, en general, que el resto. Entre los microhábitats de *hierba*, *roca orientada al este*, y *roca orientada al oeste*,

existen diferencias estadísticamente significativas en cuanto a las distribuciones de frecuencias de las T_e , entre ellos y con el resto (Tabla 4.2 y Tabla 4.3).

Tabla 4.2. Temperaturas operativas (T_e) que ofrecen para *Iberolacerta cyreni* los diferentes microhábitats estudiados en el verano de 2012.

Sustrato	Sol	Orientación	Altura (cm)	\bar{T}_e	SE	N
Bajo roca	Sombra		5	17.95	0.09	743
Roca	Sol		10	24.08	0.32	733
			40	22.56	0.21	735
		Norte	40	24.39	0.20	740
		Sur	40	22.76	0.21	744
		Este	40	24.99	0.16	739
		Oeste	40	22.20	0.24	740
Hierba	Sol		0	16.93	0.11	1469
Musgo	Sol		0	24.55	0.26	733
Tierra	Sol		0	20.12	0.26	738
Total				21.59	6.68	8115

En concreto, la *roca horizontal* ofrece T_e dentro del rango de temperaturas preferidas durante todo el periodo de actividad de las lagartijas. La *roca orientada al sur*, desde las 0900 a las 1400 GMT. El *musgo* desde las 1000 a las 1600 GMT. La *roca orientada al este*, desde las 1200 a las 1600 GMT. La *tierra*, desde las 1300 a las 1600 GMT. La *roca orientada al norte*, desde las 1400 a las 1700 GMT. *Bajo roca*, desde las 1400 a las 1700 GMT. La *hierba*, sólo de 1600 a

1700 GMT. Y, por último, la *roca orientada al oeste*, desde las 1400 a las 1800 GMT (Figura 4.4. y Figura 4.5).

El hábitat de *I. cyreni* en las Lagunas del Trampal, además de ofrecer un abanico de microhábitats con diferentes temperaturas operativas, posee una distribución espacial heterogénea, y está compuesto principalmente por grandes bloques de roca y herbáceas de diferentes longitudes (Tabla 4.3). La heterogeneidad térmica del hábitat es de $3.10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($N = 11$).

La eficacia de termorregulación de *I. cyreni* es de 0.85 ± 0.003 ($N = 40$). La exactitud de termorregulación (\bar{d}_b) es de $1.44 \pm 0.025\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($N = 40$), y la calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) es de $9.96 \pm 0.024\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($N = 748$; Figura 4.7).

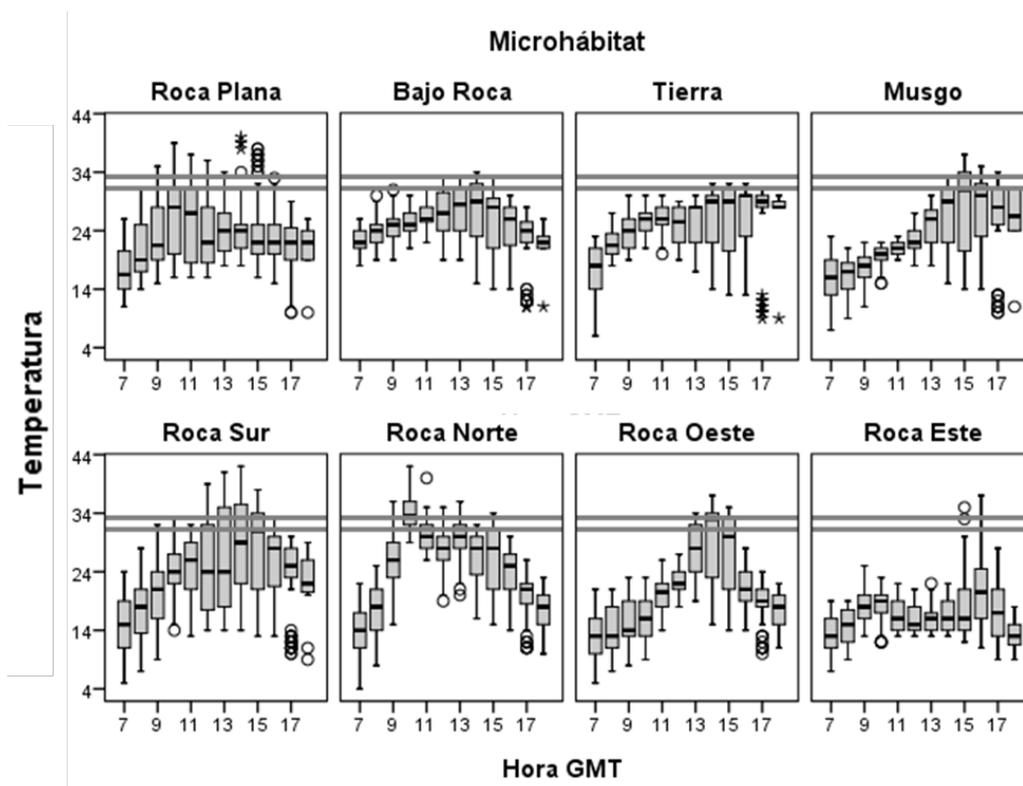


Figura 4.4. Temperaturas operativas (T_e) para los diferentes microhábitats de *Iberolacerta cyreni* a lo largo de las horas de actividad en 2012. Las líneas continuas delimitan el rango de temperaturas preferidas al 50% (31.18-32.50 °C).

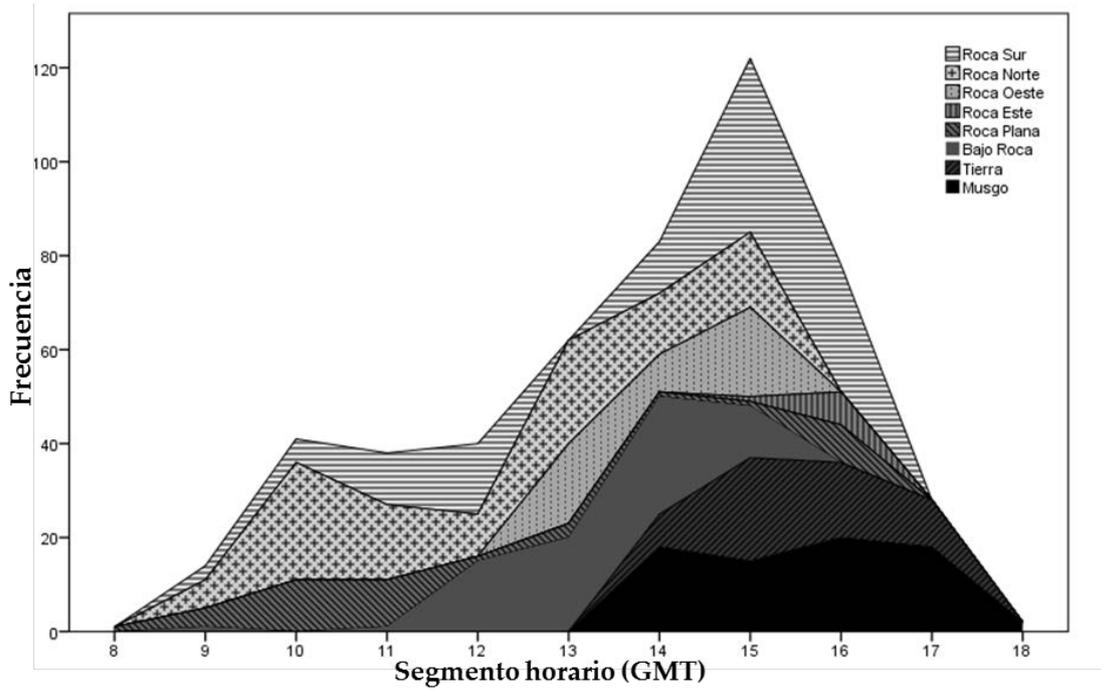


Figura 4.5. Frecuencias de las temperaturas operativas (T_e) que entran dentro del PTR de *Iberolacerta cyreni* por cada tipo de microhábitat y cada segmento horario para los datos de 2012.

Tabla 4.2. P-valores de las comparaciones pareadas *a posteriori* del análisis de las T_e de los diferentes microhábitats.

Sustrato	Roca este	Hierba	Roca oeste	Musgo	Roca horizontal	Roca sur	Roca norte	Tierra	Bajo roca
Roca este	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Hierba	<0.0001	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca oeste	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Musgo	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	1.000	0.071	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca horizontal	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	-	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca sur	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.071	1.000	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca norte	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	1.000	0.337
Tierra	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	-	1.000
Bajo roca	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.337	1.000	-

Tabla 4.3. Porcentajes de frecuencia y de cobertura ($\pm SE$) de los diferentes microhábitats disponibles en las Lagunas del Trampal. $N = 15$ transectos de 25 m (ver Capítulo 2).

Tipo de microhábitat	Porcentaje de frecuencia	Porcentaje de cobertura
Losa	10.35 \pm 1.74	8.40 \pm 1.62
Rocas grandes	22.93 \pm 2.25	27.76 \pm 3.38
Rocas pequeñas	14.64 \pm 1.31	12.91 \pm 1.85
Grava	14.43 \pm 2.72	13.39 \pm 2.48
Hierba alta	16.45 \pm 2.30	12.88 \pm 2.13
Hierba baja	15.45 \pm 1.95	16.93 \pm 2.37
Arbustos	5.75 \pm 1.65	7.73 \pm 2.22

4.3.3. Comparación entre los datos de 1983-1989 y los de 2012

Como para la muestra de hace 25 años existen diferencias en las T_a y las T_s entre primavera y verano, utilizaremos sólo los datos de verano de dicha muestra para comparar con la actual, que es de verano. Así, las temperaturas corporales estivales de la muestra actual son significativamente más elevadas que las de la muestra antigua (muestra antigua: $T_b = 27.87 \pm 0.39$ °C, $N = 87$; muestra actual: $T_b = 30.34 \pm 0.34$ °C, $N = 40$; test U de Mann-Whitney, $U = 1009.0$, $p < 0.0001$). Lo mismo sucede con las T_a , que son significativamente más altas en la muestra actual (muestra antigua: $T_a = 21.06 \pm 0.40$ °C, $N = 84$; muestra actual: $T_a = 24.90 \pm 0.40$ °C, $N = 40$; test U de Mann-Whitney, $U = 617.0$, $p < 0.0001$). Por último, las T_s de la muestra actual también son significativamente más elevadas que las de la muestra antigua (muestra antigua: $T_s = 23.77 \pm 0.54$ °C, $N = 83$;

muestra actual: $T_s = 29.83 \pm 0.64$ °C, $N = 40$; ANOVA de una vía, $F_{1, 121} = 45.591$, $p < 0.0001$).

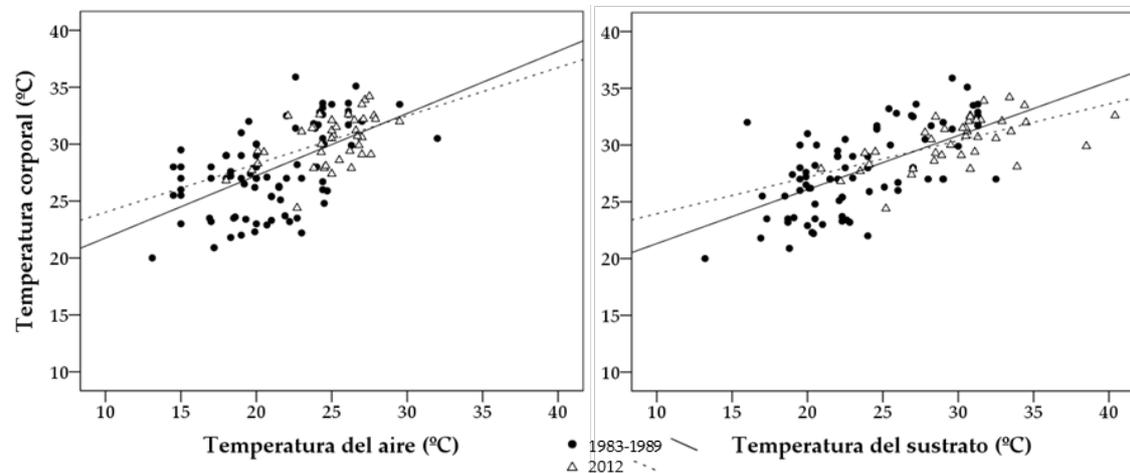


Figura 4.6. Modelos de regresión lineal simple para los datos de *Iberolacerta cyreni* correspondientes a 1983-1989 y los de 2012. No existen diferencias estadísticamente significativas entre las pendientes de ambas épocas.

Además, existe una interacción significativa entre el tipo de temperatura considerado (T_b , T_a y T_s) y la época, de forma que el incremento de temperatura ha sido significativamente mayor para la T_s , algo menor para la T_a y aún menor para la T_b (ANOVA bifactorial, F de la interacción = 7.762, $p = 0.0005$). Sin embargo, la relación lineal tanto entre T_b y T_a (datos de 1983-1989: $T_b = 16.30 + 0.55 * T_a$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.301$, $N = 84$; datos de 2012: $T_b = 19.78 + 0.42 * T_a$, coeficiente de regresión con $p = 0.001$, $R^2 = 0.255$, $N = 40$; prueba de comparación de pendientes del ANCOVA, $F_1 = 0.4106$, $p = 0.5229$) como entre T_b y T_s (datos de 1983-1989: $T_b = 156.56 + 0.48 * T_s$, coeficiente de regresión $p < 0.0001$, $R^2 = 0.406$, $N = 83$; datos de 2012: $T_b = 20.72 + 0.32 * T_s$, coeficiente de regresión $p < 0.0001$, $R^2 = 0.366$, $N = 40$; prueba de comparación de pendientes del ANCOVA, $F_1 = 3.4798$, $p = 0.0646$) es similar en ambas épocas (Figura 4.6).

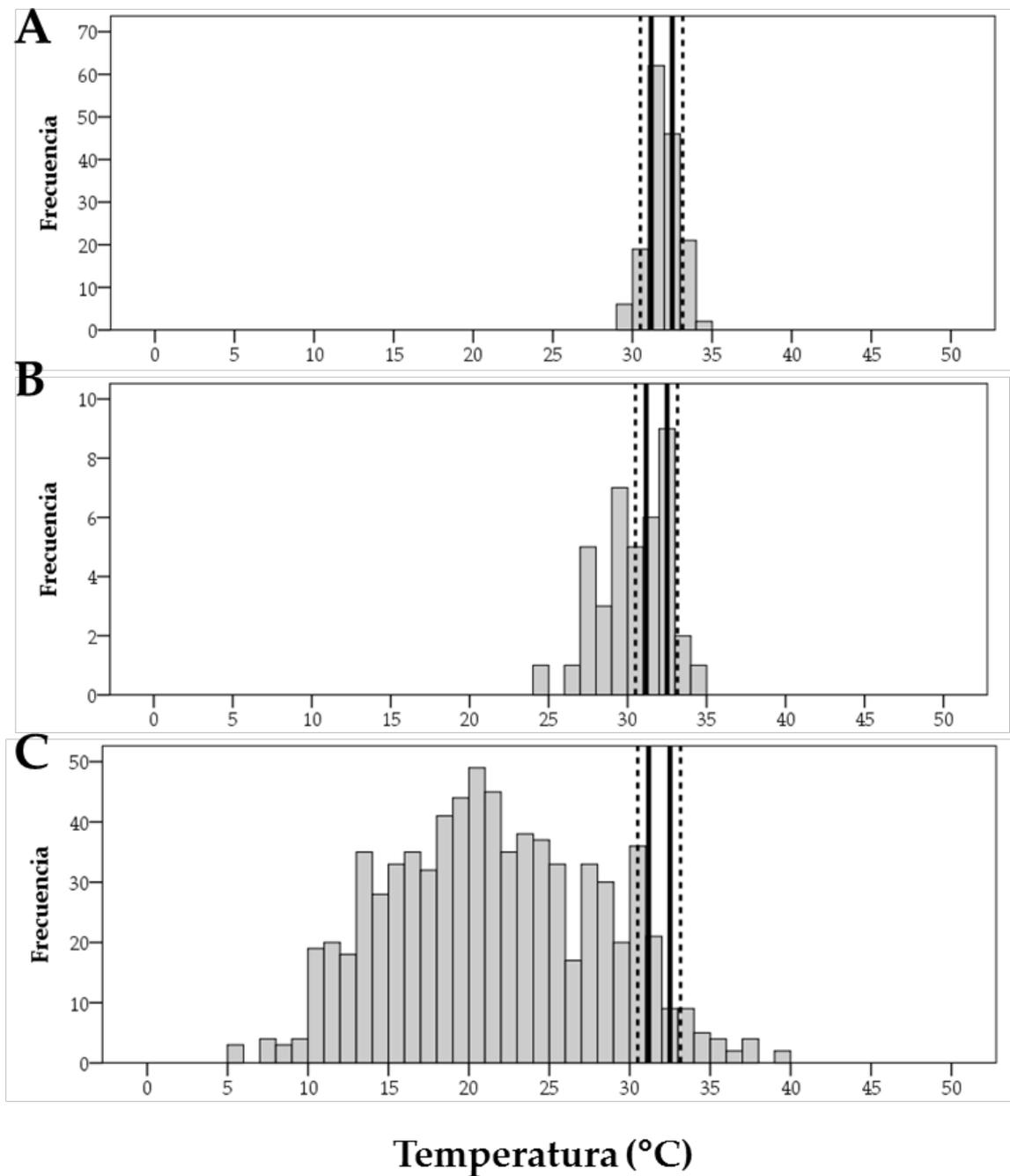


Figura 4.7. Biología térmica de *Iberolacerta cyreni* en 2012: (A) temperaturas seleccionadas en gradiente térmico de laboratorio, (B) temperaturas corporales de actividad, y (C) temperaturas operativas disponibles en la zona de estudio de las Lagunas del Trampal. La línea continua gruesa delimita 50% PTR (31.18 – 32.50 °C) y la línea discontinua delimita el 80% PTR (30.50 – 33.16 °C).

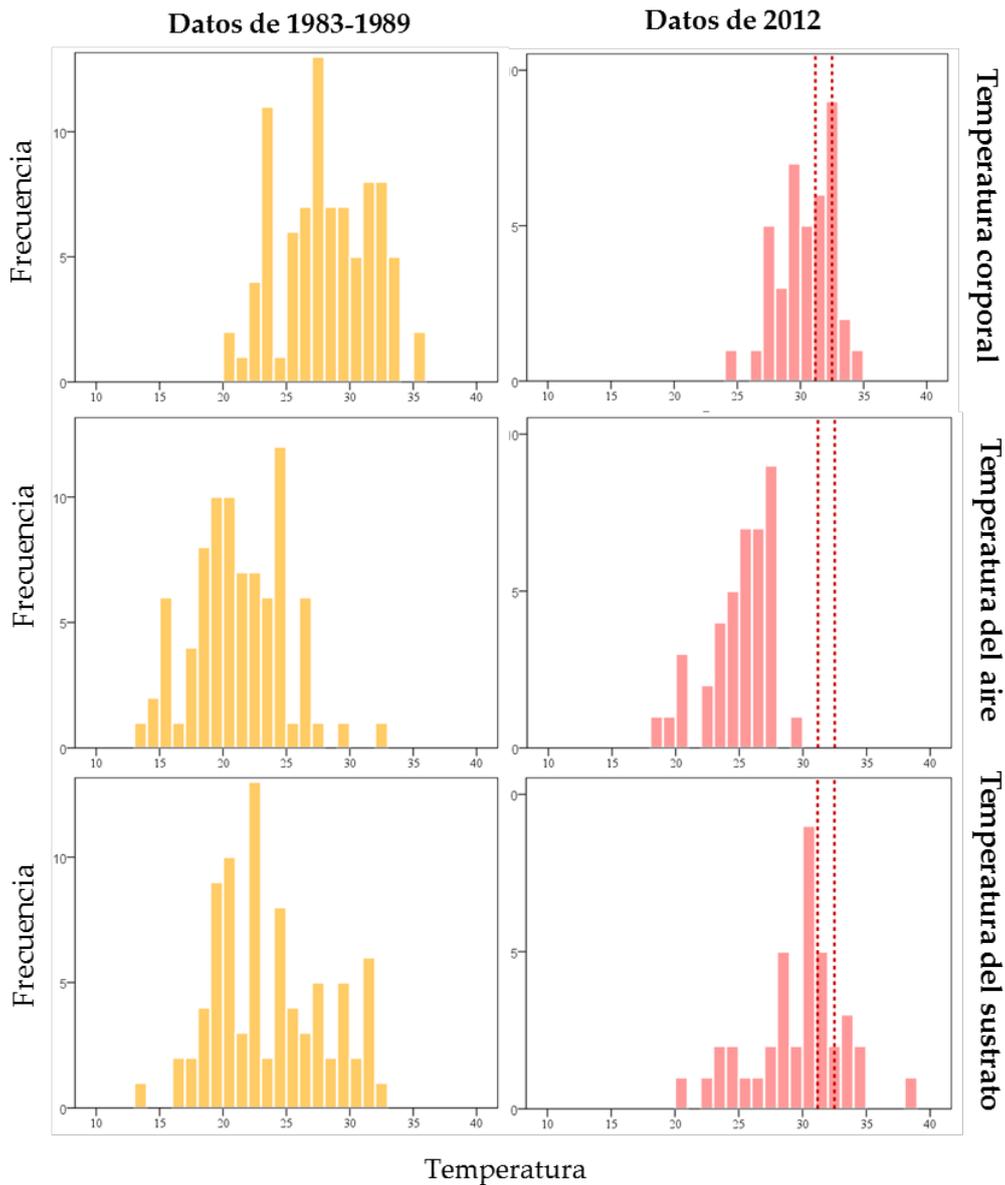


Figura 4.8. Histogramas de las temperaturas corporales, del aire y del sustrato de los datos de *Iberolacerta cyreni* de 1983-1989 y de 2012. La franja roja punteada acota el 50% PTR (31.18 - 32.5 °C).

4.4. Discusión

Los datos de *I. cyreni* correspondientes a 1983-1989 revelan variaciones estacionales en las temperaturas del aire y del sustrato, de forma que ambas son más altas en verano que en primavera, mientras que las lagartijas logran

temperaturas corporales similares durante ambas estaciones. Además, las pendientes de las rectas de regresión son significativamente más pronunciadas en verano que en primavera, lo que indica que la temperatura corporal depende más de la del aire y de la del sustrato en verano que en primavera. Es muy probable que esto se deba a un mayor esfuerzo de termorregulación durante la primavera, como sucede en otros lacértidos (Díaz y Cabezas-Díaz, 2004). Estos resultados son otro ejemplo de la flexibilidad conductual de *I. cyreni* respecto a la termorregulación, como ya pusieron de manifiesto Aguado y Braña (2014), demostrando que la lagartija carpetana es capaz de obtener sus temperaturas preferidas bajo diferentes condiciones de laboratorio. Así, esta flexibilidad conductual conferiría a *I. cyreni* la capacidad de aminorar el impacto del cambio climático de forma análoga al cambio estacional, siempre que su hábitat le ofreciese la suficiente heterogeneidad térmica (Kearney *et al.*, 2009; Scheffers *et al.*, 2014; Sears y Angilletta, 2015).

El rango óptimo de temperaturas de *I. cyreni*, obtenido para la muestra de verano de 2012, abarca entre 31.18 y 32.5 °C. Este rango de temperaturas óptimas es similar a los obtenidos en estudios previos (Martín y Salvador, 1993; Bauwens *et al.*, 1995), si bien es algo superior al encontrado por Aguado y Braña (2014), aunque su estudio es de primavera, por lo que las diferencias podrían deberse a los efectos de la estacionalidad como sucede en otras especies (Díaz *et al.*, 2006; Capítulo 5). La evolución diaria de las temperaturas corporales, del aire y del sustrato parece indicar que las lagartijas carpetanas realizan un mayor esfuerzo de termorregulación durante las primeras horas de la mañana, a través de largos periodos de helioterminia, como se ha observado en estudios previos (Carrascal *et al.*, 1992). Nuestros resultados respecto a las temperaturas operativas disponibles revelan que los microhábitats son más favorables a medida que avanza el día, lo que probablemente permita que se reduzca el notable esfuerzo de termorregulación matutino (Carrascal *et al.*, 1992; Aguado y

Braña, 2014). El hábitat de *I. cyreni* es tanto espacial como térmicamente heterogéneo, con numerosos microhábitats que aportan diferentes opciones para aplicar su flexibilidad conductual de termorregulación (Goller *et al.*, 2014; Sears y Angilletta, 2015). Los estudios previos señalan que el hábitat preferido de *I. cyreni* son los berrocales con bloques de roca de gran tamaño (Carrascal *et al.*, 1992; Martín y Salvador, 1997b; Amo *et al.*, 2007a, 2007b). Nuestros resultados indican que las caras orientadas hacia diferentes puntos cardinales que proporcionan dichos bloques de roca contribuyen a aumentar significativamente la heterogeneidad de la oferta de microhábitats disponibles para la termorregulación (Sears *et al.*, 2011; Sears y Angilletta, 2015). Probablemente esta característica, que favorece la flexibilidad conductual de la termorregulación mientras que proporciona más refugios ante potenciales depredadores, sea una cualidad más por la que *I. cyreni* selecciona este tipo de áreas frente a otras térmicamente más homogéneas.

Iberolacerta cyreni es un termorregulador eficaz que regula su temperatura más cuidadosamente cuanto mayor es la altitud a la que vive. Así, Monasterio *et al.* (2009) encontraron que la eficacia de termorregulación de la lagartija carpetana es de 0.52 a 1700 m de altura y de 0.70 a 1900 m (Monasterio *et al.*, 2009). Nuestros datos muestran que la eficacia es de 0.85 a 2200 m, lo que apoya la relación directa entre altitud y eficacia de termorregulación. Este incremento en la eficacia de termorregulación se debe a que la calidad térmica del hábitat empeora conforme ascendemos, de forma que refleja que las lagartijas son capaces de mantener sus temperaturas corporales proporcionalmente más cerca de las óptimas a medida que el hábitat se va volviendo menos favorable con la altitud. Por el contrario, otras especies muestran una menor eficacia de termorregulación al aumentar la altitud, como es el caso de *Podarcis muralis* en el mismo área de estudio que *I. cyreni*

(Monasterio *et al.*, 2009), o, simplemente, logran la misma eficacia a diferentes altitudes, como sucede en *Zootoca vivipara* (Gvozdík *et al.*, 2002).

En biología térmica existen dos dimensiones principales: sensibilidad térmica y termorregulación (Angilletta, 2009; Capítulo 1). Dentro de estas dimensiones, *I. cyreni* se situaría en la posición de un buen termorregulador adaptado a condiciones frías. Dos resultados del presente estudio apoyan la especialización de *I. cyreni* a ambientes fríos: (1) el hecho de que su rango de temperaturas óptimas sea estrecho, y además de los más bajos encontrados en lacértidos (ver también Aguado y Braña, 2014) y (2) el hecho de que su eficacia de termorregulación sea mayor en zonas de gran altitud (Besson y Cree, 2010). Estos resultados indicarían una adaptación a temperaturas más bajas que otros lacértidos de distribución más amplia, como los del género *Podarcis*. El género *Iberolacerta* está formado por especies que probablemente habitaban zonas más extensas y a menor altitud cuando el clima era más frío, y que podrían haberse retirado a zonas más elevadas al aumentar la aridez durante la crisis del Messiniense, que produjo la desecación de muchos lagos ibéricos (Arribas y Carranza, 2004; Carranza *et al.*, 2004). Así, habrían quedado acantonadas en zonas de alta montaña, donde se calcula que *I. cyreni* lleva viviendo al menos 1.5 m.a. (Carranza *et al.*, 2004). De este modo, el género *Iberolacerta* habría sobrevivido como un relicto glacial debido a que las montañas ofrecen condiciones más húmedas y frías, similares a las que habrían estado adaptadas las lagartijas desde hace millones de años. Nuestros datos de *I. cyreni* apoyan esta hipótesis frente a la hipótesis de que las lagartijas hubieran sido desplazadas a zonas montañosas por la competencia con las del género *Podarcis*, habiéndose adaptado posteriormente a las condiciones frías imperantes en las montañas. Además, se ha demostrado que *Podarcis muralis* no desplaza a *I. cyreni* en la actualidad (Monasterio *et al.*, 2010a y 2010b), lo que refuerza la hipótesis de la adaptación previa a condiciones frías. De cualquier forma,

pueden haberse dado los dos fenómenos, ya que no son excluyentes (Crochet *et al.*, 2004).

La temperatura corporal de *I. cyreni* ha aumentado casi 2°C a lo largo de los 25 años transcurridos entre los dos estudios aquí analizados. Esto supone un incremento medio anual de 0.08 °C. La temperatura media del aire ha aumentado más de 3.5 °C, a un ritmo medio anual de 0.14 °C, y la del sustrato ha aumentado 6 °C, con un incremento medio de 0.24 °C por año. Martín y López (2013) encontraron un aumento medio de la temperatura máxima de junio de 0.1 °C por año, a partir de datos de la estación meteorológica del Puerto de Navacerrada, demostrando por primera vez el calentamiento global en el hábitat de *I. cyreni* (Martín y López, 2013). Nosotros hemos encontrado un incremento medio similar en la temperatura del aire medida en el propio hábitat de las lagartijas. Sin embargo, el incremento en la temperatura corporal de *I. cyreni* a lo largo de los últimos 25 años es significativamente menor que para el aire y el sustrato. Además, la similitud entre las pendientes de las rectas de regresión entre las dos épocas indica que dependencia de la temperatura corporal con respecto a la temperatura del aire y del sustrato se mantiene similar a como era hace 25 años. Esto indicaría que las tasas de calentamiento se habrían mantenido también fijas desde entonces, puesto que las temperaturas corporales que se logran con unas determinadas temperaturas ambientales son similares. Por lo tanto, como era de esperar, la explicación para que el aumento de la temperatura corporal sea menor que el de las temperaturas ambientales ha de encontrarse en el comportamiento de termorregulación de *I. cyreni*. Así, las lagartijas carpetanas están reduciendo el efecto del cambio climático mediante una cuidadosa selección de microhábitats cada vez más fríos. Es decir, están manifestando el efecto Bogert, ya que contrarrestan el impacto del calentamiento global en sus temperaturas corporales mediante el comportamiento.

La termorregulación habría evolucionado para mejorar el rendimiento fisiológico en ambientes variables, ya que amortigua la variabilidad térmica del ambiente (Angilletta, 2009). A la luz de nuestros resultados, la flexibilidad conductual (Kearney *et al.*, 2009) y la heterogeneidad de su hábitat (Kearney, 2013) permiten en principio a *I. cyreni* afrontar con éxito las fluctuaciones ambientales, tanto las estacionales como la tendencia al calentamiento debida al cambio climático. Por lo que conocemos, parece que las lagartijas serían capaces de evitar conductualmente el sobrecalentamiento durante varias décadas, pero al final la eficacia de termorregulación disminuiría de manera drástica (Buckley *et al.*, 2015). Una vez que la termorregulación se volviese ineficaz, la adaptación sería demasiado lenta para permitir responder a los organismos ante el rápido calentamiento global (Huey *et al.*, 2003; Buckley *et al.*, 2015). Además, hay que tener en cuenta otros riesgos asociados al calentamiento global a los que quizá *I. cyreni* no podría hacer frente a largo plazo mediante una termorregulación cuidadosa, como el empeoramiento de la comunicación por señales químicas (Martín y Lopez, 2013) o las perturbaciones del desarrollo embriológico (Monasterio *et al.*, 2011). Por otro lado, el cambio climático conlleva un aumento de la aridez en las montañas ibéricas, que contribuiría a aumentar el riesgo de extinción de la especie. El cambio climático podría ser beneficioso para reptiles que puedan expandir sus rangos de distribución en latitud o altitud, pero no es el caso de las lagartijas de alta montaña de la cuenca Mediterránea como *I. cyreni*.



Capítulo 5
Biología térmica
de *Iberolacerta*
galani y *Podarcis*
bocagei en
sintopía

Resumen

La lagartija leonesa, *Iberolacerta galani*, es una especie cuya ecología se desconoce casi por completo y que presenta una distribución restringida a zonas de alta montaña. En el Lago de La Baña (León), *I. galani* convive actualmente con *Podarcis bocagei*, que es abundante a menor altitud y que es probable que haya colonizando esta zona más elevada hace pocos años, favorecida posiblemente por el calentamiento global. Por lo tanto, es de gran interés conocer las características de biología térmica de ambas especies para poder estudiar el impacto que tendrá el cambio climático sobre ellas. Para ello, hemos evaluado la termorregulación de *I. galani* durante primavera y verano, y de *P. bocagei* durante el verano. Los resultados indican que *I. galani* es una excelente termorreguladora, tanto en primavera como en verano. El rango de temperaturas preferidas de la lagartija leonesa varía estacionalmente, y ello contribuye de manera significativa a lograr una termorregulación más eficaz en cada estación. A pesar de la elevada eficacia de termorregulación de *I. galani* (0.80), *P. bocagei* logra una eficacia significativamente superior (0.87). Las temperaturas seleccionadas en gradiente térmico de laboratorio por *I. galani* son bajas y están concentradas en torno a la media, mientras que las de *P. bocagei* son más elevadas y el doble de dispersas, aunque el rango preferido de cada especie no solapa con el de la otra. Por lo tanto, *I. galani* es una lagartija especialista y adaptada al frío, mientras que *P. bocagei* es una especie generalista con preferencia por temperaturas más elevadas. Las especies también difieren en los microhábitats que seleccionan: *I. galani* selecciona sustratos de roca mientras que *P. bocagei* prefiere sustratos de tierra y hojarasca, más cálidos. En definitiva, los resultados indican que no existe interferencia entre ambas especies en la dimensión del nicho térmico. Sin embargo, el hecho de que la

lagartija leonesa sea una especialista térmica de ambientes fríos, hace pensar en la potencial amenaza que supone el cambio climático, ya que podría verse desplazada en un futuro cercano por la competencia con una especie más termófila como *P. bocagei*.

5.1. Introducción

Dada la importancia de la temperatura en todos los aspectos de la vida de los ectotermos, los lugares con determinadas temperaturas pueden ser un recurso por el que compitan los individuos (Magnuson *et al.*, 1979). Sin embargo, la temperatura no es un recurso consumible como el alimento, si no que se sitúa como parte del nicho de un animal mediante el espacio y el tiempo (Roughgarden *et al.*, 1981; Tracy y Christian, 1986). Existen numerosos estudios en los que se ha documentado el reparto de los recursos térmicos entre especies simpátridas (Hertz, 1992a; Buckley y Roughgarden, 2005), incluso algunos en los que se ha demostrado experimentalmente la interferencia o la competencia entre especies por los lugares térmicamente más favorables (Downes y Bauwens, 2002; Žagar *et al.*, 2015).

El impacto del cambio climático puede ser negativo para las especies de lagartijas de alta montaña, que se quedarían sin espacio al que desplazarse para evitar el riesgo de sobrecalentamiento (Araújo *et al.*, 2006; McCain, 2010). Además, se prevé que otras especies térmicamente más generalistas y de distribuciones más amplias asciendan en altitud, lo que podría suponerles una amenaza añadida (Araújo *et al.*, 2006; Huey *et al.*, 2012). El objetivo del presente capítulo es estudiar la biología térmica de *Iberolacerta galani* en comparación con *Podarcis bocagei*, en la zona del Lago de La Baña, donde conviven ambas. Hemos observado la presencia de *P. bocagei* en esta zona desde hace tan sólo cinco años, y su densidad ha aumentado en el periodo 2010-2015 (datos sin publicar). Por lo tanto, resulta necesario estudiar la biología térmica de ambas especies para predecir las posibles respuestas ante unas temperaturas ambientales en continuo aumento debido al cambio climático.

5.2. Material y métodos

5.2.1. Especies y zona de estudio

Iberolacerta galani

La lagartija leonesa, *Iberolacerta galani* (Arribas *et al.*, 2006), es un lacértido endémico de los Montes de León y zonas adyacentes de Orense y Sanabria (Zamora), con una distribución muy restringida a zonas de montaña entre los 1300 y los 2150 m de altitud (Figura 5.2). Su hábitat se caracteriza por un clima de alta montaña, incluido en los pisos climáticos oromediterráneo y crioromediterráneo (Arribas *et al.*, 2006). Se alimenta principalmente de artrópodos voladores, por lo que su estrategia de caza parece ser mayoritariamente al acecho (Mencía, 2010). El resto de su biología permanece prácticamente desconocida.

Podarcis bocagei

La lagartija de Bocage, *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884), es un lacértido de pequeño tamaño endémico de la Península Ibérica, en su extremo noroccidental, donde habita desde el nivel del mar hasta los 1950 m (Figura 5.2). Puede ocupar una variedad de medios muy amplia, desde arenales y acantilados costeros hasta matorrales de media montaña, medios antropogénicos, o claros y linderos de bosques, entre otros (Galán, 1994b; Pérez-Mellado, 1998; Galán, 2004). Selecciona preferentemente áreas de matorral, zonas con restos de vegetación en el suelo como hojarasca o ramas secas, y taludes de tierra (Galán, 1994b).



Figura 5.1. (1) Panorámica estival del Lago de La Baña, cuyas orillas son la zona de estudio principal, (2) hembra adulta de *Iberolacerta galani*, (3) macho adulto de *I. galani* con numerosos ocelos azules, (4) zona de mayor abundancia estival de *I. galani*, con grandes rocas y a la orilla del lago, (5) macho adulto de *Podarcis bocagei* de la misma zona de estudio, y (6) zona de la orilla del Lago de La Baña con hojarasca y grava en la que abunda la lagartija de Bocage en verano.

P. bocagei se alimenta principalmente de artrópodos, como arácnidos y pequeños coleópteros, con una estrategia de búsqueda activa de las presas (Domínguez y Salvador, 1990). Su período anual de actividad puede ser muy largo en zonas favorables, permaneciendo activa todos los meses del año, aunque en las regiones de montaña, como la del presente estudio, la actividad abarca de marzo a octubre. El período de apareamiento suele tener lugar entre abril y principios de julio, con entre una y tres puestas entre mayo y julio (Galán, 1994a). Su actividad es diurna, con un ciclo unimodal casi todos los

meses del año, excepto en junio y julio, que es bimodal (Galán, 2004). La termorregulación es heliotérmica, pero no se conocen datos sobre su biología térmica (Pérez-Mellado, 1998; Galán, 2004).

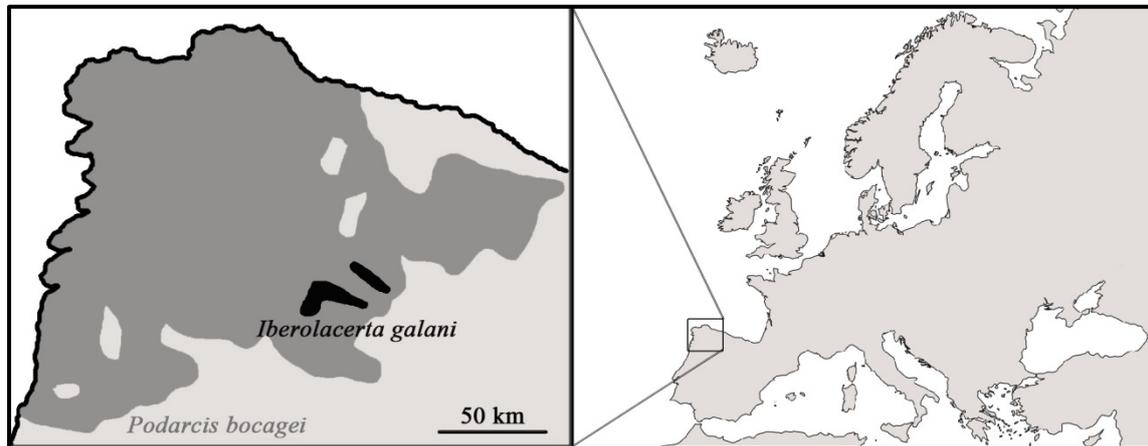


Figura 5.2. Distribución mundial de las dos especies de estudio, *Iberolacerta galani* y *Podarcis bocagei*. Ambas coinciden en la zona de estudio, en el Lago de La Baña (León), prácticamente en la zona inferior de la distribución de *I. galani* que se puede observar en el mapa ampliado.

El estudio de la biología térmica de *I. galani* y *P. bocagei* se ha llevado a cabo en el Lago de La Baña (La Baña, León). Este lago se sitúa a una altitud de 1500 m, rodeado por cumbres de más de 2000 m, destacando Peña Trevinca (2096 m). Este capítulo tiene dos objetivos: (1) estudiar el cambio estacional en la biología térmica de *I. galani*, y (2) comparar la biología térmica de *I. galani* y *P. bocagei* cuando conviven juntas durante el verano. Hay que tener en cuenta que las lagartijas se desplazan entre primavera y verano, debido al cambio en el nivel del agua del lago (Figura 5.3).

En primavera el lago rebosa de agua y no hay orillas desprovistas de vegetación. En ese momento, *P. bocagei* se encuentra en una zona de rocas grandes mezcladas con grandes serbales, que cubren el suelo con abundante hojarasca. Mientras tanto, *I. galani* se encuentra en primavera en la zona

arbusciva cercana al camino que pasa al lado del lago. Por lo tanto, en primavera no se mezclan las especies, o, si lo hacen, es de forma excepcional (observaciones personales). Sin embargo, en verano el nivel del agua disminuye considerablemente, dejando al descubierto unas amplias orillas cubiertas por hierba baja, tierra y grandes bloques de roca, en las que probablemente abunden los artrópodos (Figura 5.1). Lo cierto es que *I. galani* ocupa abundantemente esas orillas durante el verano, coincidiendo en una amplia zona con *P. bocagei* (Figura 5.3). En la zona en que ambas coinciden, *I. galani* es más abundante, aunque la abundancia de *P. bocagei* se ha incrementado entre 2010 y 2015 (datos inéditos). Además, en esta zona de coexistencia se observa a ambas especies mezcladas, unas al lado de las otras, tanto adultos como juveniles (observaciones personales).

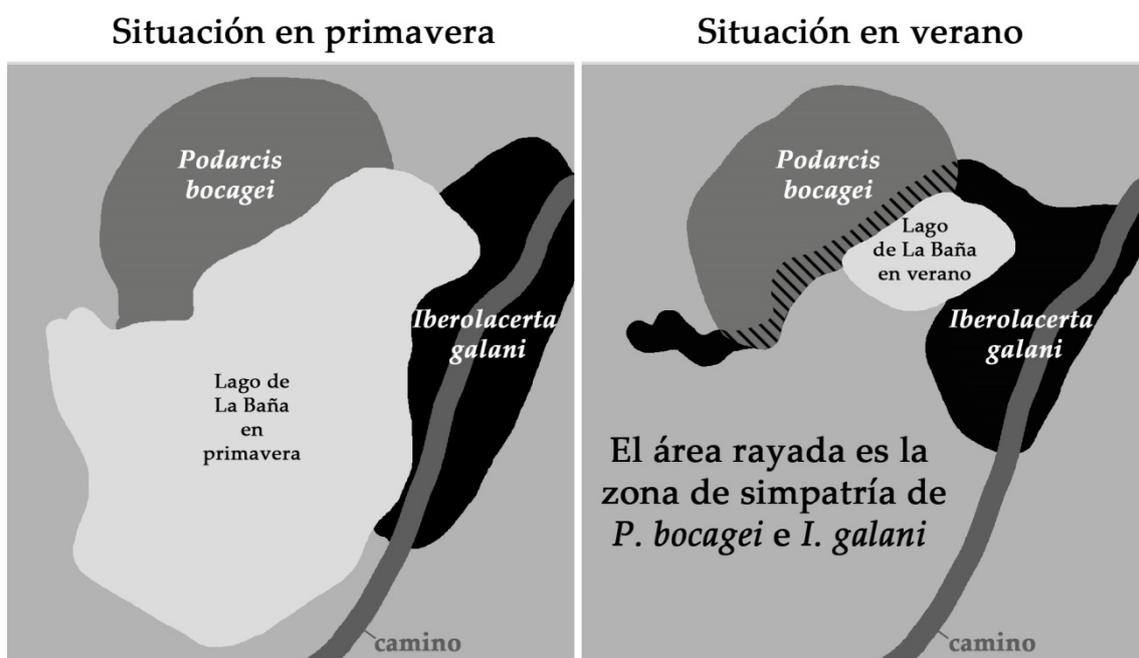


Figura 5.3. En primavera el agua cubre las orillas del lago e *Iberolacerta galani* se distribuye por las inmediaciones del camino, en una zona arbustiva con bloques de roca. Mientras tanto, *Podarcis bocagei* habita una zona de grandes bloques de roca en la que apenas hay vegetación. Sin embargo, en verano las orillas del lago quedan libres de agua, y la lagartija leonesa se distribuye por ellas, desplazándose con respecto a su distribución de primavera. Por lo tanto, es en verano cuando encontramos una zona de las orillas del lago en la que ambas especies conviven en sintopía, completamente mezcladas unas al lado de las otras, aunque sobre diferentes sustratos (ver Resultados).

5.2.2. Obtención de datos de biología térmica

5.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)

El estudio de temperaturas corporales se llevó a cabo en los alrededores del Lago de La Baña (La Baña, León) en la primavera de 2012 y los veranos de 2011 y 2013. Las temperaturas corporales se midieron dentro del periodo de actividad diario, entre las 0800 y las 1800 GMT, de forma simultánea al registro de temperaturas operativas. Durante este periodo, se midieron 105 individuos adultos de *I. galani*, 26 en primavera (11 machos y 15 hembras) en la zona cercana al camino y 79 en verano (38 machos y 41 hembras) en la zona de sintopía, y 72 individuos adultos de *Podarcis bocagei* (47 machos y 25 hembras) en verano en la zona de sintopía (Figura 5.3). También se midieron las temperaturas del sustrato y del aire en el momento y lugar de la captura para ambas especies, así como los datos adicionales que se especifican en la metodología general de esta memoria (Capítulo 2).

5.2.2.2. Temperaturas operativas (T_e)

El registro de temperaturas operativas se realizó en la misma zona y de manera simultánea a la toma de temperaturas corporales, durante todo el periodo de actividad de las lagartijas. Se obtuvieron un total de 2311 T_e de primavera en la zona de abundancia de *I. galani* cercana al camino y 6082 T_e de verano en la zona de sintopía de ambas especies (ver más detalles en el Capítulo 2).

5.2.2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)

Se han medido las temperaturas seleccionadas en gradiente térmico de laboratorio por parte de *I. galani* en primavera y en verano, y de *P. bocagei* en verano, para compararlas en cada caso con las temperaturas corporales y operativas medidas en las mismas fechas. Para las temperaturas seleccionadas de *I. galani* de verano, se capturaron 24 individuos (12 machos y 12 hembras) en la zona de sintopía del Lago de La Baña en agosto de 2011 (zona rayada de la Figura 5.3). La toma de datos en gradiente térmico se realizó entre las 0800 y las 1800 GMT, que equivale al periodo de actividad observado en los individuos en el campo. Se obtuvieron un total de 144 valores de temperaturas seleccionadas en gradiente térmico. Respecto a las temperaturas seleccionadas de *I. galani* de primavera, se capturaron 24 individuos (12 machos y 12 hembras) en la zona cercana al camino del Lago de La Baña en mayo de 2012. La toma de datos en gradiente térmico se realizó entre las 0800 y las 1800 GMT, obteniéndose un total de 136 medidas. Para las temperaturas seleccionadas por *P. bocagei*, se capturaron 24 individuos (12 machos y 12 hembras) en la zona de sintopía del Lago de La Baña en agosto de 2013. La medición en gradiente térmico se realizó entre las 0800 y las 1800 GMT, obteniéndose un total de 144 mediciones. De todas las temperaturas seleccionadas que se han medido para cada grupo, seleccionamos el 50% de los valores centrales como rango de temperaturas preferidas (Hertz *et al.*, 1993; ver más detalles en el Capítulo 2).

5.2.2.4. Contribución del cambio estacional del PTR a la termorregulación

Hemos estudiado el grado en el que los cambios estacionales en las temperaturas preferidas favorecen la termorregulación de *I. galani* en su hábitat.

Para *P. bocagei* no hemos realizado este análisis ya que no disponemos de datos de primavera. Para analizar si el cambio en las preferencias térmicas contribuye a una termorregulación más eficaz, hemos seguido las especificaciones de Díaz *et al.* (2006).

Así, lo que se hace es comparar la calidad térmica del hábitat (obtenida siguiendo el protocolo de Hertz *et al.*, 1993) que se observa en primavera en la situación real (\bar{d}_e), con la calidad térmica del hábitat potencial que se observaría si las lagartijas tuvieran el rango de temperaturas preferidas que muestran durante el verano, es decir, calcular si la calidad térmica del hábitat durante primavera es mejor con el propio PTR de primavera que con el de verano. A esta calidad térmica potencial del hábitat la llamaremos \bar{d}_p para diferenciarla de la calidad térmica real del hábitat (\bar{d}_e). Después, comparamos ambos valores, de forma que si \bar{d}_e es significativamente menor que \bar{d}_p , esto es, si las temperaturas operativas de primavera se desvían menos del PTR de primavera que del de verano, podremos concluir que el cambio en las temperaturas preferidas de *I. galani* contribuye significativamente a lograr una termorregulación más eficaz durante la primavera, pudiendo cuantificar esa contribución como la diferencia ($\bar{d}_e - \bar{d}_p$) (ver más detalles en Bauwens *et al.*, 1996; Díaz y Cabezas-Díaz, 2004). Respecto al verano, hemos usado la misma metodología, para analizar si las temperaturas preferidas en verano contribuyen a la termorregulación y cuantificar dicha contribución. Es decir, si el valor real de \bar{d}_e de verano es menor que el que se lograría en verano si las lagartijas tuvieran el PTR de primavera (\bar{d}_p), asumiremos que el cambio en el PTR de *I. galani* entre primavera y verano contribuye a mejorar también la termorregulación de verano (Bauwens *et al.*, 1996; Díaz y Cabezas-Díaz, 2004)

5.2.2.5. Heterogeneidad del hábitat y selección de microhábitats

Se estudió la heterogeneidad espacial del hábitat mediante 25 transectos lineales de 25 m de longitud de la zona de estudio, y se cuantificó la heterogeneidad térmica del hábitat como la desviación típica de las temperaturas operativas medias de los *data logger* (ver más detalles en el Capítulo 2). Los transectos se han realizado en la zona de sintopía estival de *I. galani* y *P. bocagei* (Figura 5.3).

Además, junto a 31 de las mediciones de temperaturas corporales de verano, se midieron cuatro puntos, situados cada uno a 1 m en dirección a cada uno de los cuatro puntos cardinales, para cuantificar la disponibilidad de microhábitats y comparar con los seleccionados por las lagartijas. En cada uno de los puntos aleatorios, se anotó: tipo de sustrato, temperatura del aire (T_a), temperatura del sustrato (T_s), altura (cm) y distancia del refugio potencial más cercano (cm). Las mediciones de las temperaturas se realizaron de forma idéntica a las mediciones de la temperatura del sustrato y del aire del punto de captura de cada lagartija (ver más detalles en el Capítulo 2).

5.2.3. Análisis de datos

Se calcularon la eficacia de termorregulación (E) y los índices de calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) y de exactitud de termorregulación (\bar{d}_b) para *I. galani* en primavera y verano y para *P. bocagei* en verano (ver detalles en el Capítulo 2). Los análisis estadísticos se realizaron mediante pruebas paramétricas si se cumplían las condiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas, y mediante pruebas no paramétricas cuando no era así (Sokal y Rohlf, 1995;

Crawley, 2007). Las comparaciones pareadas *a posteriori* del test de Kruskal-Wallis, llamadas pruebas de Nemenyi, se realizaron con el paquete PMCMR (Pohlert, 2014) de R, version 3.1.3 (R Core Team, 2015).

5.3. Resultados

El tamaño corporal medio de los individuos de *I. galani* estudiados es de 65.95 ± 0.88 mm (LCC media \pm SE, $N = 44$) para los machos y de 67.96 ± 0.83 mm ($N = 53$) para las hembras (ANOVA de una vía, $F_{1, 95} = 2.743$, $p = 0.101$), con un peso medio de 6.94 ± 0.28 g ($N = 44$) para los machos y de 7.02 ± 0.25 g ($N = 53$) para las hembras, sin diferencias significativas entre sexos (ANOVA de una vía, $F_{1, 95} = 0.043$ $p = 0.835$). En *P. bocagei*, el tamaño medio es de 58.52 ± 0.71 mm ($N = 48$) para los machos y de 55.38 ± 0.93 mm ($N = 25$) para las hembras (ANOVA de una vía, $F_{1, 71} = 6.992$, $p = 0.010$), y el peso medio es de 4.90 ± 0.18 g ($N = 48$) para los machos y de 3.86 ± 0.22 g ($N = 25$) para las hembras (ANOVA de una vía, $F_{1, 71} = 12.194$, $p = 0.001$). Por lo tanto, en *I. galani* las hembras serían similares a los machos, mientras que en *P. bocagei* los machos son significativamente más grandes que las hembras.

5.3.1. Influencia de la estacionalidad en la biología térmica de *Iberolacerta galani*

Las temperaturas seleccionadas en gradiente térmico son similares para machos y hembras, tanto para los datos de primavera (ANOVA de una vía, $F_{1, 71} = 0.623$, $p = 0.432$, $N = 73$) como para los de verano (ANOVA de una vía, $F_{1, 78} =$

0.920, $p = 0.340$, $N = 80$). Sin embargo, *I.galani* selecciona temperaturas (T_{set}) significativamente más elevadas en primavera que en verano (primavera: $T_{set} = 30.38 \pm 0.49$ °C, $N = 73$; verano: $T_{set} = 28.76 \pm 0.54$ °C, $N = 80$; ANOVA de una vía, $F_{1, 151} = 374.283$, $p < 0.0001$, $N = 153$), por lo que tenemos que establecer los rangos PTR de forma separada para cada estación, ya que la especie cambia su rango óptimo de una estación a otra.

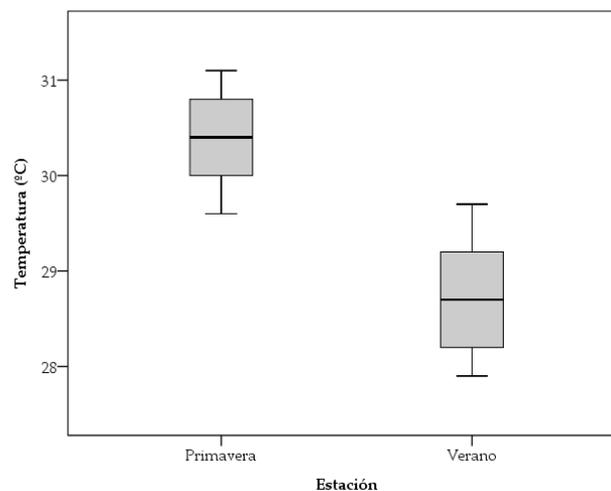


Figura 5.4. Las temperaturas del rango preferido al 50% para *Iberolacerta galani* son significativamente más elevadas en primavera que en verano.

Así, el rango de temperaturas preferidas de *I. galani*, tomando el 50% central de los valores de temperaturas seleccionadas, es de 29.60 a 31.10 °C en primavera y de 27.90 a 29.70 °C en verano (ver Figura 5.4). Las temperaturas corporales (T_b) de *I. galani* son similares para ambos sexos, tanto en primavera (ANOVA de una vía, $F_{1, 24} = 0.633$, $p = 0.434$, $N = 26$) como en verano (ANOVA de una vía, $F_{1, 77} = 1.642$, $p = 0.204$, $N = 79$), por lo que agruparemos en ambas estaciones las T_b de machos y hembras para posteriores análisis. Las temperaturas corporales (T_b) y del sustrato (T_s) de *I. galani* son similares en primavera y verano, mientras que las temperaturas del aire (T_a) son significativamente más elevadas en verano que en primavera (Tabla 5.1).

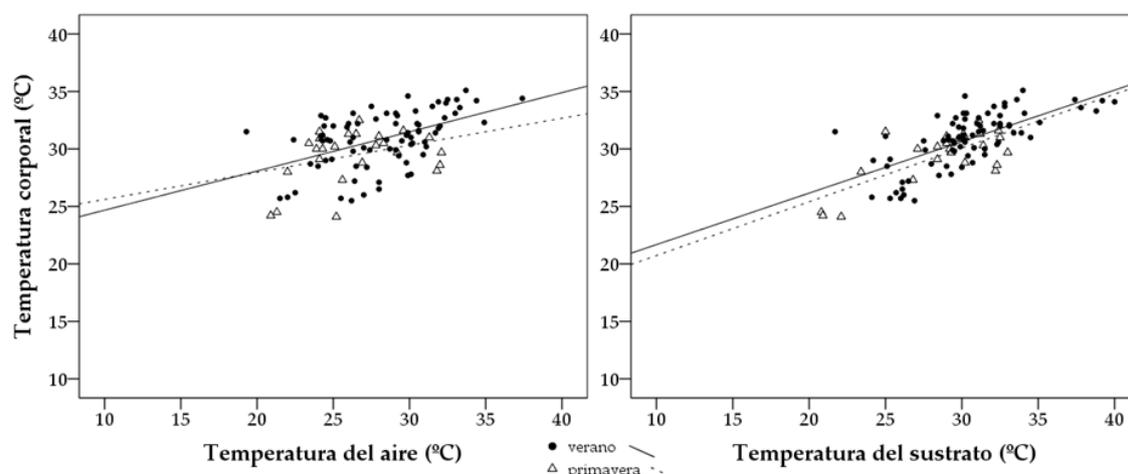


Figura 5.5. Modelos de regresión lineal simple entre las temperaturas corporales (T_b) con respecto a las temperaturas del aire (T_a) y las del sustrato (T_s) para los datos de *Iberolacerta galani* en primavera y verano.

Tabla 5.1. Medias [media \pm SE (N)], de las temperaturas corporales (T_b), las temperaturas del aire (T_a) y las temperaturas del sustrato (T_s) de *Iberolacerta galani* en primavera y en verano, así como las comparaciones pareadas entre estaciones.

	Primavera	Verano	Comparación
T_b	29.45 \pm 0.45 (26)	30.89 \pm 0.27 (79)	ANOVA, $F_{1,103} = 1.779$, $p = 0.185$
T_a	26.33 \pm 0.64 (26)	28.22 \pm 0.39 (79)	U de Mann-Whitney, $U = 696.0$, $p = 0.014$
T_s	28.65 \pm 0.69 (26)	30.55 \pm 0.42 (79)	ANOVA, $F_{1,103} = 0.073$, $p = 0.787$

Tanto en primavera como en verano, se observan correlaciones positivas entre las temperaturas corporales y las del aire (primavera: $r = 0.336$, $p = 0.047$, $N = 26$; verano: $r = 0.500$, $p < 0.0001$, $N = 79$), y entre las temperaturas corporales y las del sustrato (primavera: $r = 0.730$, $p < 0.0001$, $N = 26$; verano: $r = 0.698$, $p < 0.0001$, $N = 79$). Sin embargo, la relación lineal tanto entre T_b y T_a (primavera: $T_b = 23.26 + 0.24 * T_a$, coeficiente de regresión con $p = 0.094$, $R^2 = 0.113$, $N = 26$; verano: $T_b = 21.26 + 0.34 * T_a$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.250$, $N = 79$; prueba de comparación de pendientes de regresión del ANCOVA, $F_1 = 0.516$, $p = 0.474$) como entre T_b y T_s (primavera: $T_b = 16.05 + 0.47 * T_s$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.533$, $N = 26$; verano: $T_b = 17.20 + 0.45 * T_s$,

coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.487$, $N = 79$; prueba de comparación de pendientes de regresión del ANCOVA, $F_1 = 0.033$, $p = 0.856$) es similar durante ambas estaciones (Figura 5.5).

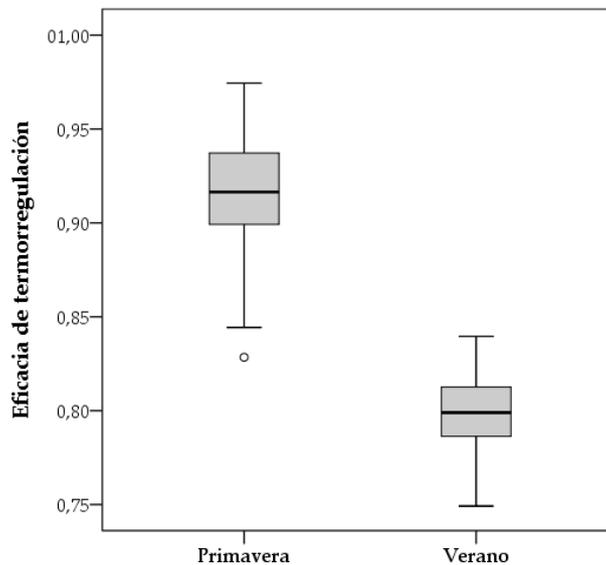


Figura 5.6. Diferencias estacionales en la eficacia de termorregulación de *Iberolacerta galani*.

El índice de calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) para *I. galani* en el Lago de La Baña es significativamente mayor en primavera que en verano (primavera: 10.99 ± 0.05 °C; verano: 9.36 ± 0.03 °C; test U de Mann-Whitney, $U = 10.0$, $p < 0.0001$), lo que indica que la calidad térmica del hábitat es peor para *I. galani* durante la primavera (ver también Tabla 5.2). La exactitud de termorregulación (\bar{d}_b) es significativamente mayor durante el verano que en primavera (primavera: 0.93 ± 0.03 °C; verano: 1.88 ± 0.02 °C; test U de Mann-Whitney, $U = 45.0$, $p < 0.0001$), lo que indica una menor exactitud durante el verano. La eficacia de termorregulación (E) es significativamente mayor en primavera que en verano (primavera: 0.92 ± 0.002 ; verano: 0.80 ± 0.002 ; test U de Mann-Whitney, $U = 5.0$, $p < 0.0001$; Figura 5.6). Por último, el rango de temperaturas

preferidas por *I. galani* durante cada una de las estaciones está significativamente más cerca de las temperaturas operativas de esa estación que de la contraria, por lo que el cambio en el PTR contribuye significativamente a lograr una termorregulación más eficaz en cada estación, siendo esta contribución mayor durante la primavera (Tabla 5.3).

Tabla 5.2. De cada temperatura corporal y de operativa que se desvía del rango preferido (PTR) para la especie y estación pertinente, se ha calculado la proporción (%) de esas desviaciones que es inferior al PTR y la proporción de las desviaciones que es superior al PTR.

	Temperaturas corporales		Temperaturas operativas	
	Inferiores	Superiores	Inferiores	Superiores
<i>Iberolacerta galani</i> primavera	60.0 %	40.0 %	34.9 %	65.1 %
<i>Iberolacerta galani</i> verano	15.7 %	84.3 %	49.4 %	50.6 %
<i>Podarcis bocagei</i> verano	22.5 %	77.5 %	57.8 %	42.2 %

Tabla 5.3. Contribución del cambio estacional en las temperaturas preferidas de *Iberolacerta galani* a la termorregulación.

	$\bar{d}_e \pm SE$	$\bar{d}_p \pm SE$	$F_{1,198}$	p	$(\bar{d}_p - \bar{d}_e)$
Primavera	10.99 ± 0.05 °C	11.44 ± 0.05 °C	38.595	<0.0001	0.45 °C
Verano	9.36 ± 0.03 °C	9.52 ± 0.03 °C	11.949	0.001	0.16 °C

5.3.2. Comparación entre *Iberolacerta galani* y *Podarcis bocagei*

El rango de temperatura preferidas (PTR) de *P. bocagei* en verano es similar para machos y hembras (ANOVA de una vía, $F_{1,72} = 0.516$, $p = 0.475$, $N = 74$), de 30.10 a 34.50 °C. Los resultados indican que *P. bocagei* selecciona temperaturas significativamente más elevadas que *I. galani* durante el verano (*I.*

galani: $\bar{T}_{set} = 28.74 \pm 1.30$ °C, $N = 156$; *P. bocagei*: $\bar{T}_{set} = 32.32 \pm 2.99$ °C, $N = 144$; test U de Mann-Whitney, $U = 5920$, $p < 0.0001$, $N = 154$). Además, el rango PTR es significativamente más amplio para *P. bocagei* que para *I. galani* (test de Levene, $W = 68.957$, $p < 0.0001$, Figura 5.7). Durante el verano, *I. galani* tiene temperaturas corporales significativamente inferiores a *P. bocagei* (*I. galani*: $\bar{T}_b = 30.89 \pm 2.39$ °C, $N = 79$; *P. bocagei*: $\bar{T}_b = 33.86 \pm 3.03$ °C, $N = 72$; ANOVA de una vía, $F_{1,149} = 45.061$, $p < 0.0001$). *I. galani* exhibe temperaturas corporales dentro de su rango óptimo entre las 0800 GMT y las 1500 GMT, aunque en promedio son más elevadas que el óptimo desde las 1000 GMT, mientras que *P. bocagei* exhibe temperaturas corporales dentro de su rango óptimo entre las 0800 y las 1500 GMT (Figura 5.8). Respecto a las temperaturas ambientales, tanto *I. galani* como *P. bocagei* seleccionan activamente microhábitats con T_a significativamente más elevadas que las disponibles en el ambiente, siendo además significativamente más elevadas las seleccionadas por *P. bocagei*. Además, ambas especies seleccionan activamente microhábitats con T_s significativamente más elevadas que las disponibles en el ambiente, pero similares para ambas especies (Tabla 5.4 y Figura 5.9).

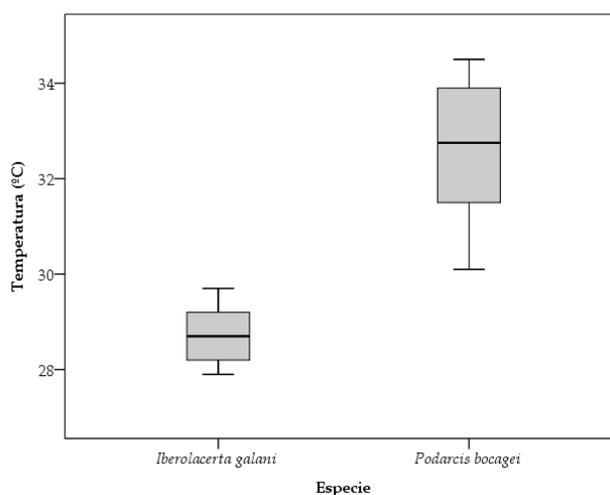


Figura 5.7. Las temperaturas del rango PTR son significativamente más elevadas para *Podarcis bocagei* que para *Iberolacerta galani*.

Ambas especies seleccionan claramente el microhábitat con una presencia significativamente diferente a la abundancia de cada tipo de microhábitat, en el caso de *I. galani*, (test exacto de Fisher, $p < 0.0001$) con una selección menor de zonas de hierba. Por su parte, *P. bocagei* (test exacto de Fisher, $p < 0.0001$) selecciona también en menor proporción las zonas de hierba y en mayor proporción de las zonas de tierra. Finalmente, entre ambas especies existen también diferencias estadísticamente significativas (test de Fisher, $p < 0.0001$) en la selección del microhábitat, especialmente por la mayor selección de la zonas rocosas por parte de *I.galani* (Figura 5.10).

Tabla 5.4. Medias [media \pm SE (N)] de las temperaturas del aire (T_a) y del sustrato (T_s) para *Iberolacerta galani* y *Podarcis bocagei* durante el verano, además de la muestra de disponibilidad medida en puntos aleatorios.

	<i>I. galani</i>	<i>P.bocagei</i>	Disponibilidad	Comparación
T_a	28.22 \pm 0.39 (79)	29.80 \pm 0.39 (72)	26.10 \pm 0.24 (123)	Kruskal-Wallis, $H = 59.275$, $gl = 2$, $p < 0.0001$ Comparaciones pareadas: -Aleatorio - <i>I. galani</i> : $p < 0.0001$ -Aleatorio - <i>P. bocagei</i> : $p < 0.0001$ - <i>I. galani</i> - <i>P. bocagei</i> : $p = 0.008$
T_s	30.55 \pm 0.42 (79)	31.61 \pm 0.46 (72)	28.95 \pm 0.49 (123)	Kruskal-Wallis, $H=23.805$, $gl = 2$, $p < 0.0001$ Comparaciones pareadas: -Aleatorio - <i>I. galani</i> : $p = 0.025$ -Aleatorio - <i>P. bocagei</i> : $p < 0.0001$ - <i>I. galani</i> - <i>P. bocagei</i> : $p = 0.124$

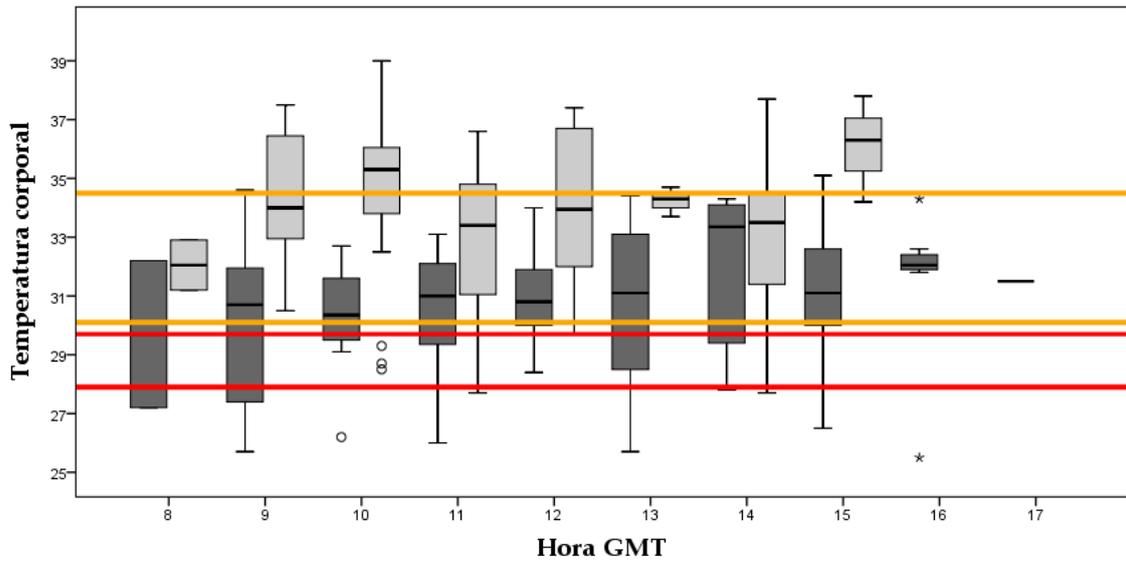


Figura 5.8. Evolución diaria de la temperatura corporal para ambas especies. Gris oscuro = *Iberolacerta galani*; gris claro = *Podarcis bocagei*. Las líneas rojas definen el PTR de *I. galani* en verano (27.9-29.7 °C) y las de color naranja el PTR de *P. bocagei* en verano (30.1-34.5 °C).

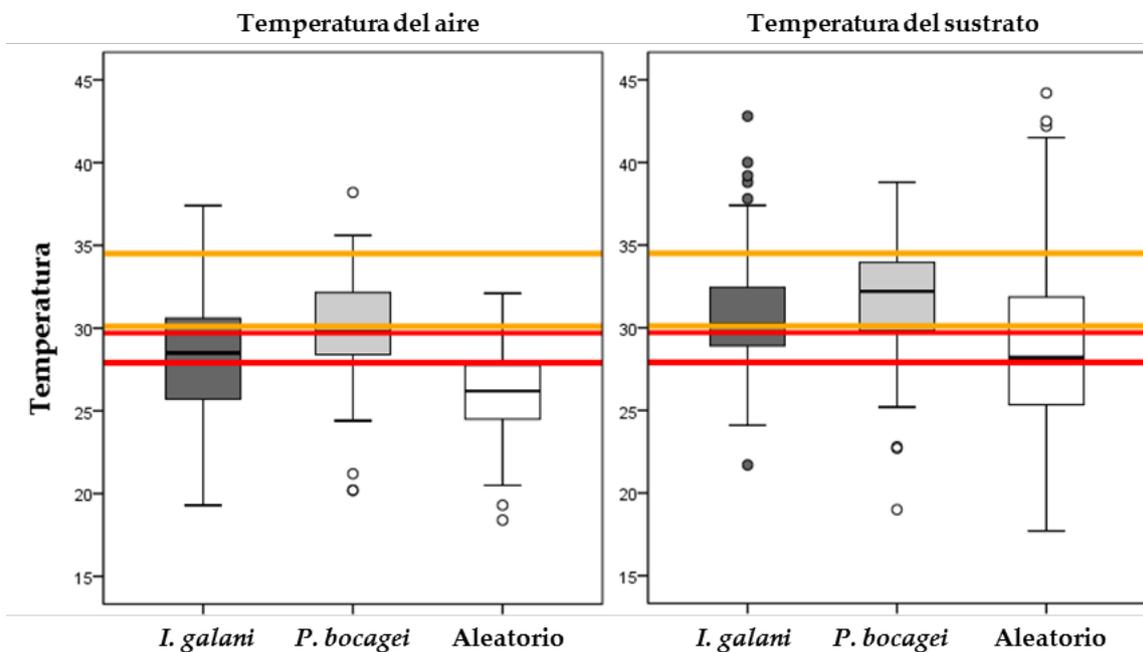


Figura 5.9. Temperaturas del aire (T_a) y del sustrato (T_s) para *Iberolacerta galani*, *Podarcis bocagei* y la muestra aleatoria de disponibilidad. Las líneas rojas definen el PTR de *I. galani* en verano (27.9-29.7 °C) y las de color naranja definen PTR de *P. bocagei* en verano (30.1-34.5 °C).

Además, tanto *I. galani* como *P. bocagei* seleccionan activamente microhábitats que se encuentran más cerca de los refugios potenciales que la media de los lugares disponibles en el ambiente (*I. galani*: distancia del refugio = 13.56 ± 1.65 cm, $N = 66$; *P. bocagei*: distancia del refugio = 16.04 ± 2.81 cm, $N = 72$; muestra aleatoria: distancia del refugio = 39.76 ± 2.82 cm, $N = 123$; test de Kruskal-Wallis, $H = 62.198$, $gl = 2$, $p < 0.0001$, $N = 273$, comparaciones pareadas significativas: *I. galani*-aleatorio, $p < 0.0001$ y *P. bocagei*-aleatorio, $p < 0.0001$; Figura 5.11). Por último, *I. galani* selecciona microhábitats situados a una altura significativamente superior tanto a los seleccionados por *P. bocagei* como a los disponibles en el hábitat, que son similares entre sí (*I. galani*: altura = 11.17 ± 2.79 cm, $N = 78$; *P. bocagei*: altura = 7.57 ± 5.0 cm, $N = 72$; muestra aleatoria: altura = 10.30 ± 2.0 cm, $N = 123$; test de Kruskal-Wallis, $H = 15.824$, $gl = 2$, $p < 0.0001$, $N = 273$, comparaciones pareadas significativas: *I. galani*-aleatorio, $p = 0.009$ e *I. galani*-*P. bocagei*, $p < 0.0001$; Figura 5.11).

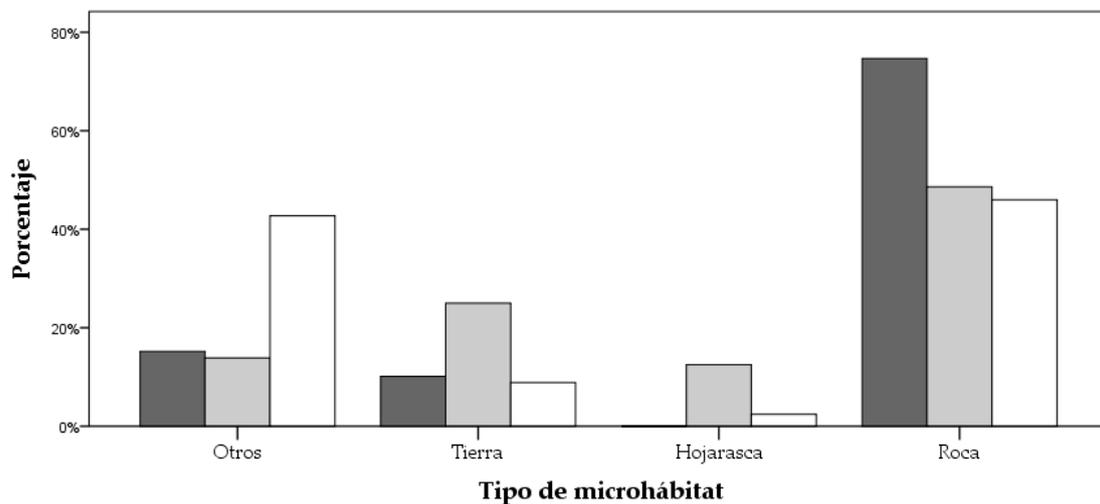


Figura 5.10. Proporción de cada tipo de microhábitat: tierra, hojarasca, roca u otros, utilizados por *Iberolacerta galani* (barras gris oscuro), por *Podarcis bocagei* (barras gris claro), así como su disponibilidad en el Lago de La Baña (barras blancas). Se puede apreciar como *I. galani* selecciona claramente sustratos rocosos, mientras que *P. bocagei* selecciona tierra y hojarasca.

Con respecto a la relación entre las temperaturas, se observan correlaciones positivas y significativas entre las temperaturas corporales y las del aire (*I. galani*: $r = 0.500$, $p < 0.0001$, $N = 79$; *P. bocagei*: $r = 0.527$, $p < 0.0001$, $N = 72$) y entre las temperaturas corporales y las del sustrato (*I. galani*: $r = 0.698$, $p < 0.0001$, $N = 79$; *P. bocagei*: $r = 0.608$, $p < 0.0001$, $N = 72$) de ambas especies. Sin embargo, la relación lineal tanto entre T_b y T_a (*I. galani*: $T_b = 21.26 + 0.34 * T_a$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.250$, $N = 79$; *P. bocagei*: $T_b = 19.47 + 0.48 * T_a$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.277$, $N = 72$; prueba de comparación de pendientes de regresión del ANCOVA, $F_1 = 0.021$, $p = 0.885$) como entre T_b y T_s (*I. galani*: $T_b = 17.20 + 0.45 * T_s$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.487$, $N = 79$; *P. bocagei*: $T_b = 19.02 + 0.47 * T_s$, coeficiente de regresión con $p < 0.0001$, $R^2 = 0.369$, $N = 72$; prueba de comparación de pendientes de regresión del ANCOVA, $F_1 = 0.856$, $p = 0.356$) es similar para ambas especies (Figura 5.12).

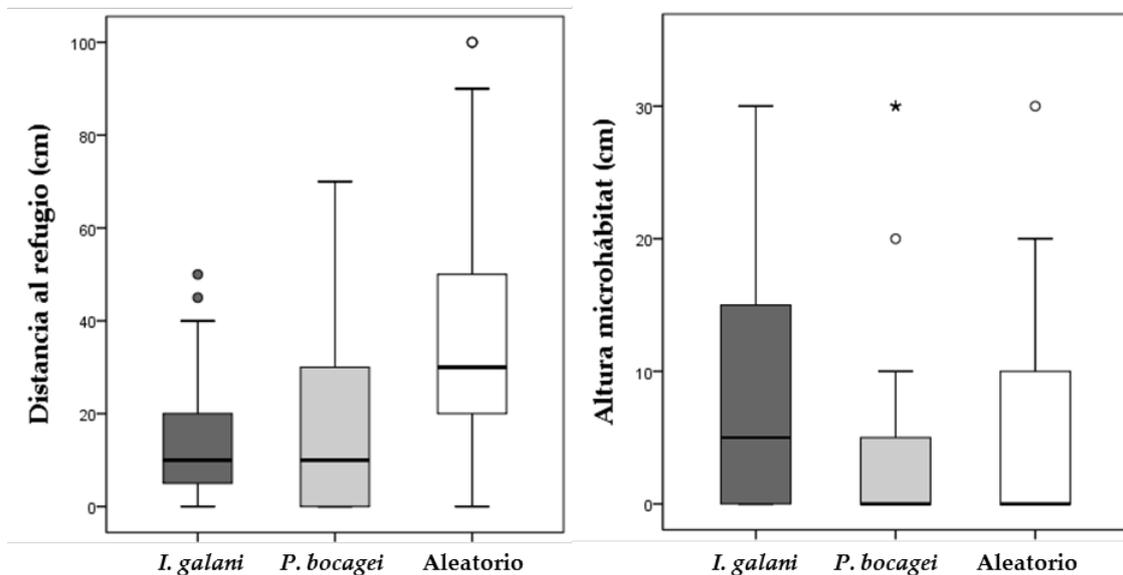


Figura 5.11. Se observa cómo tanto *Iberolacerta galani* como *Podarcis bocagei* seleccionan microhábitats más cercanos a refugios de lo aleatoriamente disponible en el hábitat (izquierda), y como *I. galani* selecciona microhábitats situados a una altura significativamente superior tanto a los usados por *P. bocagei* como a los disponibles en el hábitat, que son similares entre sí.

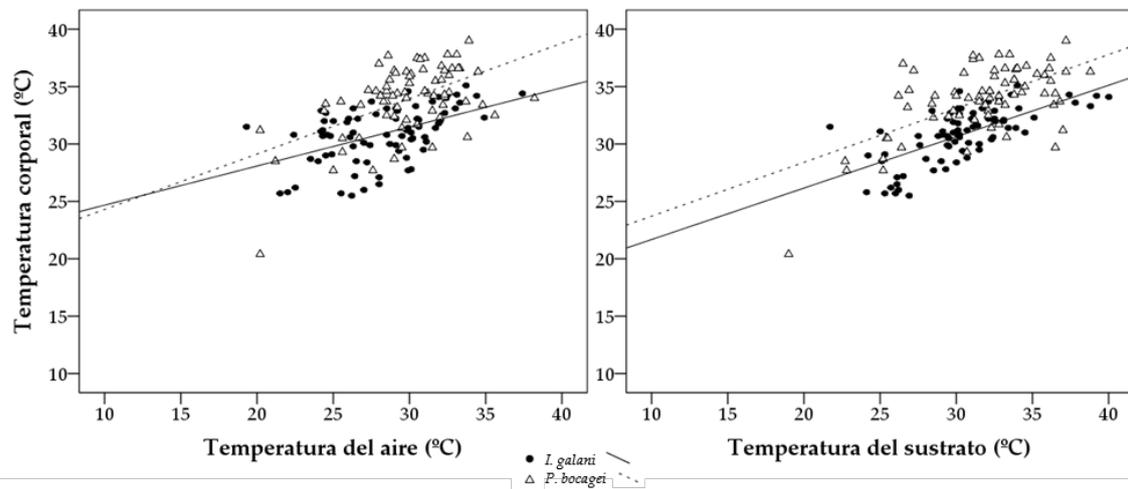


Figura 5.12. Modelos de regresión lineal simple entre las temperaturas corporales (T_b) con respecto a las temperaturas del aire (T_a) y las del sustrato (T_s) para los datos de *Iberolacerta galani* en comparación con los de *Podarcis bocagei*.

En cuanto a las temperaturas operativas (T_e), existen diferencias estadísticamente significativas entre las T_e de los diferentes microhábitats considerados (test de Kruskal-Wallis, $H = 2669.642$, $gl = 15$, $p < 0.0001$, $N = 6082$; Tabla 5.5 y Figura 5.13). En resumen, teniendo en cuenta las comparaciones pareadas y la evolución diaria de las T_e a lo largo del día, el hábitat del Lago de La Baña presentaría cuatro tipos de microhábitats durante el verano: (1) microhábitats térmicamente desfavorables para ambas especies por disponer de T_e demasiado frías, (2) microhábitats térmicamente favorables para ambas especies, (3) microhábitats térmicamente desfavorables para *I. galani* pero favorables para *P. bocagei* durante ciertas horas del día, y (4) microhábitats térmicamente desfavorables para ambas especies por tener T_e demasiado cálidas durante todo el periodo diario de actividad de las lagartijas (Tabla 5.5 y Figura 5.13).

En primer lugar, los microhábitats demasiado fríos para ambas especies comprenden a los tres sustratos medidos en *sombra*: *roca plana*, *tierra* y *hojarasca*, que ofrecen T_e similares entre sí e inferiores a los rangos óptimos de ambas especies, y el de *roca orientada al sur en sol total*, que ofrece T_e dentro del rango

óptimo de ambas especies, pero solamente durante el último segmento horario, de 1800 a 1900 GMT (Tabla 5.5 y Figura 5.13).

En segundo lugar, los microhábitats térmicamente favorables para ambas especies poseen cierta variedad de condiciones térmicas. Aunque todos presentan distribuciones de T_e bastante similares en las comparaciones pareadas, al inspeccionar la evolución diaria de las T_e aparecen ciertas diferencias relevantes: (1) *bajo roca*, que ofrece T_e favorables para ambas especies entre las 1000 y las 1700 GMT, (2) *roca orientada al oeste en sol total*, que ofrece T_e favorables para ambas especies entre las 1000 y las 1500 GMT, (3) *roca plana en sol filtrado*, que ofrece T_e favorables para *I. galani* de 1000 a 1100 GMT y de 1500 a 1600 GMT, y favorables para *P. bocagei* de 1100 a 1200 GMT y de 1400 a 1500 GMT, (4) *hojarasca en sol filtrado*, que ofrece T_e favorables sólo para *P. bocagei*, entre las 1000 y las 1100 GMT y entre las 1400 y las 1500 GMT, (5) *tierra en sol filtrado*, que ofrece T_e favorables sólo para *P. bocagei*, entre las 1000 y las 1200 GMT y entre las 1400 y las 1500 GMT, y (6) *roca orientada al norte en sol total*, que ofrece T_e favorables sólo para *P. bocagei*, entre las 1200 y las 1400 GMT (Tabla 5.5 y Figura 5.13).

En tercer lugar, están los microhábitats térmicamente desfavorables para *I. galani* por ofrecer T_e demasiado elevadas, pero que serían favorables para *P. bocagei* durante ciertas horas del día. En esta categoría se incluyen varios microhábitats que se caracterizan por ofrecer T_e elevadas en general, pero que son favorables para *P. bocagei* en algunos segmentos horarios: (1) *roca plana en sol total*, que ofrece T_e favorables para *I. galani* entre las 0800 y las 0900 GMT y ofrece T_e favorables para *P. bocagei* de 0900 a 1200 GMT y de 1500 a 1700 GMT, (2) *tronco en sol total*, que ofrece T_e favorables sólo para *P. bocagei*, entre las 0800 y las 0900 GMT y entre las 1400 y las 1500 GMT, (3) *roca orientada al este en sol total*, que cuenta con menos mediciones, pero las que hay muestran que ofrece

T_e favorables sólo para *P. bocagei*, entre las 0900 y las 1200 GMT (ver Figura 5.13 y Tabla 5.5).

Por último, estarían los microhábitats térmicamente desfavorables para ambas especies por ofrecer T_e demasiado cálidas durante todo el periodo diario de actividad de las lagartijas. En esta categoría se incluyen la *tierra en sol total* y la *hojarasca en sol total*, que son similares, con temperaturas muy elevadas, y sólo ofrecen T_e favorables para ambas especies entre las 1500 y las 1600 GMT. Además está el microhábitat de *hierba seca en sol total*, del que sólo tenemos datos de cuatro segmentos horarios, entre las 0900 y las 1300 GMT, ofreciendo todos ellos T_e demasiado elevadas, y claramente desfavorables para ambas especies (Tabla 5.5 y Figura 5.13).

El índice de calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) es significativamente superior para *I. galani* que para *P. bocagei* (*I. galani*: $\bar{d}_e = 9.36 \pm 0.03$ °C; *P. bocagei*: $\bar{d}_e = 8.30 \pm 0.02$ °C; test U de Mann-Whitney, $U = 24.0$, $p < 0.0001$), lo que indica que la calidad térmica del hábitat durante el verano es peor para *I. galani* que para *P. bocagei*. El índice de exactitud de la termorregulación (\bar{d}_b) es significativamente mayor para *I. galani* que para *P. bocagei* (*I. galani*: $\bar{d}_b = 1.88 \pm 0.02$ °C; *P. bocagei*: $\bar{d}_b = 1.05 \pm 0.02$ °C; ANOVA, $F_{1,198} = 1086.86$, $p < 0.0001$), lo que indica una menor exactitud para la lagartija leonesa. La eficacia de termorregulación (\bar{E}) es significativamente mayor para *P. bocagei* (*I. galani*: $\bar{E} = 0.80 \pm 0.002$; *P. bocagei*: $\bar{E} = 0.87 \pm 0.002$; test U de Mann-Whitney, $U = 77.0$, $p < 0.0001$; Figura 5.14).

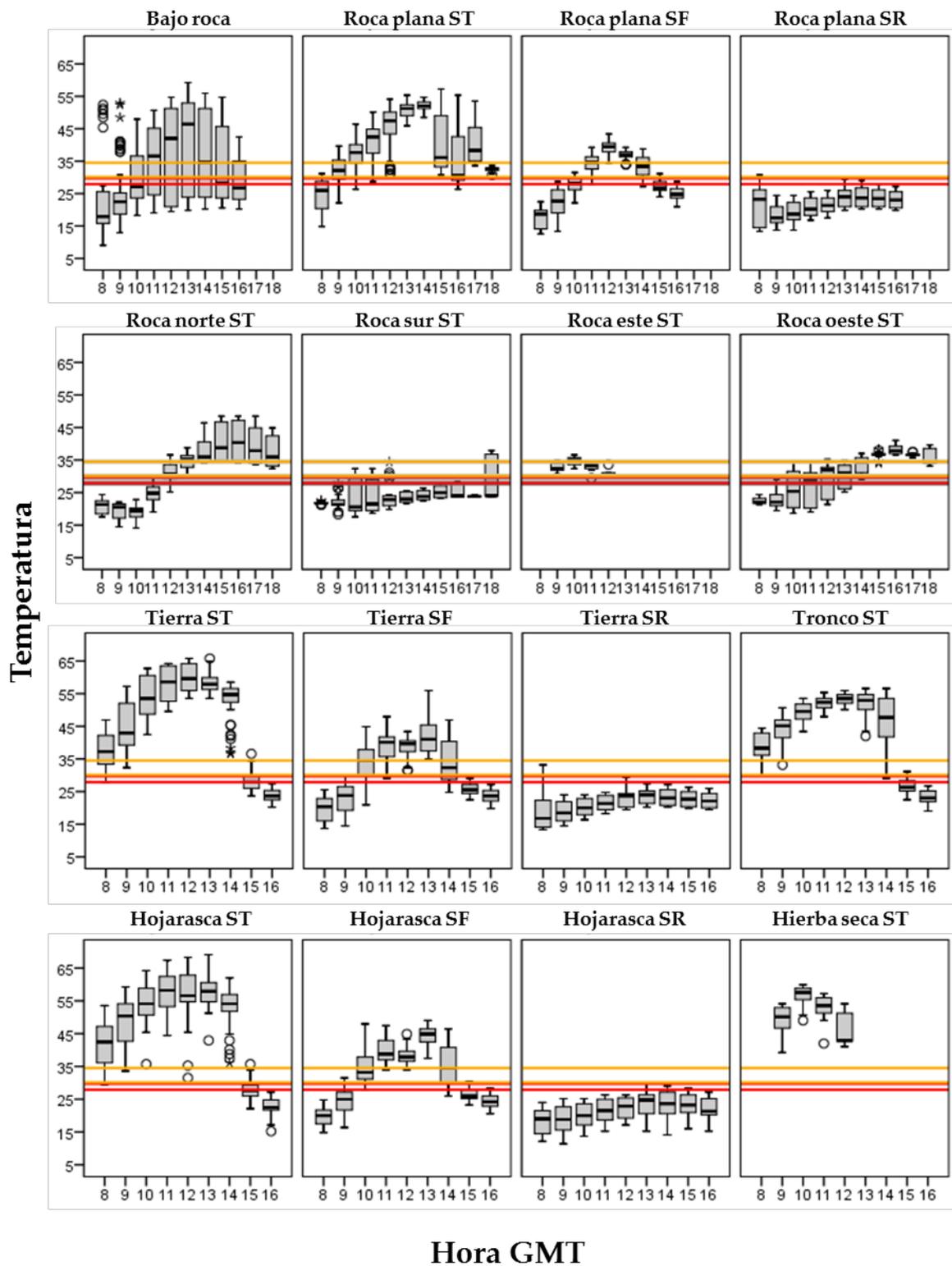


Figura 5.13. Evolución diaria de las temperaturas operativas disponibles durante el verano en el Lago de La Baña. Las líneas rojas definen el PTR de *I. galani* en verano (27.9-29.7 °C) y las de color naranja definen el PTR de *P. bocagei* en verano (30.1-34.5 °C).

Tabla 5.5. P-valores de las comparaciones pareadas *a posteriori* del análisis de las Te de los diferentes microhábitats térmicos disponibles en el Lago de La Baña durante verano para *Iberolacerta galani* y *Podarcis bocagei*.

Sustrato	R plana	Hojaras	Bajo	R oeste	R sur	R plana	Tierra	R norte	Hojaras	Tronco	Tierra	R este	H seca	R plana	Tierra	Hojaras
	ST	caST	roca	ST	ST	SF	SF	ST	caST	ST	ST	ST	ST	SR	SR	caSR
Rocaplana ST	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.004	1.000	0.003	1.000	0.007	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Hojarasca SF	<0.0001	-	0.058	<0.0001	<0.0001	1.000	1.000	0.515	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Bajoroca	<0.0001	0.058	-	1.000	<0.0001	1.000	1.000	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca oeste ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001	1.000	0.423	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca sur ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.277	<0.0001	1.000
Rocaplana SF	<0.0001	1.000	1.000	1.000	<0.0001	-	1.000	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Tierra SF	<0.0001	1.000	1.000	0.423	<0.0001	1.000	-	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Rocanoche ST	<0.0001	0.515	0.515	1.000	<0.0001	1.000	1.000	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Hojarasca ST	0.004	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	1.000	1.000	0.010	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Tronco ST	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	-	1.000	0.461	0.090	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Tierra ST	0.003	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	1.000	-	0.009	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca este ST	1.000	1.000	1.000	<0.0001	<0.0001	1.000	1.000	0.010	0.010	0.461	0.009	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Hierba seca ST	0.007	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	0.090	1.000	<0.0001	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Rocaplana SR	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.277	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	1.000	1.000
Tierra SR	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.099	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	1.000
Hojarasca SR	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	1.000	-

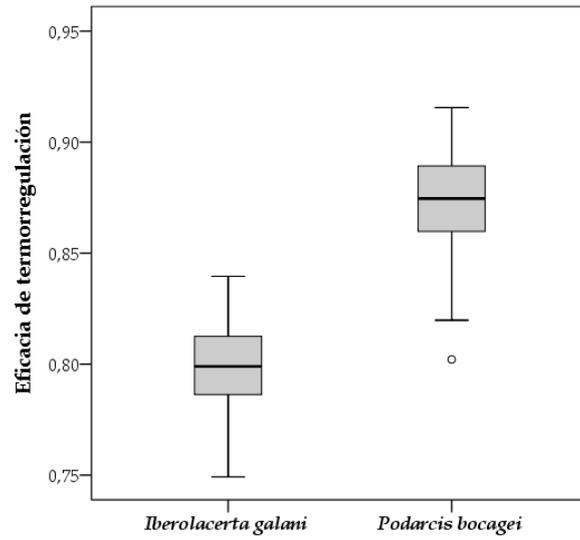


Figura 5.14. Comparación entre la eficacia de termorregulación de *Iberolacerta galani* y la de *Podarcis bocagei* en la zona de sintopía durante verano.

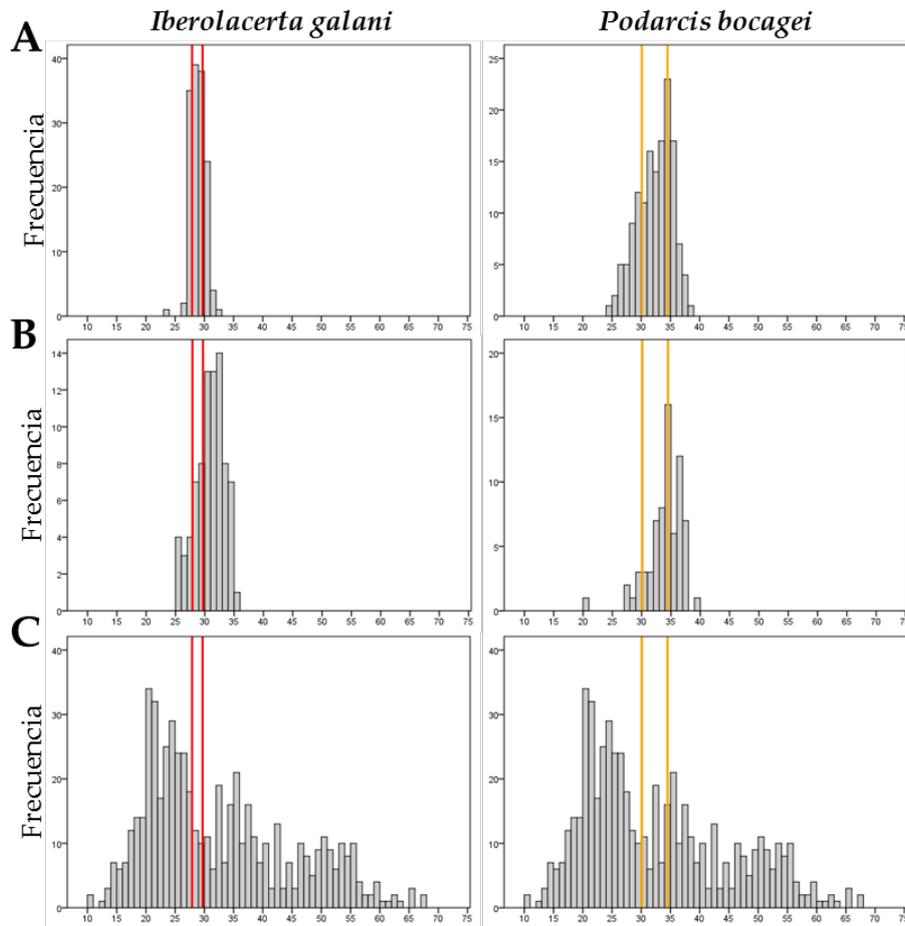


Figura 5.15. (A) Temperaturas seleccionadas en gradiente térmico de laboratorio, (B) temperaturas corporales de actividad, y (C) temperaturas operativas disponibles en el Lago de La Baña. Las líneas rojas definen el PTR de *I. galani* (27.9-29.7 °C) y las de color naranja definen el PTR de *P. bocagei* (30.1-34.5 °C).

5.4. Discusión

En relación a la influencia de la estacionalidad en la biología térmica de *I. galani*, el primer resultado llamativo es que el rango de temperaturas preferidas es significativamente superior durante primavera, que durante verano (≈ 1.5 °C de diferencia). La variación estacional de las temperaturas preferidas es habitual en reptiles, y probablemente sirva para adaptar la fisiología de forma que los costes de termorregulación sean menores en cada estación (Díaz y Cabezas-Díaz, 2004; Seebacher, 2005; Truter *et al.*, 2014). Los resultados de *I. galani* apoyan esta hipótesis, ya que el cambio estacional en el rango de temperaturas preferidas contribuye significativamente a lograr una termorregulación más eficaz en cada estación. Además, esa pequeña contribución fisiológica es mayor que la encontrada en la otra especie donde se ha cuantificado, *Psammodromus algirus*, que es más generalista (Díaz *et al.*, 2006). Sin embargo, aunque esta adaptación al cambio estacional favorece la termorregulación, supone menos de un 5% de las desviaciones de las temperaturas operativas con respecto a las preferidas, mientras que la lagartija leonesa realizaría el resto de la termorregulación mediante su conducta.

Una parte importante del comportamiento termorregulador implica seleccionar cuidadosamente los microhábitats más favorables en cada caso (Bauwens *et al.*, 1996; Díaz y Cabezas-Díaz, 2004). *Iberolacerta galani* logra temperaturas corporales similares en ambas estaciones, siendo similares también las temperaturas de los sustratos sobre los que se termorregula. Además, la relación lineal entre las temperaturas ambientales y la temperatura corporal no varía estacionalmente. A pesar de que el rango preferido es superior en primavera y de que las temperaturas operativas se desvían más de dicho rango, *I. galani* logra termorregularse con más exactitud y eficacia en primavera que en verano. En otras palabras: las temperaturas ambientales son

más desfavorables en primavera, y el rango preferido es más elevado, pero aun así las lagartijas se acercan más a él que durante el verano. Además, esto sucede manteniendo la misma relación entre las temperaturas ambientales y las corporales, lo que descartaría cambios en las tasas de calentamiento u otras adaptaciones fisiológicas. Estos resultados evidencian que la mejora en la termorregulación que logra *I. galani* en primavera se lleva a cabo mediante una selección cuidadosa de los microhábitats más favorables. Esa selección de microhábitats se realiza gracias al comportamiento flexible de las lagartijas, que les permite maximizar la eficacia de termorregulación aun en condiciones subóptimas, al igual que sucede en otras lagartijas del género *Iberolacerta* (Monasterio *et al.*, 2009; Aguado y Braña, 2014).

Iberolacerta galani y *Podarcis bocagei* comparten el hábitat en el Lago de La Baña. Es probable que *P. bocagei* fuese muy poco abundante o inexistente en la zona hace tan solo cinco años, ya que entre 2008 y 2010 no se había observado su presencia en las salidas de campo, y desde 2010 a 2015 su densidad ha aumentado (datos inéditos). Hay que destacar que *P. bocagei* es una especie con una buena capacidad de dispersión, capaz de colonizar rápidamente incluso los hábitats más degradados (Galán, 1997). Es probable que el aumento de las temperaturas ambientales debido al cambio climático haya favorecido un aumento del rango altitudinal de la lagartija de Bocage en la zona de estudio. Por lo tanto, es interesante estudiar la biología térmica de ambas especies para poder predecir cómo se comportarán sus poblaciones ante el calentamiento global.

Nuestros resultados indican que no existe interferencia ni competencia entre *I. galani* y *P. bocagei* en cuanto a los recursos térmicos, dadas las condiciones ambientales actuales, de manera que las lagartijas se reparten los recursos térmicos. Tres de los resultados obtenidos apoyan este argumento. En primer lugar, los rangos de temperaturas preferidas son diferentes y no solapan

entre sí: *I. galani* selecciona un rango de entre 27.90 y 29.70 °C, mientras que *P. bocagei* selecciona un rango de entre 30.10 y 34.50 °C, por lo que sus nichos térmicos no solapan. En segundo lugar, aunque las dos especies seleccionan microhábitats con temperaturas significativamente más elevadas que las disponibles en el ambiente, *P. bocagei* prefiere sustratos de tierra y hojarasca, significativamente más cálidos que los sustratos rocosos preferidos por *I. galani*. Por último, las dos especies se termorregulan con una eficacia excelente, por lo que ambas estarían logrando aprovechar con éxito los recursos térmicos disponibles en el hábitat. Es decir: tienen óptimos diferentes, seleccionan microhábitats diferentes, y además ambas logran una termorregulación eficaz. En especies que habitan en situaciones de simpatria análogas, se ha demostrado experimentalmente que *Podarcis muralis* no compite con *Iberolacerta cyreni* por los sustratos de termorregulación (Monasterio *et al.*, 2010b), mientras que *P. muralis* sí interfiere directamente en la termorregulación de *Iberolacerta horvathi* (Žagar *et al.*, 2015). La situación del Lago de La Baña es más parecida al primer ejemplo, ya que el segundo trata de zonas boscosas en las que las lagartijas compiten por claros para asolearse. A pesar de que *I. galani* y *P. bocagei* estarían repartiéndose los recursos tróficos, hay que destacar que la calidad térmica del hábitat es inferior para *I. galani* que para *P. bocagei*, y que la lagartija leonesa logra una exactitud y eficacia de termorregulación menores que la lagartija de Bocage, al menos en verano.

El rango de temperaturas preferidas de las lagartijas refleja aproximadamente el rango óptimo para la máxima eficacia biológica, aunque puede ser algo inferior (Hertz *et al.*, 1993; Martin y Huey, 2008). *Iberolacerta galani* tiene un rango de temperaturas preferidas muy estrecho y bajo, de hecho es el más bajo encontrado hasta la fecha en la familia Lacertidae (Bauwens *et al.*, 1995; Aguado y Braña, 2014). La escasa dispersión del rango de temperaturas preferidas de *I. galani* es similar durante ambas estaciones, lo que refleja su

consistencia en términos de precisión: la lagartija leonesa es especialista durante ambas estaciones. Por el contrario, el rango de temperaturas preferidas de *P. bocagei* es, aparte de significativamente más elevado, más del doble de disperso. Por lo tanto, *I. galani* es una especie especialista térmica adaptada a ambientes fríos, como otras especies del género *Iberolacerta* (Martín y Salvador, 1993; Aguado y Braña, 2014; Žagar *et al.*, 2015), mientras que *P. bocagei* es una especie térmicamente más generalista y de preferencias más cálidas, al igual que otras especies del género *Podarcis* (Bauwens *et al.*, 1995; Bauwens *et al.*, 1996; Capula *et al.*, 2014; Ortega *et al.*, 2014).

Las temperaturas ambientales van a seguir aumentando en las montañas de la Península Ibérica durante los próximos años (Araújo *et al.*, 2006; Nogués-Bravo *et al.*, 2008), y la diferencia entre ser especialista o generalista térmico es importante a la hora de determinar la vulnerabilidad ante el cambio climático (Martin y Huey, 2008; Huey *et al.*, 2012). Esto se debe a que las curvas de eficacia biológica de las lagartijas con respecto a la temperatura corporal son asimétricas: aumentan gradualmente desde la temperatura crítica mínima hasta llegar al óptimo fisiológico, para decaer bruscamente cuando la temperatura corporal sobrepasa el óptimo fisiológico (Angilletta *et al.*, 2010). Debido a que la curva es asimétrica, un descenso en la temperatura corporal provoca una disminución menor de la eficacia biológica que un aumento similar en la temperatura corporal, debido a una propiedad matemática conocida como desigualdad de Jensen (Martin y Huey, 2008; Huey *et al.*, 2012). Además, este efecto negativo al sobrepasar la temperatura óptima es mayor cuanto más especializada es la especie (Huey *et al.*, 2012; ver Figura 9.4 en el Capítulo 9). En conclusión, no es sólo que el rango óptimo de *I. galani* sea más bajo que el de *P. bocagei* y que un aumento de las temperaturas ambientales vaya a sobrepasarlo antes, sino que además los efectos negativos de esas temperaturas ambientales superiores a las óptimas de *I. galani* serán más

perjudiciales en términos de descenso del rendimiento fisiológico de lo que lo serían para una especie más generalista como *P. bocagei*.

Ante este escenario de calentamiento continuado, existen tres posibilidades: adaptarse, dispersarse o extinguirse (Berg *et al.*, 2010; Gunderson y Stillman, 2015). La capacidad de dispersión de *I. galani* está limitada por las cumbres de las montañas, ya que tarde o temprano se quedaría sin espacio al que migrar para eludir el sobrecalentamiento (Araújo *et al.*, 2006; Huey *et al.*, 2012). Por lo tanto, para evitar la extinción tendrá que adaptarse a las nuevas condiciones más cálidas. Eso significa que, dadas unas temperaturas críticas cada vez más elevadas, debería de alcanzar un grado de eficacia biológica tal que evite el declive de la población. Se ha descubierto recientemente que la plasticidad de los valores críticos de temperatura tiene una capacidad de cambio escasa, siendo menor aún para el crítico máximo, de forma que probablemente no sea suficiente para adaptarse a la velocidad del calentamiento que se prevé en este siglo (Gunderson y Stillman, 2015). No obstante, el efecto Bogert, o capacidad del comportamiento para atenuar los cambios térmicos del ambiente, sí puede mitigar durante un tiempo el impacto negativo del calentamiento global (Kearney *et al.*, 2009; Huey *et al.*, 2012). En este caso, tanto *I. galani* como *P. bocagei* cuentan con capacidad suficiente de termorregulación conductual, a la vista de sus elevadas eficacias de termorregulación y su capacidad para seleccionar los sustratos más favorables en el hábitat. Para que las lagartijas puedan aprovechar su flexibilidad conductual para atenuar el calentamiento ambiental, el hábitat ha de ser suficientemente heterogéneo, con variedad de microhábitats en los que calentarse o refrescarse (Huey *et al.*, 2012; Sears y Angilletta, 2015). El Lago de La Baña es un hábitat heterogéneo, ya que está formado por un mosaico de microhábitats que ofrecen diferentes temperaturas operativas, tanto inferiores como superiores a los óptimos de ambas especies. Por lo tanto, ofrece la

posibilidad de que ambas aprovechen su comportamiento para contrarrestar el impacto negativo del calentamiento global, al menos durante algún tiempo. Sin embargo, la proporción de temperaturas operativas cuyos valores se encuentran dentro del rango de temperaturas preferidas de *P. bocagei* es superior que las que se encuentra dentro del rango preferido de *I. galani*. Por ello, podemos afirmar que el hábitat actual le es más favorable a la lagartija de Bocage, más termófila, lo cual no deja entrever un futuro favorable para la lagartija leonesa en un escenario de calentamiento global.



Capítulo 6
*Iberolacerta
aurelioii:*
influencia del
viento en la
biología térmica

Resumen

Hemos estudiado la biología térmica de la lagartija pallaresa, *Iberolacerta aurelioi*, un endemismo de Pirineos que vive en poblaciones aisladas de alta montaña. Hemos evaluado la capacidad de termorregulación de esta especie en dos zonas con el protocolo de Hertz *et al.* (1993). La primera zona es un canchal orientado al sur, resguardado del viento, y colindante a una pista de esquí, en una zona con elevada presión humana. La segunda zona, Sanfons, no sufre presión humana, pero se encuentra en una cresta de montaña, expuesta a fuertes vientos. El rango de temperaturas preferidas es similar en ambas zonas, y es típico de un especialista de temperaturas bajas, como sucede en otras especies del género *Iberolacerta*. El viento es significativamente más elevado en la zona de la cresta de la montaña de Sanfons, lo que provoca una peor calidad térmica del hábitat, y un descenso significativo de la eficacia y la exactitud de termorregulación de *I. aurelioi* en esa zona, en comparación con la zona de la pista de esquí, que permanece resguardada del viento. *I. aurelioi* logra una eficacia de termorregulación de 0.83 en la zona resguardada de la pista de esquí, y tan solo de 0.74 en la zona expuesta al viento de Sanfons. Dado que la termorregulación de las lagartijas está relacionada con un mejor rendimiento fisiológico general, y, en última instancia, con la eficacia biológica de los individuos, se pone de manifiesto la importancia de considerar la calidad térmica de los hábitats que se protegen a la hora de diseñar los planes de conservación de los ectotermos amenazados. Además, la biología térmica de las lagartijas debería de tenerse en cuenta al realizar las evaluaciones de impacto ambiental de las estaciones de esquí, para que se protejan los hábitats más favorables, de manera que el impacto sobre estas especies únicas y vulnerables sea el mínimo posible.

6.1. Introducción

Dada la importancia de la temperatura en todos los aspectos de la vida de los ectotermos (Angiletta, 2009), los lugares térmicamente favorables para las especies amenazadas deberían de tenerse en cuenta de cara a la conservación de sus poblaciones. Ciertos factores abióticos pueden condicionar la actividad de los ectotermos al influir en su capacidad de termorregulación, como es el caso del viento (Scheers y Van Damme, 2002; Maia-Carneiro *et al.*, 2012; Logan *et al.*, 2015). Recientemente, se ha demostrado que el viento se relacionaba negativamente con la actividad de saurios que habitan zonas expuestas (Logan *et al.*, 2015). Por otro lado, se sabe que las alteraciones humanas asociadas al turismo, como las estaciones de esquí, afectan negativamente a los animales que habitan en ellas (Sato *et al.*, 2013). En el caso de las lagartijas de alta montaña, se han relacionado las alteraciones del hábitat debidas a estaciones de esquí con una peor condición física y un peor estado de salud (Amo *et al.*, 2007c).

Iberolacera aurelioi es una lagartija endémica de los Pirineos, restringida a las cumbres de algunos macizos (Arribas, 2004a). Uno de sus principales factores de amenaza es la pérdida y fragmentación del hábitat debido a la presencia de pistas de esquí (Arribas, 2002; Pérez-Mellado *et al.*, 2009). El objetivo del presente capítulo es evaluar la biología térmica de *I. aurelioi* en dos zonas de estudio: (1) un canchal junto a una pista de esquí, orientado al sur y resguardado del viento, con una elevada presión humana, y (2) un canchal sin perturbaciones humanas que se halla en una cresta de montaña, expuesto a fuertes vientos. De esta forma, pretendemos evaluar la influencia del viento en la biología térmica, así como resaltar la importancia en la conservación de los lugares térmicamente más favorables para esta lagartija amenazada.

6.2. Material y métodos

6.2.1. Especie y zonas de estudio

La lagartija pallaresa, *Iberolacerta aurelioi* (Arribas, 1994), es un lacértido endémico de Pirineos, con una distribución muy restringida a una serie de macizos montañosos en la comarca de Pallars (Lérida), Áriege (Francia) y el noroeste de Andorra (Arribas, 2004a). Vive en zonas de montaña entre los 2100 y los 2942 m de altitud, con pendientes generalmente orientadas hacia el sur, resguardadas del viento, y con buena insolación (Arribas, 1997, 1999, 2004a). Esta especie, junto con *I. bonnali* e *I. aranica*, pertenece al grupo “pirenaico” del género *Iberolacerta*, con una historia evolutiva diferente al resto de especies del género (Arribas, 1999; Mayer y Arribas, 2003). La diferenciación entre las tres especies del grupo pirenaico sigue siendo motivo de debate (Mayer y Arribas, 2003; Carranza *et al.*, 2004; Crochet *et al.*, 2004).

Son lagartijas insectívoras, de pequeño tamaño, cuya morfología y coloración es similar a las otras dos especies del grupo pirenaico (Arribas, 1994; Amat *et al.*, 2008). Estas lagartijas pirenaicas se caracterizan por un periodo de actividad muy corto (Arribas y Galán, 2005). En el caso de *I. aurelioi*, se han observado individuos activos a principios de junio en Andorra (Arribas, 1997), aunque la actividad posiblemente comience a finales de abril y se mantenga hasta septiembre (Arribas y Galán, 2005; Arribas, 2010). Este breve periodo de actividad anual está condicionado por la presencia de nieve el resto del año, que cubre el suelo de forma continuada durante, al menos, entre 6 y 9 meses al año (Arribas y Galán, 2005). La lagartija pallaresa, al igual que otras lagartijas del género *Iberolacerta*, selecciona sustratos de roca, y evita los sustratos herbáceos (Arribas, 2010).

El estudio de la biología térmica de *I. aurelioi* se llevó a cabo en el macizo de Comapedrosa (Parroquia de La Massana, Andorra). El macizo está en plenos Pirineos centrales y su altitud máxima es de 2942 m, siendo el pico más alto de Andorra. Hemos considerado dos zonas de estudio, una situada al final de una pista de esquí, más antropizada, y otra en la cresta de la montaña, más elevada y expuesta al viento. La zona más baja se encuentra al final de una pista de esquí del sector Pal-Arinsal de la estación de Vallnord, a 2400 m. Esta zona está sometida a una elevada presión humana, ya que hay remontes, un aparcamiento, y el final de la propia pista de esquí (Figura 6.1). En invierno, el flujo de gente a la estación de esquí es elevado (Figura 1.9). Además, en verano también sufre una gran presión, ya que hay un aparcamiento que utiliza el personal de mantenimiento de la estación, el personal del refugio de Comapedrosa, los técnicos del Parque Natural de los valles de Comapedrosa, así como un gran número de turistas de montaña. La otra zona de estudio se encuentra a 2700 m, en la cresta que une el Pico de Sanfons con el Pico de Comapedrosa. Ambas áreas pertenecen al piso bioclimático alpino, por lo que están prácticamente desprovistas de vegetación y el sustrato está formado por canchales de pizarra (Nicolau y Baró, 2009; Figura 6.1).

6.2.2. Obtención de datos de biología térmica

6.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)

El estudio de temperaturas corporales se llevó a cabo en las dos zonas de estudio, cercanas al pico de Comapedrosa (Parroquia de La Massana, Andorra), a finales de junio de 2012. Las temperaturas corporales se midieron dentro del

periodo de actividad diario de las lagartijas, entre las 0900 y las 1600 GMT, de forma simultánea al registro de temperaturas operativas. Durante este periodo, se midieron 37 individuos adultos de *I. aurelioi*, 19 en la zona de la pista de esquí (11 machos y 8 hembras) y 18 en la zona de Sanfons (9 machos y 9 hembras). También se midieron las temperaturas del sustrato y del aire en el momento y lugar de la captura para ambas especies, así como los datos adicionales que se especifican en el Capítulo 2.



Figura 6.1. En la imagen superior izquierda se ve uno de los ejemplares de *Iberolacerta aurelioi* que se estudió en el presente trabajo. En la imagen superior derecha se observa la zona de estudio más elevada, a 2700 m, en la cresta que une el Pico de Sanfons con el Pico de Comapedrosa (La Massana, Andorra). En la imagen inferior se observa la zona de estudio más baja, a 2400 m, en una pista de esquí del sector Pal-Arinsal de la estación de Vallnord (La Massana, Andorra).

6.2.2.2. Temperaturas operativas (T_e)

El registro de temperaturas operativas se realizó en las mismas zonas y de manera simultánea a la toma de temperaturas corporales, durante todo el periodo de actividad de las lagartijas. Se obtuvieron un total de 2686 T_e de la zona de la pista de esquí y 2439 T_e de la zona de Sanfons, en los microhábitats disponibles para las lagartijas, que fueron replicados por completo para ambas zonas de estudio. Ver más detalles en el Capítulo 2.

6.2.2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)

Para obtener las temperaturas seleccionadas de *I. aurelioi*, se capturaron 24 individuos adultos (12 machos y 12 hembras) en ambas zonas de estudio en junio de 2012. El estudio en gradiente térmico se realizó entre las 0900 y las 1600 GMT, que equivale al periodo de actividad observado en los individuos en el campo. Se obtuvieron un total de 157 valores de temperaturas seleccionadas en gradiente térmico (T_{set}), de las que obtuvimos el 50% de los valores centrales como rango de temperaturas preferidas (PTR) o rango *set-point* (Hertz *et al.*, 1993). Ver más detalles en el Capítulo 2.

6.2.2.2. Heterogeneidad del hábitat

Para cuantificar la heterogeneidad espacial del hábitat, se realizaron 7 transectos lineales en la zona de la pista de esquí, y 10 en la zona de Sanfons, todos ellos de 25 m de longitud. Además, se cuantificó la heterogeneidad térmica del hábitat como la desviación típica de las medias de temperatura de los *data logger* (ver más detalles en el Capítulo 2).

6.2.3. Análisis de datos

Se calcularon la eficacia de termorregulación (E) y los índices de calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) y de exactitud de termorregulación (\bar{d}_b) para *I. aurelioi* en ambas zonas de estudio (ver detalles en el Capítulo 2). Los análisis estadísticos se realizaron mediante pruebas paramétricas si se cumplían las condiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas, y mediante pruebas no paramétricas cuando no era así (Sokal y Rohlf, 1995; Crawley, 2007). Las comparaciones pareadas *a posteriori* del test de Kruskal-Wallis, llamadas pruebas de Nemenyi, se realizaron con el paquete PMCMR (Pohlert, 2014) de R, version 3.1.3 (R Core Team, 2015). Ver más detalles en el Capítulo 2.

Para estudiar el efecto del viento sobre la temperatura corporal de las lagartijas, hemos realizado un modelo lineal generalizado (GLM) con errores normales (Crawley, 2007). Hemos considerado la velocidad del viento, la zona de estudio, la temperatura del sustrato y la temperatura del aire como posibles variables explicativas, y la temperatura corporal como variable respuesta. Primero hemos considerado el modelo saturado, con todas las variables explicativas y sus interacciones sobre la temperatura corporal. Luego hemos eliminado paso a paso las variables o interacciones no significativas ($p > 0.05$), de manera consecutiva, siguiendo el criterio de información de Akaike (AIC, de sus siglas en inglés; ver Burnham and Anderson, 2004). De esta manera, hemos obtenido el modelo adecuado más sencillo que explique la temperatura corporal de *I. aurelioi*. Para cada modelo, hemos evaluado la dispersión de los datos y la distribución de los residuales (Crawley, 2007).

6.3. Resultados

El tamaño corporal medio de los individuos de *I. aurelioi* estudiados es de 53.14 ± 0.70 mm (LCC media \pm SE, $N = 27$), sin diferencias significativas entre sexos (machos: 52.91 ± 0.99 mm, $N = 14$; hembras: 53.40 ± 1.02 mm, $N = 13$; ANOVA de una vía, $F_{1,25} = 0.121$, $p = 0.731$) ni entre zonas (pista de esquí: 52.88 ± 0.92 mm, $N = 15$; Sanfons: 53.47 ± 1.10 mm, $N = 12$; ANOVA de una vía, $F_{1,25} = 0.174$, $p = 0.680$). El peso medio es de 2.96 ± 0.11 g ($N = 27$), también sin diferencias entre sexos (machos: 2.89 ± 0.10 g, $N = 14$; hembras: 3.04 ± 0.20 g, $N = 13$; test U de Mann-Whitney, $U = 84.50$, $p = 0.756$) ni zonas (pista de esquí: 2.82 ± 0.12 g, $N = 15$; Sanfons: 3.14 ± 0.19 g, $N = 12$; ANOVA de una vía, $F_{1,25} = 2.296$, $p = 0.142$). La condición física, calculada como los residuales de la regresión la LCC sobre la masa corporal (Schulte-Hostedde *et al.*, 2005), es similar en ambas zonas (esquí: -0.120 ± 0.10 , $N = 15$; Sanfons: 0.15 ± 0.13 , $N = 12$; ANOVA de una vía, $F_{1,25} = 2.686$, $p = 0.114$; Figura 6.2).

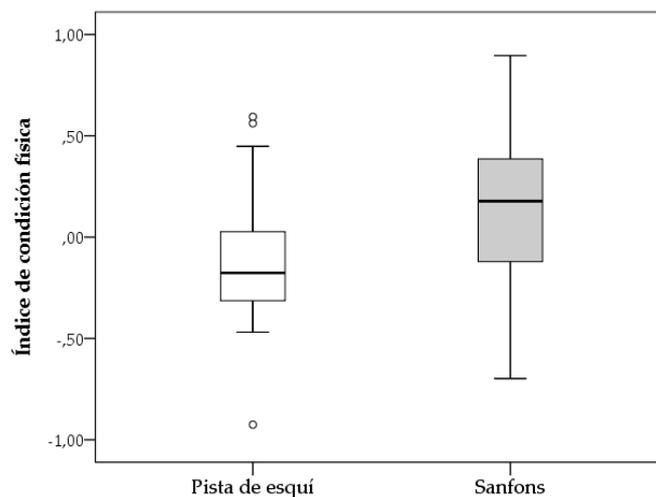


Figura 6.2. Box plot del índice de condición física. No existen diferencias significativas para ambas zonas, aunque la media es ligeramente inferior para la zona de la pista de esquí.

Las temperaturas seleccionadas en gradiente térmico son similares para machos y hembras (machos: $\bar{T}_{set} = 31.46 \pm 0.06$ °C, $N = 40$; hembras: $\bar{T}_{set} = 31.36 \pm 0.06$ °C, $N = 46$; ANOVA de una vía, $F_{1, 84} = 1.394$, $p = 0.241$). Además, las temperaturas seleccionadas son también similares en ambas zonas de estudio (test U de Mann-Whitney, $U = 510.50$, $p = 0.878$, $N = 86$), por lo que usaremos un único rango de temperaturas preferidas (PTR) para *I. aurelioi*, entre 30.75 y 32.00 °C.

Las temperaturas corporales de *I. aurelioi* en Andorra son similares para ambos sexos (machos: $\bar{T}_b = 29.67 \pm 0.65$ °C, $N = 19$; hembras: $\bar{T}_b = 29.92 \pm 0.66$ °C, $N = 17$; ANOVA de una vía, $F_{1, 34} = 0.069$, $p = 0.794$). Por lo tanto, agruparemos ambos sexos para sucesivos análisis. Sin embargo, las temperaturas corporales son significativamente más elevadas en la zona de la pista de esquí que en la zona de Sanfons (ANOVA de una vía, $F_{1, 34} = 7.729$, $p = 0.009$). Por otro lado, las temperaturas del aire son similares en ambas zonas (test U de Mann-Whitney, $U = 118.0$, $p = 0.375$), mientras que las temperaturas del sustrato son significativamente más elevadas en la zona de las pistas de esquí que en la zona de Sanfons (test U de Mann-Whitney, $U = 17.50$, $p < 0.0001$; Tabla 6.1).

La correlación entre la temperatura corporal y la temperatura del aire es marginalmente significativa en la zona de la pista de esquí ($r = -0.382$, $p = 0.065$, $N = 17$) y no es significativamente diferente de cero en la zona de Sanfons ($r = -0.147$, $p = 0.287$, $N = 17$). Por el contrario, la correlación entre las temperaturas corporales y las del sustrato no es significativamente diferente de cero en la zona de la pista de esquí ($r = 0.277$, $p = 0.141$, $N = 17$) y sí lo es en la zona de Sanfons ($r = 0.635$, $p = 0.003$, $N = 17$). La relación lineal entre T_b y T_a (pista de esquí: $T_b = 44.67 - 0.53 * T_a$, coeficiente de regresión con $p = 0.131$, $R^2 = 0.146$, $N = 17$; Sanfons: $T_b = 31.00 - 0.09 * T_a$, coeficiente de regresión con $p = 0.574$, $R^2 = 0.022$, $N = 17$) y entre T_b y T_s (pista de esquí: $T_b = 25.30 + 0.16 * T_s$, coeficiente de regresión con $p = 0.282$, $R^2 = 0.077$, $N = 17$; Sanfons: $T_b = 4.36 + 0.84 * T_s$,

coeficiente de regresión con $p = 0.006$, $R^2 = 0.404$, $N = 17$) muestra una tendencia opuesta (Figura 6.3).

Tabla 6.1. Temperaturas corporales y ambientales de *Iberolacerta aurelioi* en las dos zonas de estudio de Andorra. Temperatura media ($^{\circ}\text{C}$) \pm SE (N).

	Pista de esquí	Sanfons
Temperatura corporal	30.95 ± 0.53 (19)	28.63 ± 0.64 (18)
Temperatura del aire	25.92 ± 0.40 (17)	24.29 ± 1.06 (17)
Temperatura del sustrato	34.84 ± 0.94 (17)	29.12 ± 0.50 (17)

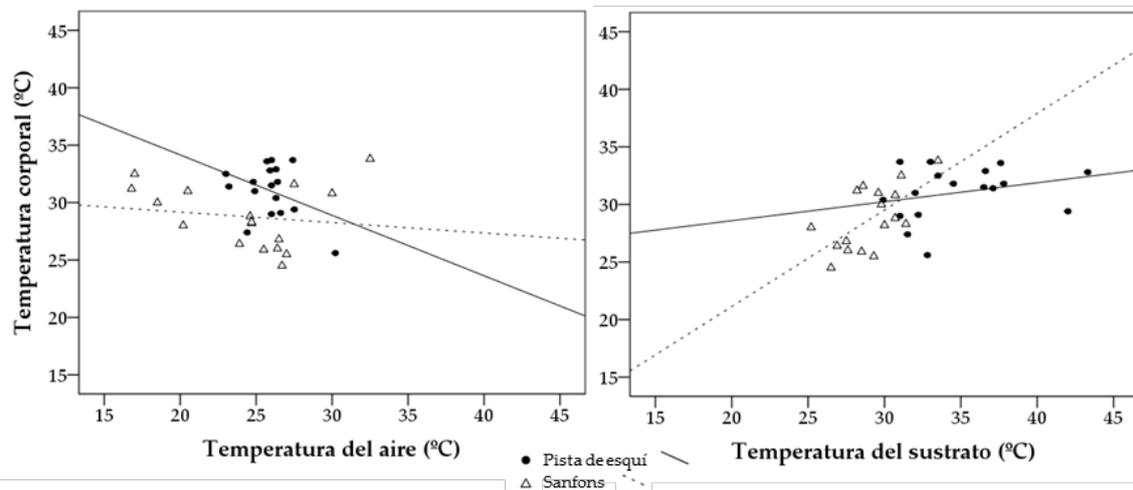


Figura 6.3. Modelos de regresión lineal simple entre las temperaturas corporales (T_b) con respecto a las temperaturas del aire (T_a) y las del sustrato (T_s) para los datos de *Iberolacerta aurelioi* de las dos zonas de estudio.

La velocidad del viento es mayor en la zona de la cresta de la montaña de Sanfons que en la zona resguardada de la pista de esquí (pista de esquí: $0.71 \pm 0.18 \text{ ms}^{-1}$, $N = 19$; Sanfons: $1.73 \pm 0.26 \text{ ms}^{-1}$, $N = 18$; ANOVA de una vía, $F_{1, 35} = 10.634$, $p = 0.002$; Figura 6.4 y Figura 6.5). Además, el GLM indica que el viento tiene un efecto significativo sobre la temperatura corporal, de forma que cuanto más fuerte es el viento menor es la temperatura corporal de las lagartijas. Sin embargo, este efecto del viento es diferente en las dos zonas de estudio, siendo

mayor en Sanfons que en la zona de la pista de esquí (Tabla 6.2). A su vez, la temperatura del sustrato tiene un efecto marginalmente significativo sobre la temperatura corporal de las lagartijas. No obstante, el efecto de la temperatura del sustrato sobre la temperatura corporal es significativamente diferente dependiendo de la zona de estudio (Tabla 6.2). Por lo tanto, las dos interacciones significativas del GLM indican que el viento actúa potenciando el enfriamiento de los sustratos, que a su vez potencia la disminución de la temperatura corporal a medida que sopla con más fuerza (Tabla 6.2 y Figura 6.4).

Tabla 6.2. Resultados del GLM más sencillo para explicar la temperatura corporal de *Iberolacerta aurelioi*, con el menor número de términos significativos.

	Coefficiente	SE	t	p
Intercepto	25.1560	4.1469	6.066	<0.0005
Zona Sanfons	-17.6528	8.1912	-2.155	0.0399
Viento	-3.1786	0.8134	-3.908	0.0005
Temperatura del sustrato	0.2175	0.1191	1.826	0.0785
Zona Sanfons : viento	2.7598	0.8971	3.077	0.0046
Zona Santons : temperatura del sustrato	0.5390	0.2622	2.055	0.0493

Deviance residual: 93.989, con 28 grados de libertad. *AIC* = 145.06, menor que el *AIC* de los modelos más complejos. Residuales distribuidos normalmente, test de Shapiro-Wilk ($W = 0.9802$, $p = 0.7777$).

Tabla 6.3. Temperaturas operativas de los diferentes microhábitats en las dos zonas de estudio de Andorra. Temperatura media (°C) \pm SE (N).

	Pista de esquí	Sanfons	Comparación
Roca este	32.53 \pm 0.46 (242)	23.06 \pm 0.37 (243)	$U = 9454.00$, $p < 0.0001$
Roca plana	31.50 \pm 0.23 (1455)	22.25 \pm 0.25 (1221)	$U = 387081.00$, $p < 0.0001$
Bajo roca	29.80 \pm 0.35 (496)	22.84 \pm 0.36 (486)	$U = 65461.00$, $p < 0.0001$
Hierba	33.10 \pm 0.68 (493)	21.45 \pm 0.40 (484)	$U = 62482.00$, $p < 0.0001$
Total	31.57 \pm 0.19 (2686)	22.28 \pm 0.17 (2439)	

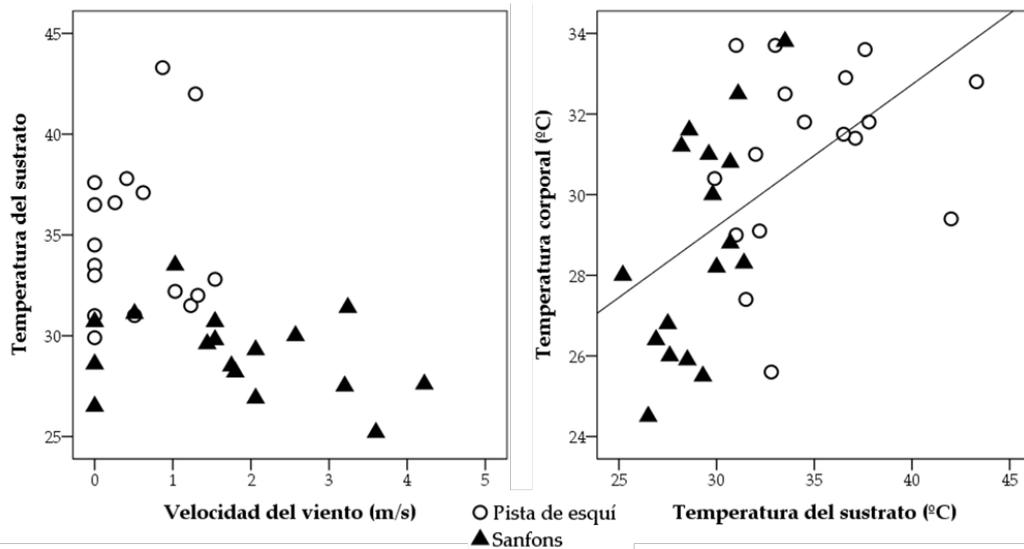


Figura 6.4. En el gráfico de la izquierda podemos ver cómo la mayor velocidad del viento de la zona de Sanfons repercute en una temperatura del sustrato más baja que en la zona de la pista de esquí, más resguardada del viento. En el gráfico de la derecha se observa cómo en la zona de Sanfons las temperaturas del sustrato son más bajas que en la zona de la pista de esquí, lo que conlleva temperaturas corporales más bajas en las lagartijas. De esta forma, se puede visualizar el efecto del viento en las temperaturas corporales de *Iberolacerta aurelioi*, que se potencia cuando la intensidad del viento es tal que enfría las rocas sobre las que se termorregulan las lagartijas.

Como era de esperar, las temperaturas operativas son significativamente más elevadas en la zona de la pista de esquí que en la zona de Sanfons, en los cuatro microhábitats estudiados (Tabla 6.3 y Figura 6.5).

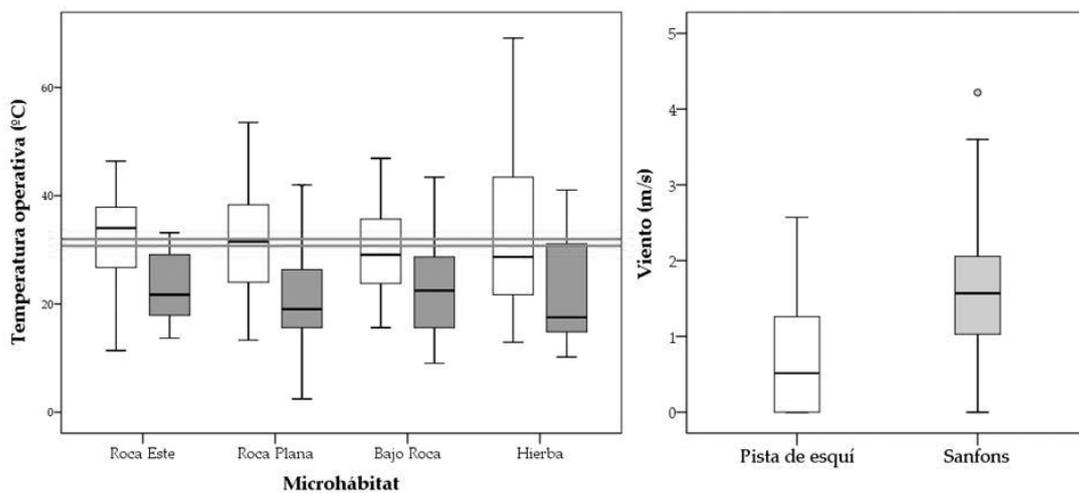


Figura 6.5. En blanco están los microhábitats de la zona de la pista de esquí (2400 m), mientras que en gris aparecen los microhábitats de la zona de Sanfons (2700 m). Las líneas horizontales continuas corresponden al 50% PTR de *Iberolacerta aurelioi* (30.75 - 32.00 °C).

En la Figura 6.5 se observa que los cuatro microhábitats estudiados alcanzan temperaturas óptimas para la termorregulación de *I. aurelioi* en la zona de la pista de esquí, pero subóptimas en la zona expuesta al viento de Sanfons. Para la zona de la pista de esquí, las temperaturas operativas varían significativamente a lo largo del día (test de Kruskal-Wallis, $H = 1293.75$, $gl = 10$, $p < 0.0001$). Para la zona de Sanfons también varían en los diferentes segmentos horarios (test de Kruskal-Wallis, $H = 1169.59$, $gl = 10$, $p < 0.0001$). Sin embargo, las T_e de la zona de esquí son siempre más elevadas que las de Sanfons (Figura 6.6). Así, en la zona de la pista de esquí hay una mayor proporción de T_e superiores al rango de temperaturas preferidas (PTR) de *I. aurelioi*, mientras que en la zona de Sanfons hay una mayor proporción de T_e inferiores al PTR ($\chi^2 = 628.287$, $gl = 2$, $p < 0.0001$; Tabla 6.4 y Figura 6.6).

Tabla 6.4. Porcentaje de temperaturas operativas que caen dentro del PTR de *Iberolacerta aurelioi* (30.75-32.00 °C), o que son inferiores o superiores, dentro de cada una de las zonas de estudio.

	Pista de esquí	Sanfons
Inferiores	1376 (51.2%)	2051 (84.1%)
Favorables	136 (5.1%)	61 (2.5%)
Superiores	1173 (43.7%)	327 (13.4%)

El índice de calidad térmica del hábitat es significativamente menor en la zona de la pista de esquí que en la zona de Sanfons (ANOVA de una vía, $F_{1, 198} = 2630.21$, $p < 0.0001$). El índice de exactitud de termorregulación es significativamente menor para la zona de la pista de esquí (test U de Mann-Whitney, $U = 65.50$, $p < 0.0001$). La eficacia de termorregulación es significativamente superior para las lagartijas de la zona de la pista de esquí que las de Sanfons (test U de Mann-Whitney, $U = 686.00$, $p < 0.0001$, Tabla 6.5, Figura 6.8 y Figura 6.9).

Tabla 6.5. Índices de termorregulación de *Iberolacerta aurelioi* en las dos zonas de estudio de Andorra.

	Pista de esquí	Sanfons
\bar{d}_e	7.44 ± 0.36 °C	10.15 ± 0.39 °C
\bar{d}_b	1.23 ± 0.06 °C	2.63 ± 0.05 °C
\bar{E}	0.83 ± 0.004	0.74 ± 0.005

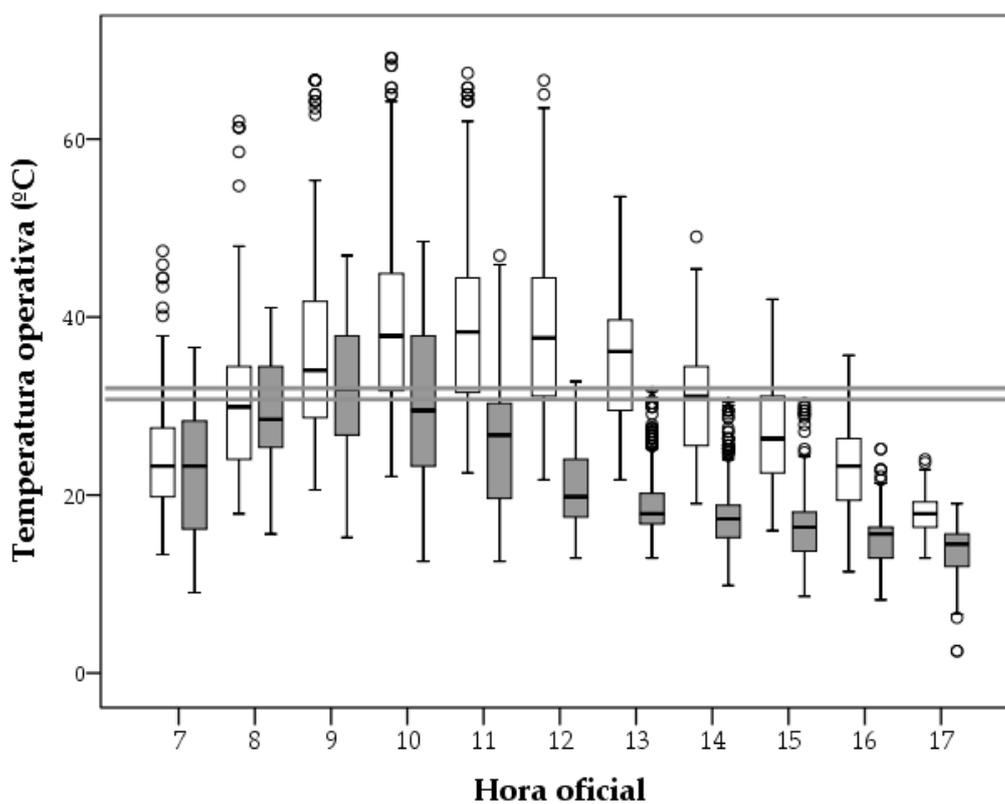


Figura 6.6. En blanco están las T_e de cada segmento horario de la zona de la pista de esquí (2400 m), mientras que en gris aparecen las T_e de cada segmento horario de la zona de Sanfons (2700 m). Las líneas horizontales continuas corresponden al 50% PTR de *Iberolacerta aurelioi* (30.75 - 32.00 °C).

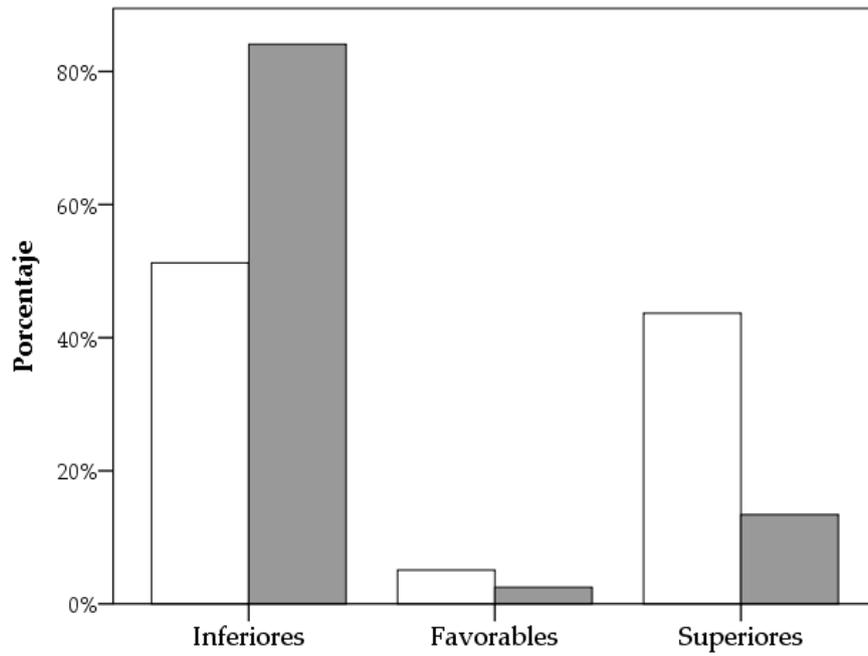


Figura 6.7. Porcentaje de temperaturas operativas que caen por debajo (inferiores), dentro (favorables), o por encima (superiores) al PTR de *Iberolacerta aurelioi* (30.75-32.00 °C) en ambas zonas de estudio. Las barras blancas representan la zona de la pista de esquí y las grises la zona de Sanfons.

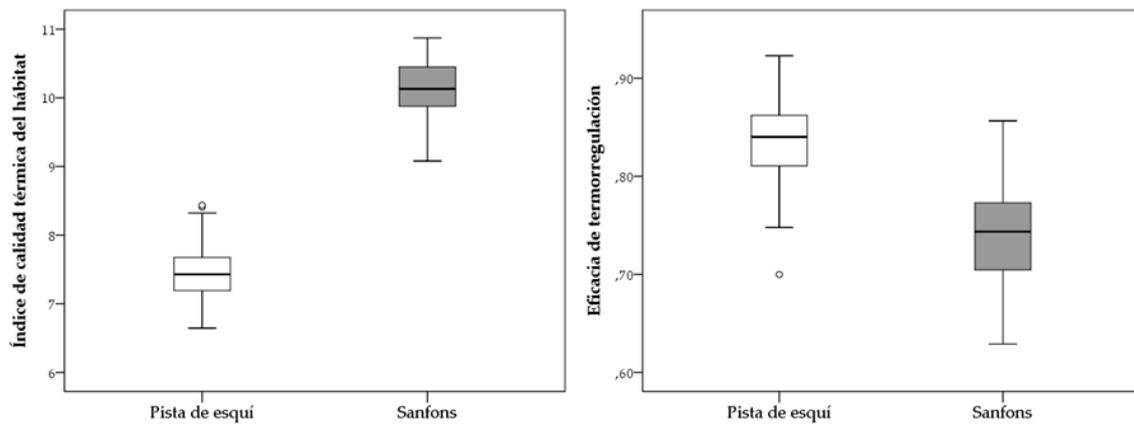


Figura 6.8. Índice de calidad térmica del hábitat y eficacia de termorregulación de *Iberolacerta aurelioi* en las dos zonas de estudio de Andorra.

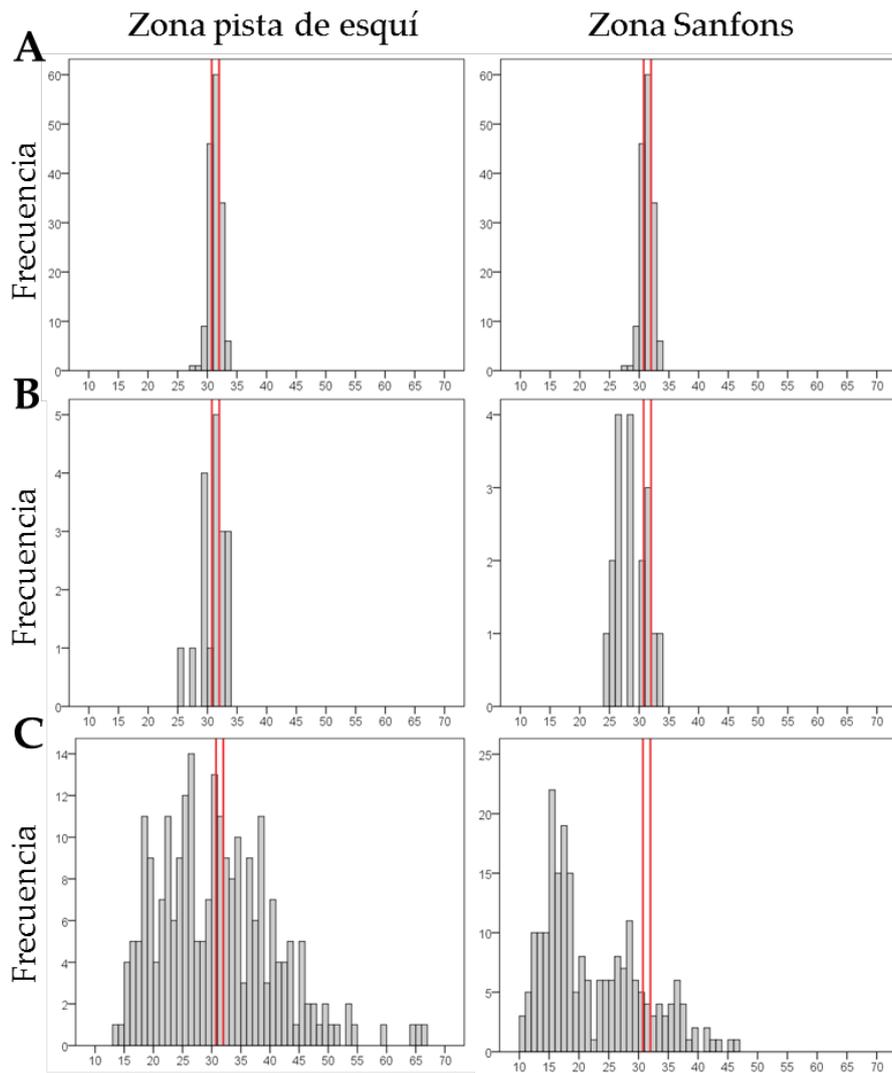


Figura 6.9. Temperaturas de *Iberolacerta aurelioi* en las dos zonas de estudio de Andorra: (A) temperaturas seleccionadas en gradiente térmico de laboratorio, (B) temperaturas corporales de actividad, (C) temperaturas operativas. Las líneas rojas definen el 50% PTR de *I. aurelioi* (30.75.9-32.00 °C).

La composición de las dos zonas en cuanto a los microhábitats que las forman es similar (Tabla 6.6). Además, la distancia media al refugio potencial más cercano para las lagartijas también es similar en ambas zonas (pista de esquí: 6.79 ± 1.35 cm, $N = 14$; Sanfons: 5.38 ± 1.05 cm, $N = 13$; ANOVA de una vía, $F_{1, 25} = 0.657$, $p = 0.425$). Por último, la heterogeneidad térmica del hábitat también es similar en ambas zonas (pista de esquí: 5.26 °C, $N = 11$; Sanfons: 3.42 °C, $N = 10$; test de Levene, $F = 1.774$, $p = 0.199$).

Tabla 6.6. Estructura del hábitat de *Iberolacerta aurelioi* en Andorra, para las dos zonas de estudio. Se da el % medio de los transectos realizados en la zona (SE), tanto de la cobertura como de la frecuencia de aparición de cada tipo de microhábitat, para ambas zonas. En la zona de la pista de esquí se realizaron 7 transectos y en la zona de Sanfons se realizaron 10 transectos.

	Losa	Rocas grandes	Rocas pequeñas	Grava	Tierra	Herbáceas altas	Hierba baja	Arbustos
Pista de esquí								
Cobertura	1.03%	5.31%	27.60%	42.83%	1.37%	14.11%	8.34%	0
	(0.40)	(1.24)	(5.77)	(5.21)	(0.34)	(5.38)	(2.44)	
Frecuencia	1.46%	6.80%	24.58%	39.16%	3.51%	14.69%	9.80%	0
	(0.44)	(1.70)	(3.47)	(3.58)	(1.08)	(4.36)	(2.76)	
Zona Sanfons								
Cobertura	4.76%	22.32%	27.28%	18.76%	5.32%	7.64%	13.24%	0.68%
	(0.95)	(2.99)	(3.83)	(4.24)	(3.30)	(3.97)	(2.02)	(0.46)
Frecuencia	8.62%	17.58%	23.10%	20.00%	5.12%	4.41%	20.69%	0.46%
	(1.76)	(2.41)	(1.92)	(3.55)	(1.72)	(1.24)	(1.94)	(0.33)

6.4. Discusión

De acuerdo con los resultados obtenidos, el estado de condición física de los individuos de *I. aurelioi* es similar en ambas zonas de estudio. La zona de la pista de esquí es un pequeño canchal, aislado de otros por la propia pista, que actuaría de barrera, evitando una posible dispersión de las lagartijas (Amo *et al.*, 2007c; Sato *et al.*, 2014a), por lo que la población allí asentada estaría aislada de otras poblaciones naturales. Además, este canchal es la zona de aparcamiento de los trabajadores del Parque natural de los valles del Comapedrosa y del personal de mantenimiento de la estación de esquí de Pal-Arinsal Vallnord durante el verano, así como zona de paso de un elevado número de turistas, por lo que presenta un alto grado de influencia humana. Por otro lado, la población de *I. aurelioi* de la cresta de Sanfons está muy expuesta al viento, lo que le afecta significativamente en su termorregulación. En definitiva, es posible que

ninguna de las dos poblaciones estudiadas tengan un estado de condición óptimo, debido a que a la población de la pista de esquí esté afectada por la presión humana y la de la cresta de Sanfons esté afectada por la gran exposición al viento, y los posibles efectos de la influencia humana y del viento sobre la condición física se estén enmascarando. En *Iberolacerta cyreni*, se ha encontrado que la presión humana asociada a las actividades de esquí afecta negativamente a la condición física y al estado de salud de las lagartijas (Amo *et al.* 2007c), de forma similar que sucede en otras especies con la presión humana asociada al turismo (Amo *et al.*, 2006; Garrido y Pérez-Mellado, 2015).

El rango de temperaturas preferidas de *I. aurelioi* es de 30.75 a 32.00 °C, sin diferencias entre sexos o zonas. Así, la lagartija pallaresa es una especialista adaptada al frío, como las otras especies estudiadas del género *Iberolacerta* (Martín y Salvador, 1993; Aguado y Braña, 2014; Žagar *et al.*, 2015). La eficacia de termorregulación de *I. aurelioi* decae significativamente en zonas expuestas al viento. En la zona de la pista de esquí, un canchal orientado al sur y resguardado del viento, *I. aurelioi* logra una eficacia de 0.83, con un viento medio de 0.71 ms⁻¹; mientras que la eficacia de termorregulación decae hasta 0.74 en la zona de la cresta de Sanfons, con un viento medio de 1.73 ms⁻¹. En la zona de Sanfons la calidad térmica del hábitat es significativamente inferior a la de la zona de la pista de esquí. Las temperaturas operativas son significativamente inferiores en la zona de Sanfons que en la zona de la pista de esquí para todos los microhábitats replicados. Además, la proporción de temperaturas operativas subóptimas para la termorregulación de *I. aurelioi* es mayor en la zona de Sanfons que en la zona de la pista de esquí. Sin embargo, otras características son similares entre ambas zonas, como la distancia al refugio más próximo, el mosaico de microhábitats que conforma la zona, así como la propia heterogeneidad térmica del lugar. La diferencia es que el fuerte viento que se experimenta en la cresta de la montaña reduce las temperaturas

operativas disponibles, así como las temperaturas corporales de *I. aurelioi*. Esto es así hasta el punto de que las lagartijas prácticamente no disponen de microhábitats favorables para desarrollar una actividad vespertina en la zona de Sanfons (Figura 6.6). A pesar de esas condiciones subóptimas vespertinas sí se observan algunas lagartijas por la tarde en Sanfons, pero su termorregulación no es buena, por lo que los beneficios energéticos obtenidos serían claramente menores (Huey y Slatkin, 1976; Angilletta, 2009). La importancia del viento ha sido poco estudiada, pero en los estudios disponibles es un factor determinante a la hora de disminuir la actividad de las lagartijas que viven en zonas abiertas (Maia-Carneiro *et al.*, 2012; Logan *et al.*, 2015).

Tanto las temperaturas corporales de *I. aurelioi*, como las temperaturas del aire y del sustrato del presente estudio, son mayores que las encontradas anteriormente por Arribas (2010) en el Estany de Sotllo (Lérida) a 2200-2450 m, incluso las de la zona de la cresta de la montaña expuesta al fuerte viento. En este estudio (Arribas, 2010) no se tuvieron en cuenta las velocidades del viento ni se describió la exposición de las zonas, por lo que no podemos concretar el motivo de tales diferencias. Nuestros resultados, estudiando la biología térmica de dos poblaciones con el protocolo de Hertz *et al.* (1993) indican que *I. aurelioi* es una especie con una gran precisión de termorregulación, 1.25 °C, y una buena exactitud de termorregulación, entre 1.23 °C en la zona resguardada y 2.63 °C en la zona expuesta al viento, así como una termorreguladora eficaz, incluso bajo condiciones notablemente desfavorables (ver más arriba). Esto contrasta con lo encontrado en el estudio previo (Arribas, 2010) que estableció que *I. aurelioi* es un termorregulador poco preciso, más bien termoconforme.

Iberolacerta aurelioi es una especie en peligro, siendo una de sus principales amenazas la destrucción de hábitat por construcción de pistas de esquí (Arribas, 2002; Pérez-Mellado *et al.*, 2009). Para la construcción y mantenimiento de las pistas de esquí, generalmente se retiran las grandes

piedras y se corta la hierba de la zona de la pista, para que la nieve compacte adecuadamente, lo cual provoca una simplificación del hábitat, que conlleva efectos negativos en la fauna (Sato *et al.*, 2013; Sato *et al.* 2014a, 2014b). Se ha documentado que la lagartija pallaresa selecciona negativamente las zonas de hierba (Arribas, 2010), por lo que podría estar evitando las pistas de esquí de Andorra. Además, los estudios con otras especies señalan que las lagartijas tienden a evitar las zonas herbáceas homogéneas de las pistas de esquí, probablemente, entre otros factores, porque su uso les supone una pérdida de condición física y una disminución de la capacidad de respuesta inmune (Amo *et al.*, 2007c; Sato *et al.* 2014a). En los días de trabajo de campo en la zona, no se observó ningún ejemplar de *I. aurelioi* por la zona de la propia pista de esquí, a pesar de recorrerla en numerosas ocasiones. Por lo tanto, parece ser que la zona estudiada es una pequeña isla, rodeada de terrenos desfavorables para *I. aurelioi*. Sin embargo, este pequeño canchal está en una ladera orientada al sur y resguardada del viento, lo que proporciona unas condiciones idóneas para la termorregulación de la lagartija pallaresa, como demuestran nuestros resultados. Por el contrario, la zona de Sanfons, constantemente expuesta al viento, proporciona un hábitat subóptimo para la termorregulación de *I. aurelioi*, lo que se ve reflejado en la eficacia de termorregulación de la población, que decrece significativamente y puede afectar a al rendimiento y, en última instancia, a la eficacia biológica de la población. Por lo tanto, a la hora de plantear las estrategias de conservación de estas especies amenazadas sería muy importante tener en cuenta la calidad térmica de las áreas a conservar. Las pequeñas diferencias en factores abióticos del hábitat como el viento pueden suponer una gran diferencia para las poblaciones de ectotermos (Ortega *et al.* 2014; Logan *et al.*, 2015), de modo que es una característica que habría que tener en cuenta al realizar los estudios de impacto ambiental de las pistas de esquí para proteger a especies endémicas amenazadas como *I. aurelioi*.

Sin embargo, conviene recordar que estas circunstancias de termorregulación de *I. aurelioi* se dan bajo las condiciones climáticas actuales. Así, es posible que el efecto refrigerante del viento en la zona de la cresta de la montaña, que ahora dificulta la termorregulación de la lagartija pallaresa, sea beneficioso en un futuro de calentamiento global. Las lagartijas de alta montaña, como especialistas en bajas temperaturas, son unos de los organismos más vulnerables ante el calentamiento global (Huey *et al.*, 2012). Por lo tanto, conviene también pensar en el potencial de las crestas de montaña expuestas al viento como futuros relictos de hábitat de temperaturas bajas o refugios climáticos (ver una explicación más amplia en el Capítulo 9).



Capítulo 7
Biología térmica
de *Iberolacerta*
bonnali en un
circo glaciar
protegido

Resumen

En este capítulo hemos estudiado la biología térmica de la lagartija pirenaica, *Iberolacerta bonnali*, en el Circo de Cotatuero (Torla, Huesca), dentro del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, a 2200 m de altitud. Los resultados indican que es una lagartija especialista en bajas temperaturas, al igual que las otras especies estudiadas del género *Iberolacerta*. Sin embargo, su rango de temperaturas preferidas (29.20-32.77 °C) tiene una amplitud de 3.57 °C, el doble de amplio que el resto de especies del género. La zona del Circo de Cotatuero está formada por un mosaico de microhábitats que ofrecen diferentes temperaturas operativas, de forma que la lagartija pirenaica tiene la oportunidad de elegir microhábitats térmicamente favorables a lo largo de todo su periodo de actividad. Así, a través de una termorregulación cuidadosa, *I. bonnali* alcanza una eficacia térmica de 0.95, lo que la convierte en la más alta descrita en familia Lacertidae hasta la fecha. Dado que la lagartija pirenaica es la *Iberolacerta* con la distribución más amplia de Pirineos, que además posee un rango de temperaturas preferidas más amplio que las otras especies, y que es una termorreguladora excelente, su vulnerabilidad frente al cambio climático podría ser menor. Este estudio se ha realizado en un área protegida y poco accesible a la gran cantidad de turistas que visitan el Parque Nacional, por lo que destacamos la importancia de la conservación de estos ambientes heterogéneos para garantizar la adecuada termorregulación de las lagartijas pirenaicas. Se trata de un factor importante para evitar su extinción.

7.1. Introducción

Existen dos estudios previos en los que se ha abordado la termorregulación de la lagartija pirenaica. En el primero (Martínez-Rica, 1977) se llegó a la conclusión de que probablemente *I. bonnali* carecía de los mecanismos necesarios para la regulación de su temperatura corporal, presentes en el resto de lacértidos. En el segundo (Arribas, 2009), se han medido temperaturas de campo, pero no se ha estudiado la termorregulación de la especie a través de los índices que comparan las temperaturas corporales con las temperaturas preferidas en gradiente térmico y con las temperaturas operativas como hipótesis nula de termorregulación. En el presente capítulo estudiamos la termorregulación de la lagartija pirenaica, *I. bonnali*, mediante el protocolo de Hertz *et al.* (1993). El objetivo es evaluar la precisión de termorregulación, la calidad térmica del hábitat y la exactitud y eficacia de termorregulación de *I. bonnali*. Así, además de conocer la termorregulación de la especie, podremos comprobar o refutar la controvertida hipótesis del termoconformismo de esta especie, que sería un caso único entre los reptiles (Martínez-Rica, 1977).

7.2. Material y métodos

7.2.1. Especie y zona de estudio

La lagartija pirenaica, *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927), es endémica de Pirineos, con una distribución fragmentada pero más amplia que las otras dos

especies pirenaicas del género *Iberolacerta*. Su distribución queda comprendida entre el macizo de Arriel (Huesca) por el este y el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (Lérida) por el oeste, el Port de Filià (Lérida) por el sur y el Lac Bleu (Bigorre, Francia) por el norte, entre los 1550 m y los 3062 m (Arribas, 2004b; Arribas, 2009). Esta especie, junto con *I. aurelioi* e *I. aranica*, pertenece al “grupo pirenaico” del género *Iberolacerta*, con una historia evolutiva diferente al resto de especies del género (Arribas, 1999; Mayer y Arribas, 2003). La diferenciación entre las tres especies del grupo pirenaico sigue siendo tema de debate (Mayer y Arribas, 2003; Carranza *et al.*, 2004; Crochet *et al.*, 2004).



Figura 7.1. Arriba a la izquierda se observa individuo adulto de *Iberolacerta bonnali*. En la imagen de la derecha y en la de abajo a la izquierda se aprecia el hábitat del Circo de Cotatuero (Torla, Huesca), a 2200 m, un circo glaciar atravesado por un arroyo que forma cascadas, que proporciona un hábitat húmedo y heterogéneo para las lagartijas.

Son lagartijas insectívoras, de pequeño tamaño, cuya morfología y coloración es similar a las otras dos especies del “grupo pirenaico” (Arribas, 1994). Al igual que las otras especies del género, *I. bonnali* está sometida a un

periodo de actividad muy corto debido a la nieve que cubre su hábitat durante la mayor parte del año (Martínez-Rica, 1977; Arribas, 2009; Arribas, 2010).

El estudio de la biología térmica de *I. bonnali* se llevó a cabo en el Circo de Cotatuero (Torla, Huesca), en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, que se encuentra en la vertiente sur de los Pirineos centrales. La zona de estudio se encuentra a 2200 m, y está formada por varias terrazas de deshielo con praderas y grandes rocas calcáreas, atravesada por un afluente del río Araza, que forma numerosas cascadas (Figura 7.1). Es una zona bien conservada, ya que su acceso está restringido por un difícil paso de montaña a través de una vía *ferrata*, de forma que tiene muchos menos visitantes que el resto del Parque Nacional. Además, el Circo de Cotatuero está incluido en cuatro figuras de protección: Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, Zona Núcleo de Reserva de la Biosfera Ordesa-Viñamala, LIC Ordesa-Monte Perdido, y Patrimonio de la Humanidad.

7.2.2. Obtención de los datos de biología térmica

7.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)

El estudio de temperaturas corporales de *I. bonnali* se llevó a cabo en agosto de 2013. Las temperaturas corporales se midieron dentro del periodo de actividad diario de las lagartijas, entre las 0700 y las 1600 GMT, de forma simultánea al registro de temperaturas operativas. Durante este periodo, se midieron 46 individuos adultos de *I. bonnali*, 23 machos y 23 hembras. También se midieron las temperaturas del sustrato y del aire en el momento y lugar de la captura, así como los datos adicionales que se especifican en el Capítulo 2.

7.2.2.2. Temperaturas operativas (T_e)

El registro de temperaturas operativas se realizó en la misma zona y de manera simultánea a la toma de temperaturas corporales, durante todo el periodo de actividad de las lagartijas. Se obtuvieron un total de 7808 registros de T_e en los microhábitats disponibles para las lagartijas: (1) *bajo roca*, (2) *roca plana en sombra*, (3) *hierba en sombra*, (4) *tierra en sombra*, (5) *hierba en sol filtrado*, (6) *roca plana en sol total*, (7) *roca orientada al norte en sol total*, (8) *roca orientada al sur en sol total*, (9) *roca orientada al este en sol total*, (10) *roca orientada al oeste en sol total*, (11) *hierba en sol total*, y (12) *tierra en sol total* (ver más detalles en el Capítulo 2).

7.2.2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)

Para obtener las temperaturas seleccionadas de *I. bonnali*, se capturaron 24 individuos adultos (12 machos y 12 hembras) en las mismas fechas. El estudio en gradiente térmico se llevó a cabo entre las 0800 y las 1600 GMT, que coincide con el periodo de actividad observado en los individuos en el campo. Se obtuvieron un total de 143 valores de temperaturas seleccionadas en gradiente térmico (T_{set}), de las que utilizamos el 50% de los valores centrales como rango de temperaturas preferidas (PTR) para calcular los índices de termorregulación (Hertz *et al.*, 1993). Ver más detalles en el Capítulo 2.

7.2.2.4. Heterogeneidad del hábitat

Para establecer la heterogeneidad espacial del hábitat se realizaron 15 transectos lineales durante las mismas fechas del estudio de campo, todos ellos

de 25 m de longitud. A su vez, se estableció la heterogeneidad térmica del hábitat como la desviación típica de las medias de los *data logger* (ver más detalles en el Capítulo 2).

7.2.3. Análisis de datos

Se calcularon la eficacia de termorregulación (E) y los índices de calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) y de exactitud de termorregulación (\bar{d}_b) para *I. bonnali* como se detalla en el Capítulo 1. Los análisis estadísticos se realizaron mediante pruebas paramétricas si se cumplían las condiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas, y mediante pruebas no paramétricas cuando no era así (Sokal y Rohlf, 1995; Crawley, 2007). Las comparaciones pareadas *a posteriori* del test de Kruskal-Wallis, llamadas pruebas de Nemenyi, se realizaron con el paquete PMCMR (Pohlert, 2014) de R, version 3.1.3 (R Core Team, 2015). Ver más detalles en el Capítulo 2.

7.3. Resultados

En los individuos adultos, el tamaño corporal (LCC media \pm SE) no varía entre sexos (machos: 55.76 ± 0.64 mm, $N = 19$; hembras: 56.37 ± 1.11 mm, $N = 19$; test U de Mann-Whitney, $U = 169.5$, $p = 0.751$). El peso tampoco varía entre sexos (machos: 4.30 ± 0.20 g, $N = 19$; hembras: 4.17 ± 0.22 g, $N = 19$; ANOVA de una vía, $F_{1, 36} = 0.189$, $p = 0.666$). Por lo tanto, el tamaño global de la muestra es de 56.07 ± 0.64 mm y el peso de 4.24 ± 0.15 g.

El rango de temperaturas preferidas (PTR) va de 29.20 a 32.77 °C y no hay diferencias en las temperaturas seleccionadas entre sexos (machos: $\bar{T}_{set} = 31.26 \pm 0.20$ °C, $N = 36$; hembras: $\bar{T}_{set} = 31.02 \pm 0.16$ °C, $N = 37$; ANOVA de una vía, $F_{1,71} = 0.926$, $p = 0.367$).

Las temperaturas corporales son similares entre machos y hembras (machos: $\bar{T}_b = 31.44 \pm 0.34$ °C, $N = 23$; hembras: $\bar{T}_b = 30.56 \pm 0.43$ °C, $N = 23$; ANOVA de una vía, $F_{1,44} = 3.922$, $p = 0.054$), con una media global de 30.90 ± 0.28 °C ($N = 46$). Hay que tener en cuenta que las diferencias son marginalmente significativas, con temperaturas más elevadas en machos que en hembras. Las temperaturas del aire son similares entre machos y hembras (ANOVA de una vía, $F_{1,44} = 1.166$, $p = 0.286$). Las temperaturas del sustrato también son marginalmente superiores en machos que en hembras (ANOVA de una vía, $F_{1,44} = 3.271$, $p = 0.077$). Por lo tanto, parece ser que los machos estarían seleccionando sustratos con temperaturas superiores a las seleccionadas por las hembras (Tabla 7.1).

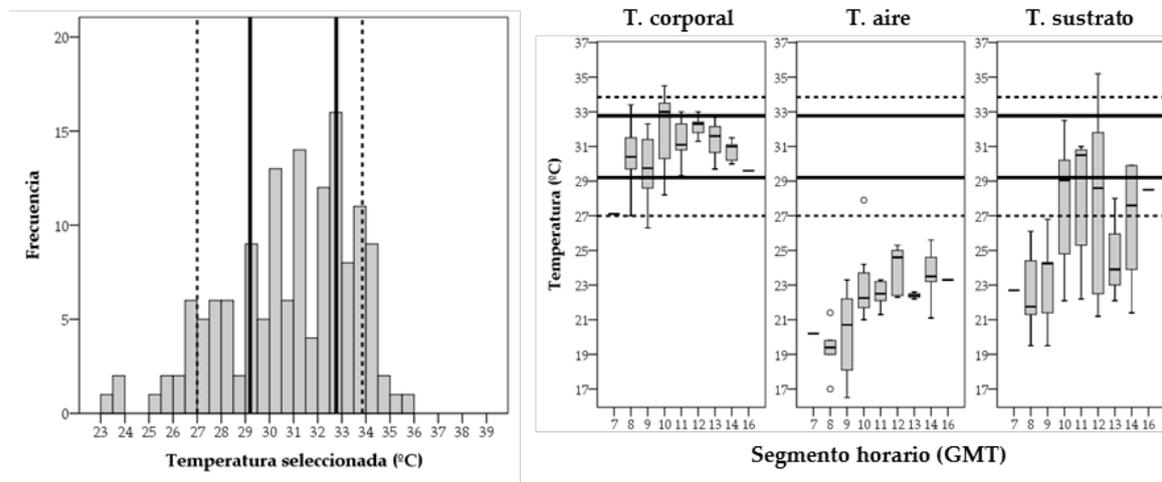


Figura 7.2. En el histograma de la izquierda se muestra la distribución de frecuencias de las temperaturas seleccionadas en gradiente térmico por *Iberolacerta bonnali*. En el gráfico de la derecha se muestran las temperaturas corporales, del aire y del sustrato para los diferentes segmentos horarios. En todos los gráficos, la línea gruesa continua delimita el 50% de PTR (29.20 – 32.77 °C) y la línea discontinua delimita el 80% de PTR (27.00 – 33.85 °C).

Existe una correlación significativa entre la temperatura corporal de *I. bonnali* y la del aire ($r = 0.306$, $p = 0.019$, $N = 46$). Sin embargo, el ajuste de la recta de regresión es muy pobre ($R^2 = 0.094$, Figura 7.3), por lo que podemos afirmar que la temperatura corporal no está relacionada directamente con la temperatura del aire. La correlación de la temperatura corporal con la temperatura del sustrato es algo mayor ($r = 0.440$, $p = 0.001$, $N = 46$), aunque el poder explicativo de la recta de regresión sigue siendo bastante bajo ($R^2 = 0.193$, Figura 7.3).

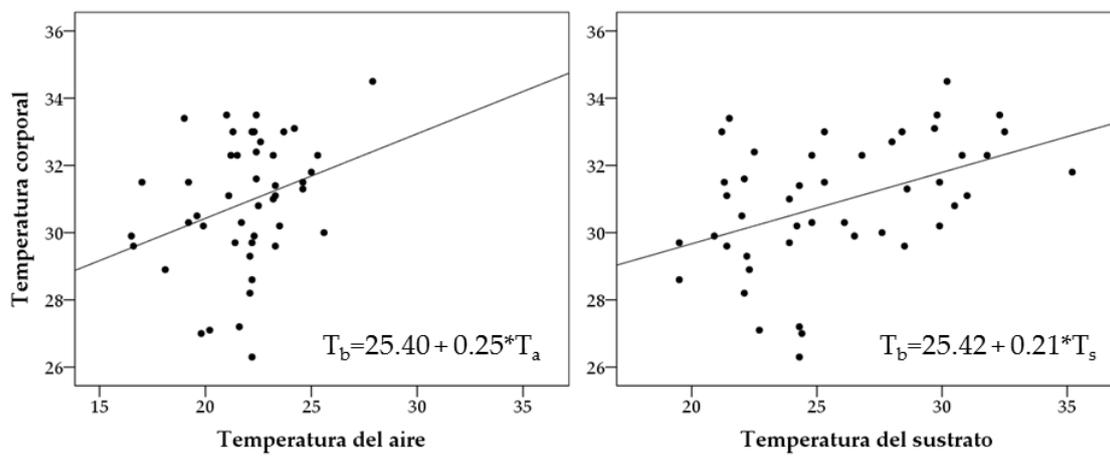


Figura 7.3. Rectas de regresión de la temperatura corporal (T_b) de *Iberolacerta bonnali* con la temperatura del aire (T_a) y la del sustrato (T_s) durante verano en el Circo de Cotatuero.

Tabla 7.1. Temperaturas corporales (T_b), del aire (T_a) y del sustrato (T_s) para machos y hembras de *Iberolacerta bonnali*.

	Machos	Hembras	Global
T_b	31.44 ± 0.34	30.56 ± 0.43	30.90 ± 0.28
T_a	22.25 ± 0.52	21.51 ± 0.45	21.88 ± 0.34
T_s	26.82 ± 0.92	24.75 ± 0.68	25.78 ± 0.59

El hábitat de *I. bonnali* ofrece microhábitats con temperaturas significativamente diferentes (test de Kruskal-Wallis, $N = 7808$, $gl = 11$, $H =$

2735.08, $p < 0.0001$, Tabla 7.2 y Figura 7.4). La heterogeneidad térmica del hábitat es de 5.52 °C ($N = 12$). En cuanto a su heterogeneidad espacial, en la Tabla 7.2 se describen la frecuencia y cobertura de los diferentes microhábitats. Los microhábitats predominantes en la zona del Circo de Cotatuero son las praderas con mezcla de herbáceas altas y también herbáceas bajas, así como los grandes bloques de roca (Tabla 7.2).

Tabla 7.2. Estructura del hábitat de *Iberolacerta bonnali* en el Circo de Cotatuero (Huesca). Se muestra el % medio de los 15 transectos realizados en la zona (SE), tanto de la cobertura como de la frecuencia de aparición de cada tipo de microhábitat.

	Losa	Rocas grandes	Rocas pequeñas	Grava	Tierra	Herbáceas altas	Herbáceas bajas	Arbustos
Cobertura	12.51%	21.84%	8.56%	6.05%	1.92%	33.07%	14.99%	1.07%
	(1.81)	(4.05)	(2.09)	(2.71)	(0.52)	(5.21)	(3.20)	(0.52)
Frecuencia	16.13%	19.16%	11.23%	6.64%	5.90%	20.37%	19.74%	0.83%
	(2.26)	(2.29)	(1.97)	(2.27)	(1.42)	(2.49)	(3.45)	(0.39)

Los microhábitats en sombra muestran temperaturas similares entre sí, e inferiores al resto y no alcanzan temperaturas favorables para la termorregulación de *I. bonnali* en ningún momento del día (Tabla 7.4 y Figura 7.4). El único microhábitat medido en sol filtrado (*hierba en sol filtrado*), muestra temperaturas intermedias entre los microhábitats de sol y los de sombra y ofrece temperaturas operativas favorables para la termorregulación de la lagartija pirenaica entre las 1000 y las 1600 GMT. Respecto a los microhábitats en *sol total*, están por un lado el de *roca orientada al sur* y el de *roca orientada al oeste*, que muestran temperaturas operativas medias similares entre sí, e inferiores al resto (Tabla 7.4 y Figura 7.5). La *roca orientada al sur* ofrece temperaturas operativas favorables para *I. bonnali* entre las 0800 y las 1600 GMT, y la *roca orientada al oeste* entre las 1100 y las 1600 GMT. Por último, los microhábitats de *hierba y tierra en sol total*, así como los de *roca orientada al norte y roca orientada al este*, también en *sol total*, ofrecen las temperaturas operativas

más elevadas de todas las disponibles en el Circo Cotatuero, que sobrepasan el rango de temperaturas preferidas de *I. bonnali* durante las horas centrales del día (Figura 7.4).

Tabla 7.3. Temperaturas operativas de los diferentes microhábitats disponibles para *Iberolacerta bonnali* en el circo de Cotatuero. ST = sol total; SF = sol filtrado; SR = sombra.

	<i>N</i>	\bar{T}_e	<i>SE</i>
Bajo roca SR	661	16.82	0.11
Roca plana SR	660	16.65	0.15
Hierba SR	663	18.79	0.15
Tierra SR	659	18.39	0.17
Hierba SF	665	23.21	0.35
Roca plana ST	664	30.11	0.31
Roca Norte ST	662	28.18	0.31
Roca Sur ST	661	25.90	0.24
Roca Este ST	526	30.85	0.32
Roca Oeste ST	659	24.91	0.29
Hierba ST	663	29.57	0.44
Tierra ST	665	29.97	0.38

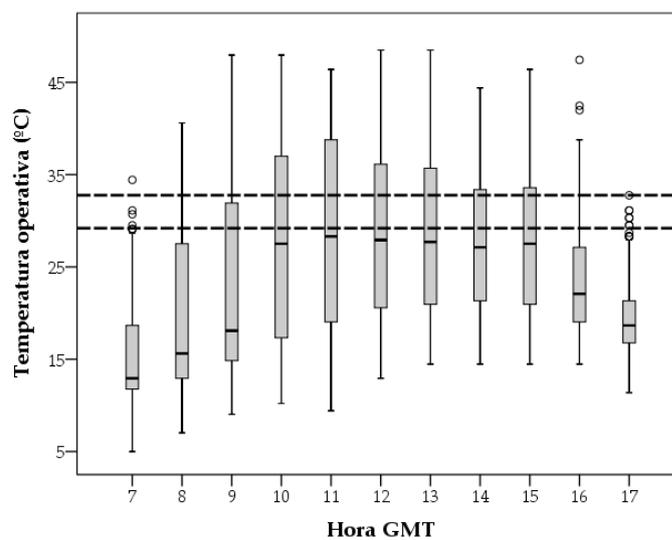


Figura 7.4. Temperaturas operativas de todos los microhábitats en general a lo largo del día en el Circo de Cotatuero. Las líneas punteadas delimitan el 50% PTR de *Iberolacerta bonnali* (29.20 - 32.77 °C).

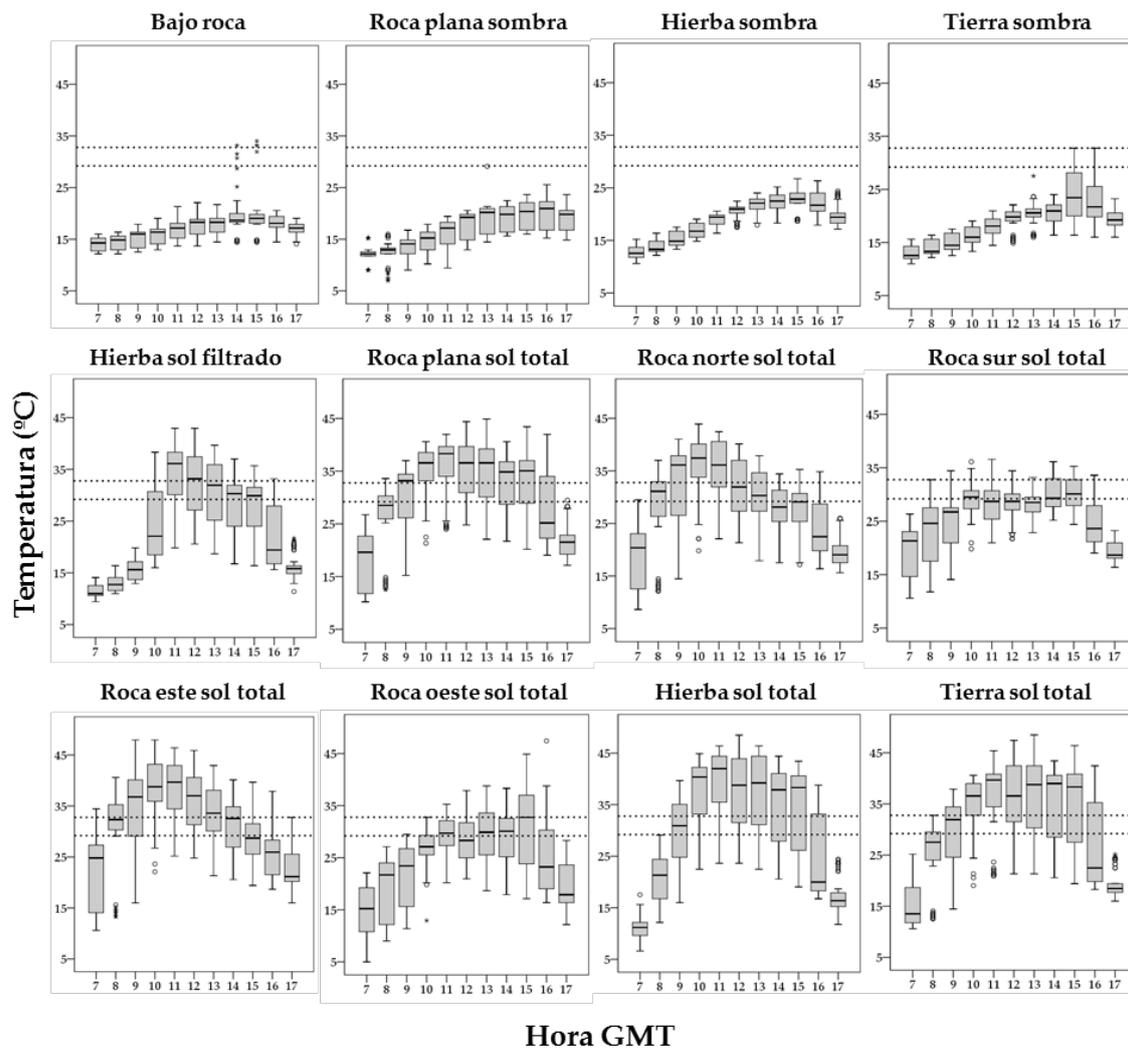


Figura 7.5. Temperaturas operativas de los diferentes microhábitats disponibles para *Iberolacerta bonnali* en el Circo de Cotatuero a lo largo del día. Las líneas punteadas acotan el 50% PTR de *Iberolacerta bonnali* (29.20 - 32.77 °C).

El índice de calidad térmica del hábitat en el Circo de Cotatuero es de 7.70 ± 0.02 °C. El índice de exactitud de termorregulación de *I. bonnali* es de 0.38 ± 0.01 °C, y el índice de eficacia de termorregulación es de 0.95 ± 0.001 (Figura 7.6).

Tabla 7.4. P-valores de las comparaciones pareadas *a posteriori* del análisis de las temperaturas operativas de los diferentes microhábitats del Circo de Cotatuero para *Iberolacerta bonnali*. ST = sol total; SF = sol filtrado; SR = sombra.

	Bajo roca SR	Roca plana SR	Hierba SR	Tierra SR	Hierba SF	Roca plana ST	Roca norte ST	Roca sur ST	Roca este ST	Roca oeste ST	Hierba ST	Tierra ST
Bajo roca SR	-	1.000	<0.0001	0.001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca plana SR	1.000	-	<0.0001	0.003	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Hierba SR	<0.0001	<0.0001	-	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Tierra SR	0.001	0.003	1.000	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Hierba SF	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca plana ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	0.035	<0.0001	1.000	<0.0001	0.165	1.000
Roca norte ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.035	-	0.260	<0.0001	<0.0001	1.000	1.000
Roca sur ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.260	-	<0.0001	0.584	0.063	<0.0001
Roca este ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001	0.002	0.702
Roca oeste ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.584	<0.0001	-	<0.0001	<0.0001
Hierba ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.165	1.000	0.063	0.002	<0.0001	-	1.000
Tierra ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	1.000	1.000	<0.0001	0.702	<0.0001	1.000	-

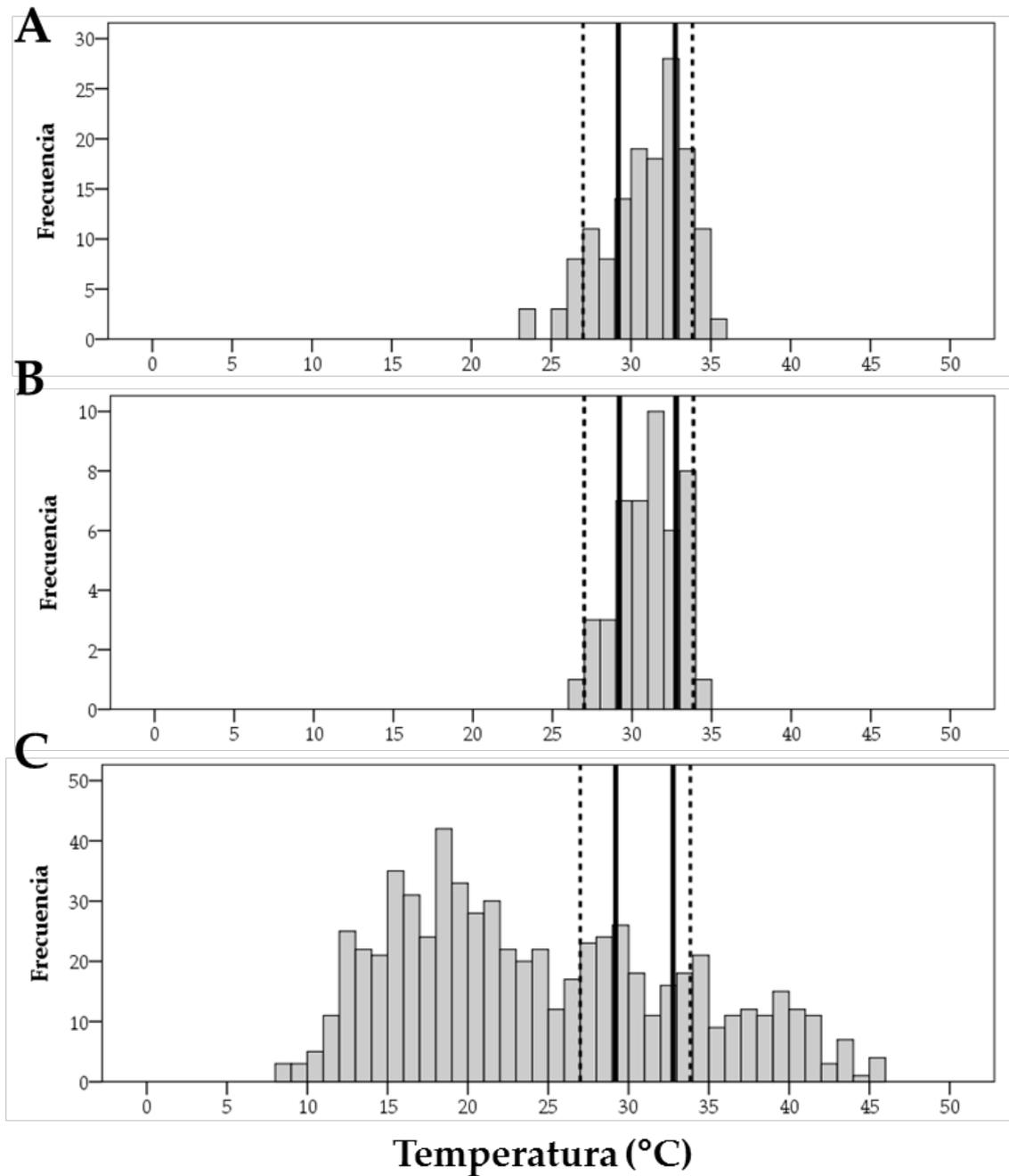


Figura 7.6. (A) Temperaturas seleccionadas por *Iberolacerta bonnali* en gradiente térmico de laboratorio, (B) temperaturas corporales de actividad, y (C) temperaturas operativas disponibles en el Circo de Cotatuero. La línea continua gruesa delimita el 50% PTR (29.20 – 32.77 °C) y la línea discontinua delimita el 80% PTR de *I. bonnali* (27.00 – 33.85 °C).

7.4. Discusión

La población estudiada de *Iberolacerta bonnali* en el Circo de Cotatuero tiene una eficacia de termorregulación de 0.95, lo que la convierte en el lacértido con la eficacia de termorregulación más elevada encontrada hasta la fecha (ver Tabla 9.2 en el Capítulo 9). A la luz de estos resultados, podemos descartar la hipótesis de Martínez-Rica (1977) en la que sugería que la lagartija pirenaica carecería de los mecanismos necesarios para regular su temperatura. Probablemente, en este estudio (Martínez-Rica, 1977) se llegó a esa conclusión de la termoconformidad porque las mediciones de las temperaturas corporales de las lagartijas se habían realizado incorrectamente (ver un comentario sobre esos errores de medición en Arribas, 2009). De cualquier manera, en el análisis de meta-segmentación de las temperaturas de los datos publicados para la familia Lacertidae (Capítulo 3) ya aparecía claramente este estudio (Martínez-Rica, 1977) como un dato discordante y con muy baja precisión.

Nuestros datos son completamente coherentes con los obtenidos por Arribas (2009), tanto en las temperaturas corporales y ambientales medias, como en la relación entre ellas. Arribas (2009) sugiere que *I. bonnali* es un buen termorregulador, dado que (1) las temperaturas corporales no varían entre meses, sustratos de termorregulación, ni categorías de sexo y edad, y (2) que las pendientes de las rectas de regresión entre la temperatura corporal y la del aire y entre la temperatura corporal y la del sustrato están poco inclinadas. En el presente trabajo, utilizando la hipótesis nula de no termorregulación (Hertz *et al.*, 1993) podemos confirmar la gran capacidad de termorregulación de la lagartija pirenaica.

El resultado más llamativo de este estudio es el carácter generalista de *I. bonnali* en cuanto a su rango de temperaturas preferidas, en comparación al

resto de especies del género *Iberolacerta*. La precisión de termorregulación del resto de especies estudiadas en esta tesis oscila entre 1.25 °C, en *I. aurelioi*, y 1.80 °C, en *I. galani* e *I. monticola*. Sin embargo, la lagartija pirenaica muestra una precisión de 3.57 °C (su rango preferido es de 29.20 – 32.77 °C), duplicando al resto de especies del género. La explicación podría encontrarse en su historia evolutiva, aunque aún no tenemos datos para asegurarlo, si bien es cierto que el rango preferido más amplio le podría permitir ocupar una distribución mucho más amplia que la del resto de especies de los Pirineos. La hipótesis de la estacionalidad de Janzen (Janzen, 1967; Gaston y Chown, 1999) predice que las especies que experimentan una mayor variación anual de temperaturas, como pasa en la alta montaña, tenderían a ser más generalistas y tener rangos de distribución más amplios (Gaston y Chown, 1999; Sheldon y Tewksbury, 2014). El género *Iberolacerta* experimenta grandes variaciones anuales de temperatura y, sin embargo, es el más especialista de los estudiados en la familia Lacertidae, probablemente debido a su historia evolutiva como relicto glaciar (Carranza *et al.*, 2004; Crochet *et al.*, 2004). Es probable que *I. bonnali* sea más generalista que el resto de especies del “grupo pirenaico” dado su mayor rango altitudinal y su mayor rango de distribución. No obstante, otras especies ibéricas del género, como *Iberolacerta cyreni*, presentan un rango de distribución actual más amplio y son especialistas (Aguado y Braña, 2014; Capítulo 4), por lo que habría que realizar una comparación por medio de contrastes filogenéticos con todas las especies del género *Iberolacerta* para estudiar más en detalle la influencia de la estacionalidad en la precisión de termorregulación (Sheldon *et al.*, 2015).

En cuanto a las temperaturas corporales, las de los machos son marginalmente superiores a las de las hembras. Las temperaturas del aire son iguales en ambos sexos, y las del sustrato son significativamente más elevadas en machos que en hembras. Sin embargo, el rango de temperaturas preferidas es similar para ambos sexos. No suelen existir diferencias en la biología térmica

de lagartijas con respecto al sexo (Huey y Pianka, 2007), y no las hemos encontrado en ninguna de las otras especies del género *Iberolacerta*. No obstante, en Cotatuero hay mucha vegetación, de manera que las rocas idóneas para termorregularse no son tan abundantes como en los otros lugares que hemos estudiado en la presente tesis (ver Figura 9.3, Capítulo 9). Entonces, podría darse el caso de que los machos, más dominantes, estuvieran seleccionando y defendiendo los mejores sustratos de termorregulación, dejando a las hembras otros de menos calidad térmica, como se ha documentado en otras especies (Ortega, 2007). Arribas (2009) no encontró diferencias en las temperaturas debidas al sexo de las lagartijas, pero analizó diferentes meses y zonas de estudio en conjunto, por lo que si realmente los machos estuvieran acaparando los microhábitats más favorables en la zona de Cotatuero, no lo habría detectado.

En referencia a la vulnerabilidad respecto al cambio climático, ya se ha explicado detalladamente en el Capítulo 4: las especies de ectotermos de alta montaña, especialistas de temperaturas bajas, son uno de los grupos más vulnerables de mundo (Huey *et al.*, 2012). Además, en el Capítulo 6 se ha puesto en evidencia la necesidad de conservar los hábitats más idóneos para la termorregulación de estas lagartijas amenazadas. *I. bonnali* no es tan especialista térmica como el resto de formas del género *Iberolacerta*, por lo que sus expectativas frente al calentamiento global serían, *a priori*, algo mejores. Además, la población estudiada en el Circo de Cotatuero vive en un hábitat privilegiado que le permite termorregularse con la mayor eficacia que se conoce en la familia Lacertidae. Por lo tanto, habría que mantener la excelente labor de conservación que se está realizando en este enclave para que siga preservándose como hasta ahora, ya que otras zonas del Parque Nacional están muy expuestas al turismo masivo, lo que puede tener un gran impacto sobre las

poblaciones de estas lagartijas únicas y vulnerables (ver, por ejemplo, Amo *et al.*, 2007c; Garrido y Pérez-Mellado, 2015).



Capítulo 8
Biología térmica
de *Iberolacerta*
monticola en la
Serra da Estrela
(Portugal)

Resumen

Hemos estudiado la biología térmica de la lagartija serrana, *Iberolacerta monticola*, en la parte más occidental del Sistema Central, la *Serra da Estrela* (Portugal). Nuestros resultados indican que *I. monticola* es una especialista de bajas temperaturas, con un rango de temperaturas preferidas entre 29.80 y 31.60 °C. Su precisión de termorregulación es de 1.8 °C, algo normal en lagartijas adaptadas al frío, como el resto de especies del género *Iberolacerta* estudiadas en la presente tesis, lo que hace a esta especie particularmente vulnerable al cambio climático. El hábitat en el que vive la población estudiada en la *Serra da Estrela* constituye un mosaico heterogéneo de microhábitats con diferentes temperaturas operativas disponibles, de forma que *I. monticola* tiene la oportunidad de seleccionar en cada momento los microhábitats más adecuados para termorregularse. Gracias a un cuidadoso comportamiento de termorregulación, la lagartija serrana logra una eficacia de termorregulación de 0.86, muy similar a *Iberolacerta cyreni* en zonas más orientales del Sistema Central.

8.1. Introducción

Iberolacerta monticola es una especie vulnerable al calentamiento global, para la que se pronostica una pérdida continuada de hábitat debido al cambio climático. De este modo, entre 2020 y 2050 podría perder todo su hábitat favorable (Araújo *et al.*, 2006; Carvalho *et al.*, 2010). Aunque las predicciones del hábitat pudieran ser imprecisas, lo cierto es que la fisiología de las lagartijas de alta montaña les convierten en uno de los grupos animales más vulnerables ante el cambio climático (Huey *et al.* 2012). Esto se debe principalmente a su condición de especialistas en temperaturas bajas y a la imposibilidad de dispersarse a zonas más frías (Huey *et al.* 2012). Las poblaciones de *I. monticola* de Portugal están completamente aisladas del resto de especies del género. Además, habitan en la zona más elevada posible dentro de su distribución, por lo que la opción de moverse a zonas más elevadas es literalmente inexistente (Pérez-Mellado, 1982; Pérez-Mellado, 2004). Por lo tanto, es necesario conocer su biología térmica para poder realizar predicciones más precisas sobre su futuro y que nos sirvan para diseñar las medidas de conservación que puedan evitar su extinción.

El objetivo del presente capítulo es abordar la biología térmica de otra de las especies del género *Iberolacerta*, *I. monticola*, que todavía permanece poco conocida. Para ello hemos estudiado una población de la subespecie nominal, *I. monticola monticola* (Boulenger, 1905) de la *Serra da Estrela*, en Portugal. Hemos evaluado la ecología térmica de la especie al completo con el protocolo de Hertz (Hertz *et al.*, 1993) y hemos estudiado la estructura del hábitat en el que vive este lacértido.

8.2. Material y métodos

8.2.1. Especie y zona de estudio

La lagartija serrana, *Iberolacerta monticola* (Boulenger, 1905) es endémica de la Península Ibérica. Actualmente, se consideran dos subespecies: *Iberolacerta monticola cantabrica* (Mertens, 1929) en la Cordillera Cantábrica y Galicia (Carranza *et al.*, 2004; Remón *et al.*, 2013), e *Iberolacerta monticola monticola* (Boulenger, 1905) en la *Serra da Estrela*, en Portugal (Pérez-Mellado, 1982; Carranza *et al.*, 2004; Crochet *et al.*, 2004). En la *Serra da Estrela*, *I. monticola monticola* habita entre los 1500 m y los 1993 m en el pico de A Torre, que es el más alto de Portugal (Pérez-Mellado, 1997). Es una especie insectívora y heliotérmica, como el resto de especies del género *Iberolacerta*, y se conocen algunos datos de temperaturas, aunque no se ha estudiado la termorregulación en profundidad (Pérez-Mellado, 1982; Argüello y Salvador, 1988; Bauwens *et al.*, 1995).

El estudio se llevó a cabo en una zona de la *Serra da Estrela* conocida como *Fonte dos Perús* (Manteigas, Portugal). Esta sierra es la parte más occidental del Sistema Central y forma parte del *Parque Natural de Serra da Estrela*, con el punto más alto de Portugal, en un altiplano conocido como A Torre (1993 m). La zona de *Fonte dos Perús* se halla a unos 4 km de A Torre, a 1800 m de altitud. La zona de estudio consta de numerosas lagunas glaciares, canchales y grandes formaciones rocosas graníticas (Figura 8.1). Además, se encuentra dentro del piso oromediterráneo, con vegetación escasa, formada por gramíneas, piornos (*Cytisus spp.*) y otras especies arbustivas como el enebro rastrero (*Juniperus communis* subsp. *nana*).



Figura 8.1. En la imagen superior izquierda se observa un macho adulto de *Iberolacerta monticola* de la zona de estudio. En la imagen superior derecha y en la imagen inferior se observa la zona de estudio, en la *Serra da Estrela*, en el enclave conocido como *Fonte dos Perús* (Manteigas, Portugal).

8.2.2. Obtención de datos de biología térmica

8.2.2.1. Temperaturas corporales (T_b)

El estudio de temperaturas corporales de *I. monticola* se llevó a cabo en julio de 2012. Las temperaturas corporales se midieron dentro del periodo de actividad diario de las lagartijas, entre las 0800 y las 1600 GMT, de forma simultánea al registro de temperaturas operativas. Durante este periodo, se midieron 43 individuos adultos de *I. monticola*, 27 machos y 16 hembras. También se midieron las temperaturas del sustrato y del aire en el momento y

lugar de la captura, así como los datos adicionales que se especifican en el Capítulo 2.

8.2.2.2. Temperaturas operativas (T_e)

El registro de temperaturas operativas se realizó en la misma zona y de manera simultánea a la toma de temperaturas corporales, durante todo el periodo de actividad de las lagartijas. Se obtuvieron un total de 4499 T_e , en una muestra aleatoria de los microhábitats disponibles para las lagartijas: (1) *bajo roca*, (2) *roca plana en sombra*, (3) *hierba en sombra*, (4) *hierba en sol total*, (5) *roca plana en sol total*, (6) *roca orientada al oeste en sol total*, (7) *roca orientada al norte en sol total*, y (8) *roca orientada al sur en sol total*. Ver más detalles en el Capítulo 2.

8.2.2.3. Rango de temperaturas preferidas (PTR)

Para obtener las temperaturas seleccionadas de *I. monticola*, se capturaron 24 individuos adultos (12 machos y 12 hembras) en julio de 2012, en la misma zona de estudio. El estudio en gradiente térmico se realizó entre las 0800 y las 1600 GMT, que coincide con el periodo de actividad observado en los individuos en el campo. Se obtuvieron un total de 150 valores de temperaturas seleccionadas en gradiente térmico (T_{set}), de las que calculamos el 50% de los valores centrales como rango de temperaturas preferidas (PTR) o rango *set-point* (Hertz *et al.*, 1993). Ver más detalles en el Capítulo 2.

8.2.2.4. Disponibilidad de microhábitats

Para cuantificar la heterogeneidad espacial del hábitat, se realizaron 15 transectos lineales en la zona *Fonte dos Perús* en la *Serra da Estrela* durante las mismas fechas del estudio de campo, todos ellos de 25 m de longitud. Además, se cuantificó la heterogeneidad térmica del hábitat como la desviación típica de las temperaturas operativas medias de los *data logger*. Ver más detalles en el Capítulo 2.

8.2.3. Análisis de datos

Se calcularon la eficacia de termorregulación (E) y los índices de calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e) y de exactitud de termorregulación (\bar{d}_b) para *Iberolacerta monticola* en la *Serra da Estrela* a 1800 m (ver detalles en el Capítulo 1). Los análisis estadísticos se realizaron mediante pruebas paramétricas si se cumplían las condiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas, y mediante pruebas no paramétricas cuando no era así (Sokal y Rohlf, 1995; Crawley, 2007). Las comparaciones pareadas *a posteriori* del test de Kruskal-Wallis, llamadas pruebas de Nemenyi, se realizaron con el paquete PMCMR (Pohlert, 2014) de R, version 3.1.3 (R Core Team, 2015). Ver más detalles en el Capítulo 2.

8.3. RESULTADOS

En los individuos adultos de *I. monticola* estudiados, la LCC es significativamente superior en las hembras (machos: 62.75 ± 1.27 mm, $N = 26$;

hembras: 69.32 ± 1.08 mm, $N = 16$; ANOVA de una vía, $F_{1, 40} = 12.892$, $p = 0.001$). Sin embargo, el peso no varía por sexos (machos: 6.37 ± 0.44 g, $N = 26$; hembras: 6.67 ± 0.24 g, $N = 16$; test U de Mann-Whitney, $U = 157.00$, $p = 0.186$).

El rango de temperaturas preferidas (PTR) va de 29.80 a 31.60 °C. No hay diferencias en las temperaturas seleccionadas entre sexos (machos: $\bar{T}_{set} = 30.80 \pm 0.08$ °C, $N = 40$; hembras: $\bar{T}_{set} = 30.74 \pm 0.09$ °C, $N = 41$; ANOVA de una vía, $F_{1, 79} = 0.298$, $p = 0.587$).

Las temperaturas corporales son similares entre machos y hembras (machos: $\bar{T}_b = 30.31 \pm 0.42$ °C, $N = 26$; hembras: $\bar{T}_b = 29.69 \pm 0.49$ °C; ANOVA de una vía, $F_{1, 40} = 0.876$, $p = 0.355$). Las temperaturas del aire son también similares entre sexos (ANOVA de una vía, $F_{1, 40} = 0.084$, $p = 0.774$), así como las del sustrato (ANOVA de una vía, $F_{1, 40} = 0.953$, $p = 0.335$; Tabla 8.1). Existe una correlación significativa entre la temperatura corporal de *I. monticola* y la del aire ($r = 0.420$, $p = 0.003$, $N = 43$). Sin embargo, el ajuste de la recta de regresión es pobre ($R^2 = 0.176$, Figura 8.2), por lo que la relación lineal con la temperatura del aire explica muy poco la variabilidad de la temperatura corporal. La correlación de la temperatura corporal con la temperatura del sustrato es mucho mayor ($r = 0.782$, $p < 0.0001$, $N = 43$) y el poder explicativo de la recta de regresión es relativamente bueno ($R^2 = 0.611$, Figura 8.2).

Tabla 8.1. Temperaturas corporales (T_b), del aire (T_a) y del sustrato (T_s) para machos y hembras de *Iberolacerta monticola*. Temperatura media \pm SE.

	Machos	Hembras	Global
T_b	30.31 \pm 0.42	29.69 \pm 0.49	30.00 \pm 0.32
T_a	24.58 \pm 0.53	24.82 \pm 0.59	24.66 \pm 0.38
T_s	28.74 \pm 0.69	27.76 \pm 0.61	28.31 \pm 0.48

La zona de estudio de *I. monticola* se compone de microhábitats que ofrecen diferentes temperaturas operativas (test de Kruskal-Wallis, $N = 4499$, $g.l. = 7$, $H = 1109.80$, $p < 0.0001$). La heterogeneidad térmica del hábitat es de $7.54\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($N = 20$). El microhábitat *bajo roca en sombra* ofrece temperaturas operativas inferiores al resto (Tabla 8.2). El de *roca plana en sombra* es similar al de *hierba en sombra*, y los de *roca en sol total* son similares entre sí (Tabla 8.2), ofreciendo las temperaturas operativas más elevadas. En cuanto a su heterogeneidad espacial, en la tabla 8.3 se describe la frecuencia y cobertura de los diferentes microhábitats. El hábitat de *I. monticola* en la *Serra da Estrela* se compone de grandes bloques de roca y losas de granito, junto a arbustos, que incluyen como especie predominante al enebro rastrero (Tabla 8.3).

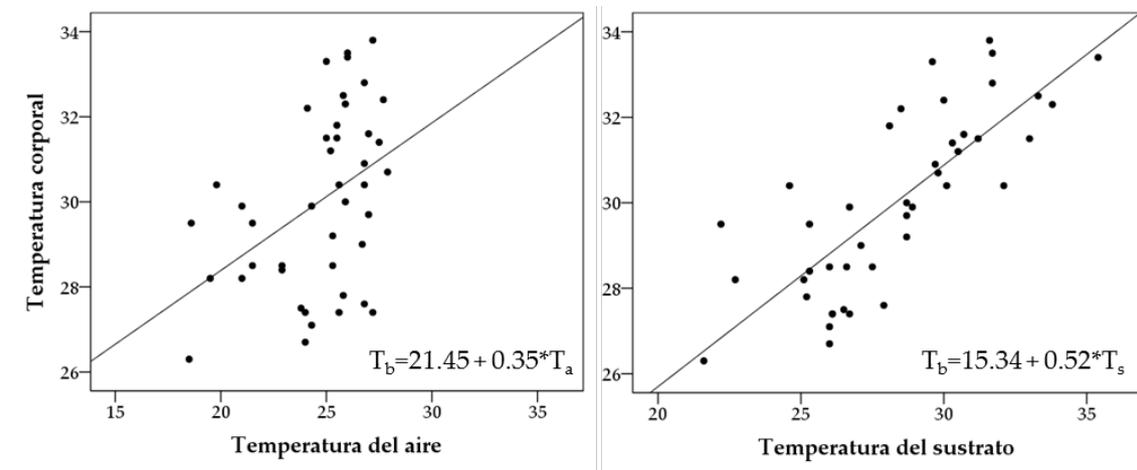


Figura 8.2. Rectas de regresión de la temperatura corporal (T_b) de *Iberolacerta monticola* con la temperatura del aire (T_a) y la del sustrato (T_s) durante verano en la *Serra da Estrela* (Portugal).

El índice de calidad térmica del hábitat en la zona de estudio es de $7.60 \pm 0.02\text{ }^{\circ}\text{C}$. El índice de exactitud de termorregulación de *I. monticola* es de $1.09 \pm 0.01\text{ }^{\circ}\text{C}$ y el índice de eficacia de termorregulación es de 0.85 ± 0.002 (Figura 8.4).

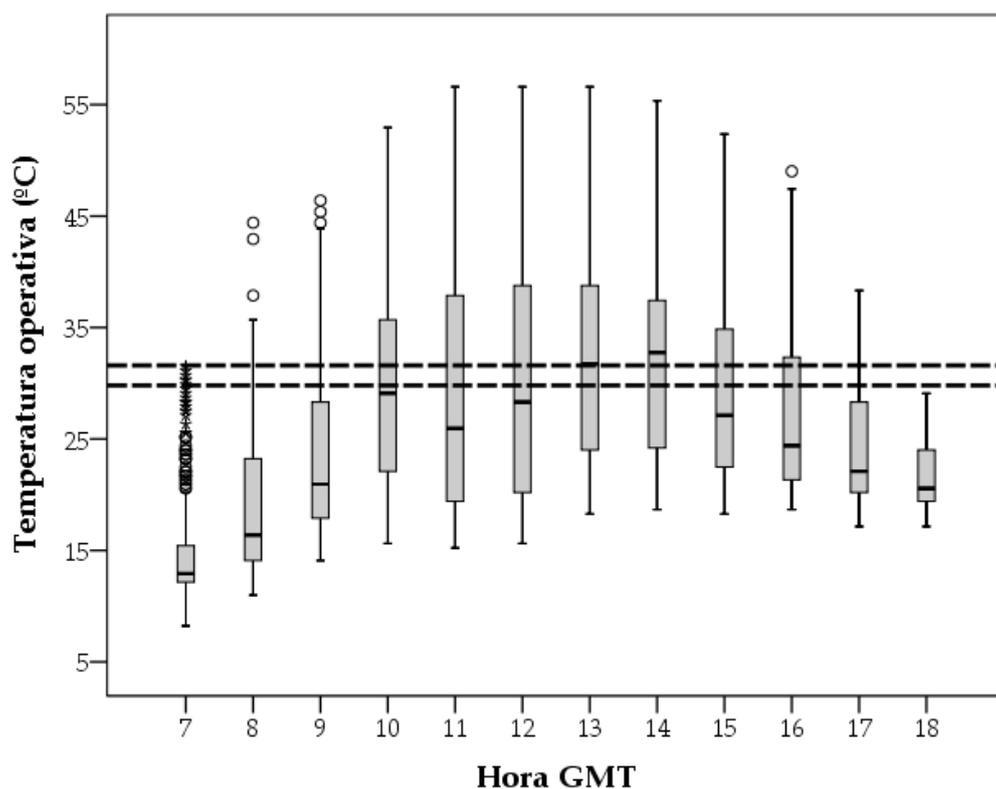


Figura 8.3. Temperaturas operativas disponibles para *Iberolacerta monticola* a lo largo del día. Las líneas punteadas delimitan en rango de temperaturas preferidas de *I. monticola* (29.80 - 31.60 °C).

Tabla 8.2. P-valores de las comparaciones pareadas *a posteriori* del análisis de las temperaturas operativas de los diferentes microhábitats de la zona de estudio de *Iberolacerta monticola* en la *Serra da Estrela*.

	Bajo roca SR	Roca plana SR	Hierba SR	Hierba ST	Roca plana ST	Roca oeste ST	Roca norte ST	Roca sur ST
Bajo roca SR	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Roca plana SR	<0.0001	-	1.000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Hierba SR	<0.0001	1.000	-	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Hierba ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	0.002	0.025	0.023	0.032
Roca plana ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.002	-	1.000	1.000	1.000
Roca oeste ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.025	1.000	-	1.000	1.000
Roca norte ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.023	1.000	1.000	-	1.000
Roca sur ST	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.032	1.000	1.000	1.000	-

Tabla 8.3. Estructura del hábitat de *Iberolacerta monticola* en la *Serra da Estrela*. Se muestra el % medio de los 15 transectos realizados en la zona (SE), tanto de la cobertura como de la frecuencia de aparición de cada tipo de microhábitat.

	Losa	Rocas grandes	Rocas pequeñas	Grava	Tierra	Herbáceas altas	Hierba baja	Arbustos
Cobertura	19.84%	26.81%	5.48%	3.65%	2.61%	4.64%	16.67%	20.29%
	(4.52)	(2.79)	(1.39)	(1.36)	(0.86)	(1.03)	(2.94)	(2.99)
Frecuencia	16.97%	19.42%	7.10%	5.27%	5.76%	6.82%	24.48%	14.18%
	(1.99)	(1.67)	(1.63)	(1.92)	(1.53)	(1.18)	(2.33)	(1.99)

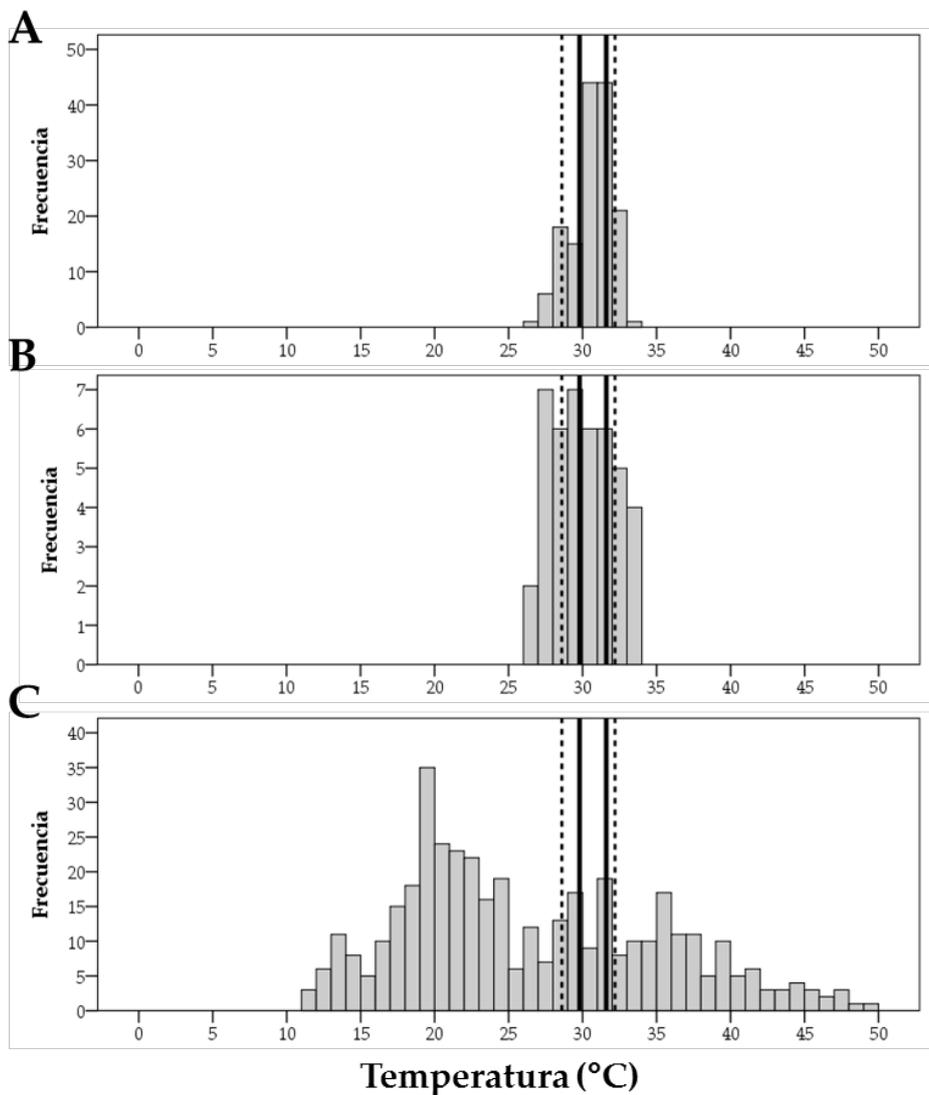


Figura 8.4. (A) Temperaturas seleccionadas por *Iberolacerta monticola* en gradiente térmico de laboratorio, (B) temperaturas corporales de actividad, (C) temperaturas operativas disponibles en la zona de estudio. Las líneas continuas gruesas delimitan el 50% PTR (29.80 – 31.60 °C) y las líneas discontinuas delimita el 80% PTR (28.60 – 32.19 °C) de *I. monticola*.

8.4. Discusión

La lagartija serrana de la *Serra da Estrela* es una especialista en temperaturas bajas, con un rango de temperaturas preferidas de entre 29.80 y 31.60 °C, calculando el rango de temperaturas preferidas al 50%, por lo que su precisión es de 1.8 °C, un valor intermedio con respecto a las otras especies de género *Iberolacerta* (ver Tabla 9.1 del Capítulo 9).

El hábitat de la *Serra da Estrela* está formado por losas y grandes bloques de roca, intercalados con arbustos y herbáceas, con una disposición similar al hábitat de *Iberolacerta cyreni* en el Sistema Central español (Pérez-Mellado, 1982; Carrascal *et al.*, 1992; Monasterio *et al.*, 2010a). Su heterogeneidad térmica es elevada (7.54 °C) y la calidad térmica del hábitat es de las mejores encontradas en el género *Iberolacerta*, incluso mayor que la encontrada en *I. cyreni* en la Sierra de Gredos (Capítulo 4). Por lo tanto, podemos afirmar que el hábitat de *I. monticola* en la *Serra da Estrela* tiene la suficiente heterogeneidad espacial y térmica, al menos con las condiciones climáticas actuales, para facilitar a estas lagartijas una correcta regulación de su temperatura corporal (Goller *et al.*, 2014; Sears y Angilletta, 2015). La eficacia de termorregulación de la lagartija serrana es de 0.85, lo que indica que es una excelente termorreguladora, siendo un valor medio dentro del género *Iberolacerta*.

La relación entre la temperatura corporal y la del sustrato es mayor en *I. monticola* que en el resto de especies del género, mientras que la relación con la temperatura del aire es bastante débil. Por lo tanto, los resultados indican que la lagartija serrana utiliza en gran medida la tigmotermia, esto es, la conducción desde el sustrato, como mecanismo de obtención de calor. Se sabe que los lacértidos son capaces de seleccionar la opción de termorregulación que les proporcione una tasa de calentamiento más elevada (Belliure y Carrascal, 2002).

El hábitat de *I. monticola* en la sierra da Estrela está formado por roca en más de un 50% de su superficie. Por lo tanto, no es de extrañar que las lagartijas saquen partido del calor que acumulan los sustratos rocosos para termorregularse más rápido al complementar la heliotermia con la tigmotermia, minimizando cualquier coste de termorregulación al poder adquirir el calor necesario para su correcto rendimiento fisiológico más rápidamente.

En definitiva, al ser una especialista de bajas temperaturas y vivir en la zona cacuminal de su distribución, tiene un futuro poco halagüeño según las previsiones del cambio climático para este siglo (Berg *et al.*, 2010; Carvalho *et al.*, 2010; Huey *et al.* 2012). De cualquier manera, *I. monticola* tiene una gran capacidad para termorregularse y es posible que sea capaz de adaptar su comportamiento de termorregulación para contrarrestar el impacto del cambio climático mediante el efecto Bogert (Kearney *et al.*, 2009), como se ha demostrado en *I. cyreni* (Capítulo 4). De cualquier modo, si queremos evitar la extinción de esta lagartija de alta montaña, deberían de tenerse en cuenta estos aspectos relativos a la biología térmica para que las acciones de conservación del *Parque Natural da Serra da Estrela* vayan encaminadas a preservar su hábitat actual, ya que estas lagartijas carecen de la posibilidad para moverse a zonas de mayor altitud.



Capítulo 9
Discusión
general

Con respecto a los efectos del cambio climático, tenemos mucho que aprender y poco tiempo para hacerlo (Huey et al. 2012)

El primer objetivo general de la tesis consistía en situar a las especies del género *Iberolacerta* dentro de la dimensión de la **sensibilidad térmica** (Capítulo 1; Figura 1.1). Para ello, hasta que contemos con estudios sobre normas de reacción térmica del rendimiento fisiológico o de la eficacia biológica de las especies, asumiremos que el rango de temperaturas preferidas (el PTR) refleja el óptimo fisiológico (ver, por ejemplo, Angilletta, 2006). Normalmente, el óptimo suele ser ligeramente superior al PTR (Martin y Huey, 2008), como podemos observar para *Iberolacerta cyreni*, la única *Iberolacerta* para la que se ha calculado hasta la fecha (Bauwens et al., 1995; Figura 9.1).

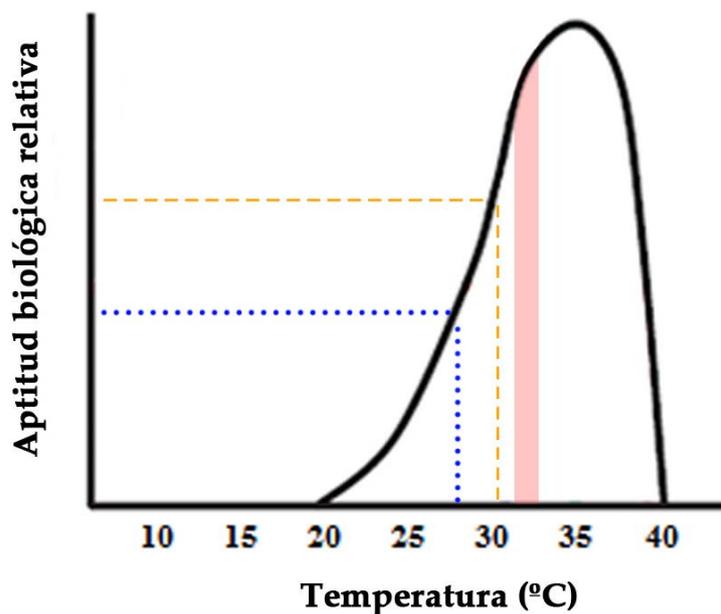


Figure 9.1. Esta es la norma de reacción térmica de *Iberolacerta cyreni* para la eficacia biológica. La curva se ha obtenido de la de un especialista en temperaturas bajas publicada en Huey et al. (2012), que se ha adaptado a los datos de las temperaturas óptimas para velocidad de carrera de *I. cyreni* publicados en Bauwens et al. (1995). A esta curva se le han incorporado los siguientes datos procedentes de esta tesis: el 50% PTR (el área sombreada de rojo), la temperatura corporal media de *I. cyreni* hace 25 años (línea punteada azul), y la temperatura corporal media de *I. cyreni* en 2012 (línea discontinua naranja).

De cualquier modo, a efectos comparativos, el PTR es válido para comparar la sensibilidad térmica de las diferentes especies, ya que representa las temperaturas óptimas que seleccionan las lagartijas cuando no tienen ninguna restricción ecológica (ver Capítulo 1). El género *Iberolacerta* muestra un rango de temperaturas preferidas diferente al resto de lacértidos, ya que selecciona temperaturas más bajas, y además dentro de un rango más estrecho que otras especies (Tabla 9.1 y Figura 9.2). Por eso les atribuimos el calificativo de lagartijas especialistas de temperaturas bajas o especialistas adaptadas al frío (ver Capítulo 1).

Tabla 9.1. Rangos de temperaturas preferidas al 50% central de las temperaturas seleccionadas en gradiente térmico (PTR 50%) y al 80% central (PTR 80%), junto con la respectiva precisión de termorregulación que le corresponde usando ese rango.

	50% PTR (°C)	Precisión (°C)	80% PTR (°C)	Precisión (°C)
<i>Iberolacerta cyreni</i>	31.18 – 32.50	1.32	30.50 – 33.16	2.66
<i>Iberolacerta galani</i> primavera	29.60 – 31.10	1.50	28.57 – 31.66	3.09
<i>Iberolacerta galani</i> verano	27.90 – 29.70	1.80	27.40 – 30.60	3.20
<i>Podarcis bocagei</i>	30.10 – 34.50	4.40	28.20 – 35.85	7.65
<i>Iberolacerta aurelioi</i>	30.75 – 32.00	1.25	30.26 – 32.60	2.34
<i>Iberolacerta bonnali</i>	29.20 – 32.77	3.57	27.00 – 33.85	6.85
<i>Iberolacerta monticola</i>	29.80 – 31.60	1.80	28.60 – 32.19	3.59

De entre las especies de la familia Lacertidae para las que se han encontrado datos de temperaturas preferidas, las del género *Iberolacerta* son las más especialistas. En promedio, los representantes del género *Gallotia* serían los más generalistas, con una precisión aproximada (amplitud del rango preferido) de entre 6 y 10 °C, y temperaturas preferidas que oscilan entre los 26 y los 36 °C (Márquez *et al.*, 1997; Figura 9.2). Después se encontrarían las especies del género *Podarcis*, también generalistas, con una precisión de entre 4.6 y 4.9 °C (Castilla y Bauwens 1991; Bauwens *et al.* 1996; Monasterio *et al.* 2009; ver

también resultados de *P. bocagei* de la presente tesis en la Tabla 9.1) y temperaturas entre los 31.9 y los 36.8 °C, con la excepción de *P. melisellensis*, para la que se ha citado una precisión de termorregulación de 2.3 °C y un PTR de 32.90-35.20 °C (Scheers y Van Damme, 2002). En último lugar estaría el género *Psammodromus*, que parece ser un especialista termófilo, con unos rangos preferidos que van entre los 32 y los 36 °C, dependiendo de la población estudiada, y una precisión de entre 1.75 y 3 °C aproximadamente (Díaz *et al.*, 2006; Figura 9.2).

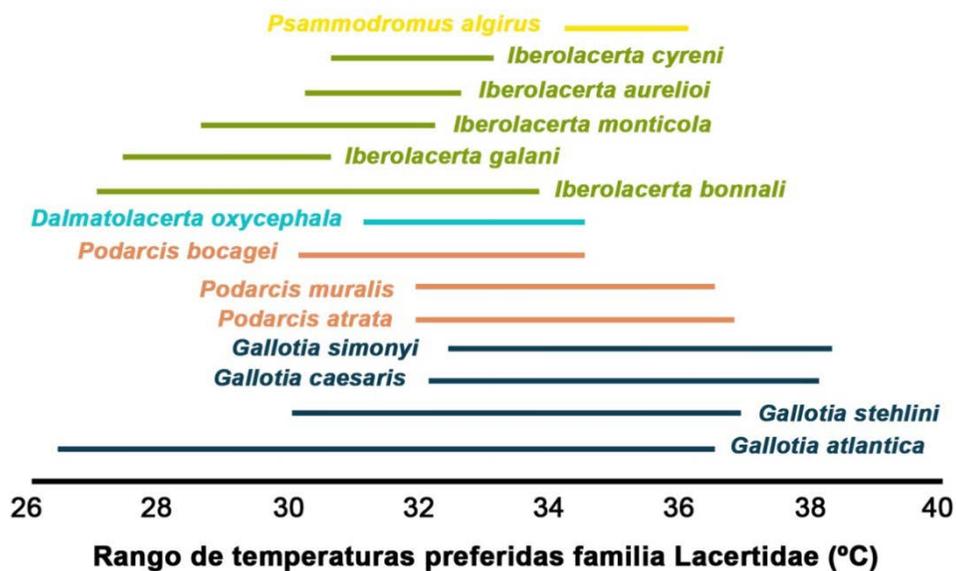


Figura 9.2. Rango de temperaturas preferidas de algunas especies de la familia Lacertidae para las que se han encontrado datos en la literatura (ver referencias en el texto) y de las especies del género *Iberolacerta* estudiadas en la presente tesis.

Aparte de estos géneros, se tienen datos de *Dalmatolacerta oxycephala*, con un rango de temperaturas preferidas de entre 31.1 y 34.4 °C, es decir, una precisión de 3.3 °C (Scheers y Van Damme, 2002), algo inferior a las *Podarcis* y similar a la encontrada en *Iberolacerta bonnali* (Tabla 9.1). Sería interesante realizar un meta-análisis que incluya la filogenia, para estudiar si la precisión

de termorregulación es un rasgo conservador en el género *Iberolacerta* como sucede, por ejemplo, en *Liolaemus* (Labra *et al.*, 2009; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2009) o *Anolis* (e.g., Muñoz *et al.*, 2014), o bien si existen otros factores más importantes que determinan si las poblaciones son especialistas adaptadas al frío, como podrían ser las fluctuaciones diarias o estacionales de la temperatura (Angilletta, 2009).

El género *Iberolacerta* lleva más 9 m.a. viviendo en ambientes fríos (ver Capítulo 1), lo que explica su adaptación a las temperaturas bajas. Actualmente, estamos comprendiendo cómo se produce esta adaptación evolutiva de la fisiología al frío (Leal y Gunderson, 2012; Muñoz *et al.*, 2014). La clave estaría en la termorregulación conductual, o más bien en su ausencia durante las noches y las épocas de hibernación (Muñoz *et al.*, 2014). El comportamiento de termorregulación limita de forma extraordinaria la exposición a temperaturas extremas, en lo que se ha dado en llamar el efecto Bogert (Capítulo 4; Huey *et al.*, 2003). Este fenómeno se pone en práctica cuando los animales están activos, que es cuando pueden seleccionar los microhábitats más favorables para su termorregulación. Sin embargo, durante las noches y los periodos de hibernación, los animales han de soportar la variación de las temperaturas ambientales, con temperaturas muchos más bajas que las que seleccionarían estando activos (Leal y Gunderson, 2012; Muñoz *et al.*, 2014). En esos momentos, a las lagartijas no les quedaría otra opción que adaptar su fisiología a las condiciones ambientales (Chevin *et al.*, 2010; Huey *et al.*, 2012). Esta hipótesis se ha demostrado en, al menos, dos trabajos experimentales (Leal y Gunderson, 2012; Muñoz *et al.*, 2014). Por un lado, Muñoz *et al.* (2014) han encontrado, a lo largo de un gradiente altitudinal, que las temperaturas críticas mínimas siempre son más bajas que las que soportan las diferentes especies de *Anolis* durante las noches, mientras que no se da la situación análoga con las temperaturas críticas máximas. Esto se debe a que durante el día la

termorregulación conductual permite a las diferentes especies mantener temperaturas cálidas y similares, mientras que durante la noche las especies de montaña se ven forzadas a adaptarse a las temperaturas más bajas (Muñoz *et al.*, 2014). A su vez, Leal y Gunderson (2012) han encontrado que una población de *Anolis cristatellus*, introducida en una zona más fría que la de su área de distribución habitual, ha evolucionado a una temperatura crítica mínima 3 °C por debajo de la que tenía la población original, en tan sólo 35 generaciones.

Tabla 9.2. Eficacia de termorregulación de varios lacértidos para los que existen estudios publicados, y los datos de eficacias resultantes de la presente tesis doctoral.

Especie	Fuente	Estación	Altitud	E
<i>Iberolacerta aurelioi</i>	Tesis	verano	2700	0.74
<i>Dalmatolacerta oxycephala</i>	Scheers y Van Damme, 2002	verano	250	0.78
<i>Zootoca vivipara</i>	Gvozdić, 2002	verano	800	0.79
<i>Podarcis muralis</i>	Monasterio <i>et al.</i> 2009	primavera y verano	1770	0.79
<i>Iberolacerta galani</i>	Tesis	verano	1500	0.80
<i>Podarcis muralis</i>	Grbac y Bauwens, 2001	otoño	10	0.81
<i>Podarcis melisellensis</i>	Scheers y Van Damme, 2002	verano	250	0.83
<i>Iberolacerta aurelioi</i>	Tesis	verano	2400	0.83
<i>Zootoca vivipara</i>	Gvozdić, 2002	verano	1450	0.85
<i>Iberolacerta cyreni</i>	Tesis	verano	2200	0.85
<i>Iberolacerta monticola</i>	Tesis	verano	1800	0.86
<i>Podarcis bocagei</i>	Tesis	verano	1500	0.87
<i>Psammodromus algirus</i>	Díaz, 1997	verano	1450	0.90
<i>Psammodromus algirus</i>	Díaz, 1997	verano	675	0.90
<i>Podarcis hispanica</i>	Díaz <i>et al.</i> , 1996	sin especificar	675	0.91
<i>Psammodromus algirus</i>	Díaz <i>et al.</i> , 2004 y 2006	primavera	675	0.91
<i>Psammodromus algirus</i>	Díaz <i>et al.</i> , 2004 y 2006	verano	675	0.92
<i>Podarcis muralis</i>	Monasterio <i>et al.</i> 2009	primavera y verano	1770	0.92
<i>Iberolacerta galani</i>	Tesis	primavera	1500	0.93
<i>Iberolacerta bonnali</i>	Tesis	verano	2200	0.95

El segundo objetivo principal de la tesis consistía en situar a las especies del género *Iberolacerta* en la otra dimensión de la biología térmica: la **capacidad de termorregulación** (Capítulo 1; Figura 1.1). Probablemente todos los miembros de la familia Lacertidae cuentan con una gran capacidad para termorregularse con gran eficacia (ver Capítulo 3 y Castilla *et al.*, 1999). Desde luego, esto es así para las especies para las que se poseen datos, sin que aparezca ninguna tendencia clara por la altitud o la estacionalidad. Las especies del género *Iberolacerta* logran eficacias de termorregulación variadas dentro de las especies de lacértidos que se han estudiado (Tabla 9.2).

Tabla 9.3. Calidad térmica del hábitat (\bar{d}_e), exactitud de termorregulación (\bar{d}_b) y eficacia de termorregulación de las especies estudiadas del género *Iberolacerta*.

	\bar{d}_e (°C)	\bar{d}_b (°C)	E
<i>Iberolacerta cyreni</i> (N=40)	9.96 ± 0.02	1.44 ± 0.02	0.85 ± 0.003
<i>Iberolacerta galani</i> primavera (N=26)	10.99 ± 0.05	0.93 ± 0.03	0.92 ± 0.002
<i>Iberolacerta galani</i> verano (N=76)	9.36 ± 0.03	1.88 ± 0.02	0.80 ± 0.002
<i>Iberolacerta aurelioi</i> esquí (N=19)	7.44 ± 0.36	1.23 ± 0.06	0.83 ± 0.004
<i>Iberolacerta aurelioi</i> Sanfons (N=18)	10.15 ± 0.39	2.63 ± 0.05	0.74 ± 0.005
<i>Iberolacerta bonnali</i> (N=46)	7.70 ± 0.02	0.38 ± 0.01	0.95 ± 0.001
<i>Iberolacerta monticola</i> (N=43)	7.60 ± 0.02	1.09 ± 0.01	0.85 ± 0.002

De esta forma, *I. aurelioi* muestra la eficacia más baja encontrada en la familia Lacertidae, de 0.74, en una zona a 2700 m de altitud expuesta a fuerte vientos (Capítulo 6). Sin embargo, la misma especie logra una eficacia de 0.83, que supera a otras muchas especies de lacértidos, cuando se encuentra en un canchal más resguardado del viento (Tabla 9.3). El viento, al enfriar los sustratos de termorregulación, potencia el propio enfriamiento del aire para afectar negativamente a la eficacia de termorregulación (Capítulo 6). El índice de exactitud de termorregulación de las lagartijas pallaresas se duplica al duplicarse la velocidad del viento (Tabla 9.3). También hay que destacar cómo

varía la eficacia de termorregulación de *I. galani* en la misma zona de estudio entre primavera (0.93) y verano (0.80; Capítulo 5). Por lo tanto, parece claro que las especies del género *Iberolacerta* tienen una gran capacidad para explotar los recursos térmicos y maximizar la eficacia de la termorregulación, aunque ésta varía dependiendo de cambios en el hábitat, tanto cambios estacionales como otros cambios meteorológicos. En el caso de *I. aurelioi* se observa cómo las condiciones desfavorables del hábitat, debidas al viento (Capítulo 6), son las responsables de reducir la eficacia de termorregulación en la zona de Sanfons (Tabla 9.3). Sin embargo, en el caso de las variaciones estacionales de *I. galani*, es un cambio en las preferencias térmicas el que contribuye a que la termorregulación sea más eficaz en cada estación (Capítulo 5).

Para que las lagartijas puedan lograr una termorregulación eficaz, y manifestar el efecto Bogert con todo lo que conlleva en cuanto a beneficios fisiológicos, la zona en la que habitan ha de ofrecer cierta variedad de temperaturas que permita la selección de lugares para calentarse y enfriarse (Suggit *et al.*, 2011; Scheffers *et al.*, 2014; Sears y Angilletta, 2015). Los hábitats en los que viven las especies estudiadas del género *Iberolacerta* están compuestos por un mosaico de diferentes microhábitats con temperaturas operativas diferentes, que permiten a las lagartijas aprovechar su comportamiento de termorregulación (Figura 9.3). La diferencia entre los microhábitats que ofrecen las temperaturas más bajas y los que ofrecen las más elevadas oscila entre los 3.10 °C en las Lagunas del Trampal (Ávila), y los 9.12 °C de diferencia entre los microhábitats disponibles en el caso del Lago de La Baña (León) en verano (Figura 9.3).

Hay que destacar lo parecidas que son las temperaturas corporales de las diferentes poblaciones estudiadas de *Iberolacerta* (Tabla 9.4). De esta forma, gracias a su excelente capacidad de termorregulación, las lagartijas serranas logran en su conjunto unas temperaturas corporales medias de entre 28.62 °C,

en *I. aurelioi* de Sanfons, y 30.90 °C, en *I. bonnali*, logrando mantenerse entre 3 y 9 °C por encima de la temperatura del aire (Tabla 9.4).

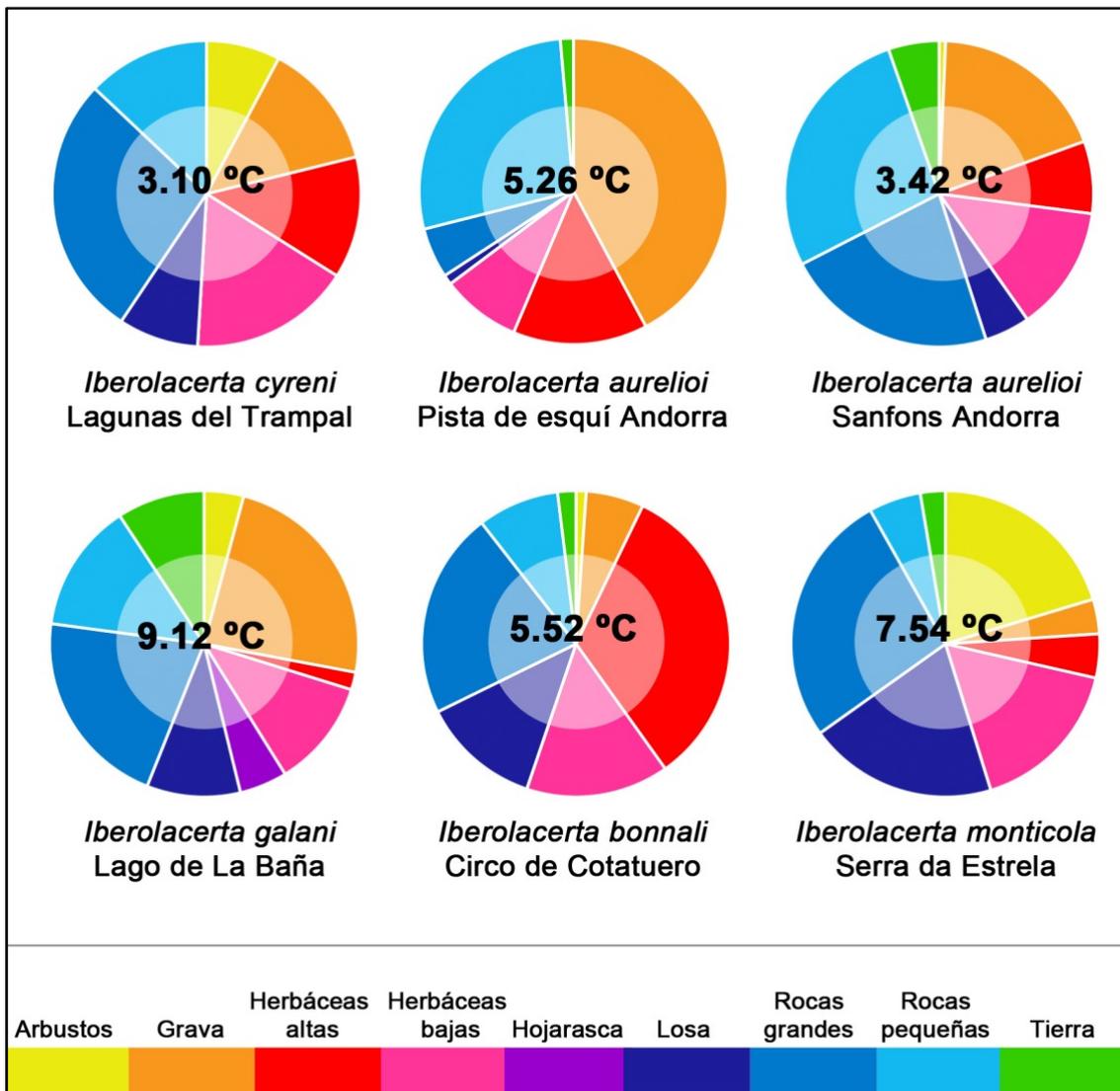


Figura 9.3. Composición de los diferentes hábitats estudiados en cuanto a la superficie que ocupa cada tipo de microhábitat que hemos considerado relevante para la termorregulación de las lagartijas del género *Iberolacerta*, para representar la heterogeneidad espacial del hábitat. En el centro de cada gráfico está señalada la heterogeneidad térmica del mismo hábitat en verano.

Tabla 9.4. Tabla resumen con las temperaturas corporales (T_b), del aire (T_a) y del sustrato (T_s), expresadas como la media \pm SE (N), para todas las poblaciones estudiadas del género *Iberolacerta*.

	Temperatura corporal ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura del sustrato ($^{\circ}\text{C}$)
<i>Iberolacerta cyreni</i>	30.34 \pm 0.34 (40)	24.90 \pm 0.40 (40)	29.83 \pm 0.64 (40)
<i>Iberolacerta galani</i> primavera	29.45 \pm 0.45 (26)	26.33 \pm 0.64 (26)	28.22 \pm 0.39 (26)
<i>Iberolacerta galani</i> verano	30.89 \pm 0.27 (72)	28.22 \pm 0.39 (72)	30.55 \pm 0.42 (72)
<i>Iberolacerta aurelioi</i> esquí	30.95 \pm 0.53 (19)	25.94 \pm 0.40 (17)	34.84 \pm 0.94 (17)
<i>Iberolacerta aurelioi</i> Sanfons	28.63 \pm 0.64 (18)	24.29 \pm 1.06 (17)	29.12 \pm 0.50 (17)
<i>Iberolacerta bonnali</i>	30.90 \pm 0.28 (46)	21.88 \pm 0.34 (46)	25.78 \pm 0.59 (46)
<i>Iberolacerta monticola</i>	30.00 \pm 0.32 (43)	24.66 \pm 0.38 (43)	28.31 \pm 0.48 (43)

Tabla 9.5. Tabla resumen sobre la relación entre las temperaturas corporales (T_b) y las temperaturas del aire (T_a) para todas las poblaciones estudiadas del género *Iberolacerta*. Coeficientes de correlación lineal de Pearson (r), intercepto de la recta de regresión, y coeficiente de regresión (β), acompañados de sus correspondientes p-valores.

	N	r T_b - T_a	intercepto	β
<i>Iberolacerta cyreni</i>	40	0.505 p<0.0001	19.78	0.42 p<0.0001
<i>Iberolacerta galani</i> primavera	26	0.366 p=0.047	23.26	0.24 p=0.094
<i>Iberolacerta galani</i> verano	79	0.500 p<0.0001	21.26	0.34 p<0.0001
<i>Iberolacerta aurelioi</i> esquí	17	-0.382 p=0.065	44.67	-0.52 p=0.131
<i>Iberolacerta aurelioi</i> Sanfons	17	-0.147 p=0.287	31.00	-0.09 p=0.574
<i>Iberolacerta bonnali</i>	46	0.306 p=0.019	25.40	0.25 p=0.038
<i>Iberolacerta monticola</i>	43	0.420 p=0.003	21.45	0.35 p=0.005

En cuanto a la relación entre las temperaturas corporales y las del sustrato, hay que destacar la gran capacidad de adquirir calor por tigmotermia, (esto es, por conducción desde el sustrato) que muestran algunas poblaciones, sobre todo *I. monticola* en verano e *I. galani* durante la primavera (Tabla 9.6).

Tabla 9.6. Tabla resumen sobre la relación entre las temperaturas corporales (T_b) y las temperaturas del sustrato (T_s) para todas las poblaciones estudiadas del género *Iberolacerta*. Coeficientes de correlación lineal de Pearson (r), intercepto de la recta de regresión, y coeficiente de regresión (β), acompañados de sus correspondientes p-valores.

	N	r T_b - T_s	Intercepto	β
<i>Iberolacerta cyreni</i>	40	0.605 $p < 0.0001$	20.72	0.32 $p < 0.0001$
<i>Iberolacerta galani</i> primavera	26	0.730 $p < 0.0001$	16.05	0.47 $p < 0.0001$
<i>Iberolacerta galani</i> verano	79	0.698 $p < 0.0001$	17.20	0.45 $p < 0.0001$
<i>Iberolacerta aurelioi</i> esquí	17	0.277 $p = 0.141$	25.30	0.16 $p = 0.282$
<i>Iberolacerta aurelioi</i> Sanfons	17	0.635 $p = 0.003$	4.36	0.84 $p = 0.006$
<i>Iberolacerta bonnali</i>	46	0.440 $p = 0.001$	25.42	0.21 $p = 0.002$
<i>Iberolacerta monticola</i>	43	0.782 $p < 0.0001$	15.34	0.52 $p < 0.0001$

El cambio climático ya ha producido diversos impactos en la fauna y la flora a nivel mundial (Parmesan, 2006; Charmantier *et al.*, 2008; Logan *et al.*, 2013; Kaspari *et al.*, 2015). Las especies polares y las de montaña son las más vulnerables, y son los primeros grupos donde ya se han empezado a registrar extinciones (Parmesan, 2006; Huey *et al.*, 2012). Su impacto futuro en los seres vivos dependerá tanto de la biología de los organismos y de sus interacciones (Huey *et al.*, 2012; Gunderson y Leal, 2012), como de la respuesta que tengamos los humanos en cuanto a minimizar las actividades contaminantes y acertar con el esfuerzo que dediquemos a las acciones de conservación (Solomon *et al.*, 2007; Diffenbaugh y Field, 2013). Por lo tanto, es de suma importancia establecer la vulnerabilidad de las especies ante el cambio climático para poder priorizar las medidas de conservación (Pacifiçi *et al.*, 2015). El IPCC define la vulnerabilidad al cambio climático como la “predisposición a ser afectado negativamente por el cambio climático” (IPCC, 2014), incluso se ha desarrollado un índice de vulnerabilidad para evaluar el nivel que tiene cada especie (Young *et al.*, 2012).

De cualquier manera, la tendencia al rápido aumento de temperatura parece que se va a mantener, incluso en los escenarios de mayor sostenibilidad

ambiental (Kovacs *et al.*, 2014). Por lo tanto, para evitar la extinción de las especies de ectotermos es necesario que empecemos a tener en cuenta su biología térmica y las características térmicas de los hábitats, para adecuar cuanto antes las acciones de conservación a mitigar los impactos del calentamiento global (Araújo *et al.*, 2011; Dawson *et al.*, 2011). En Europa, las montañas ibéricas en las que habitan las especies del género *Iberolacerta* son unas de las zonas con mayor biodiversidad en reptiles endémicos, y que a la vez se hallan más expuestas en un futuro a extremos térmico (Figura 9.5; Araújo *et al.*, 2006; Nogués-Bravo *et al.*, 2008; Maiorano *et al.*, 2013; Ceia-Hasse *et al.*, 2014). Además, hay que tener muy en cuenta el llamado “efecto cascada”: el impacto del cambio climático sobre cualquier especie de un ecosistema puede descompensar todas las interacciones entre especies. Por ejemplo, si los artrópodos de los que se alimentan las lagartijas adelantasen su pico de actividad estival y éste dejase de coincidir con la época de reproducción, que es cuando las lagartijas necesitan más recursos tróficos, esa pérdida de sincronización fenológica podría derivar en una disminución de la eficacia biológica de las lagartijas, que a su vez podría repercutir en los depredadores de éstas. Estos desajustes producidos por el cambio en el clima en las interacciones entre especies pueden alterar gravemente las dinámicas de las comunidades, y parecen ser los impactos más frecuentes en la literatura científica sobre cambio climático, por lo que no se deben de ignorar (Ockendon *et al.*, 2014).

Respecto a las especies adaptadas al frío, como las del género *Iberolacerta*, es probable que el calentamiento global les beneficie durante unos años. En *Zootoca vivipara*, se ha documentado un impacto positivo del calentamiento global en el tamaño corporal y la reproducción (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006), a la vez que ha aumentado en la proporción de individuos más melanizados (Lepetz *et al.*, 2009), aunque la capacidad de dispersión de los juveniles de la

especie ha disminuido (Massot *et al.*, 2008). En la figura 9.1 se puede observar cómo el aumento de las temperaturas corporales que se ha producido en *I. cyreni* entre 1983 y 2012 lleva asociado un aumento de la eficacia biológica, según su norma de reacción térmica teórica (Bauwens *et al.*, 1995). Sin embargo, las normas de reacción térmica de los ectotermos están sesgadas hacia la izquierda (Figura 9.1; Angilletta, 2006; Martin y Huey, 2008). Esto conlleva una propiedad matemática, conocida como la desigualdad de Jensen, que se traduce en que el desplome del rendimiento una vez que se sobrepasa la temperatura óptima es drástico. Además, este desplome es mayor cuanto más especialista es un animal (Figura 9.4; Martin y Huey, 2008; Huey *et al.*, 2012).

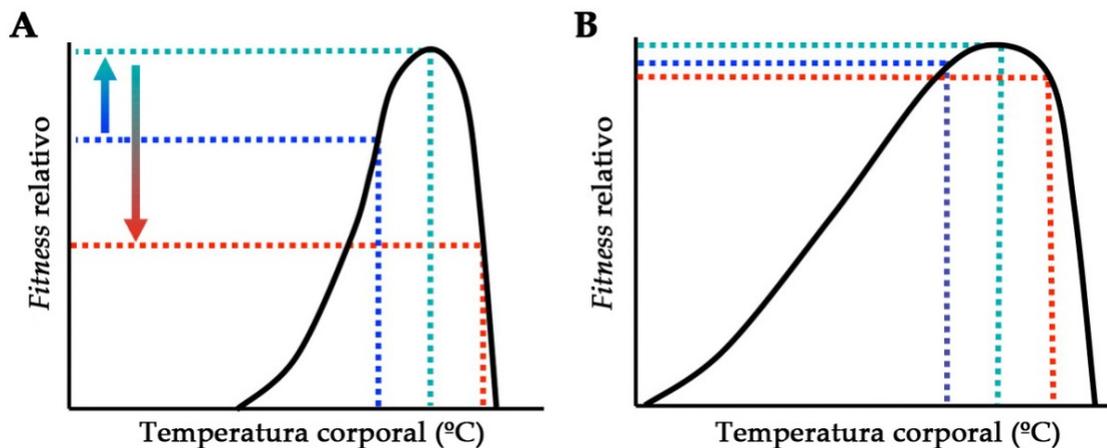


Figura 9.4. Curvas teóricas de la norma de reacción térmica de la eficacia biológica o *fitness* de un ectotermo especialista (A) y uno más generalista (B) (obtenidas de Huey *et al.*, 2012). Debido a la propiedad conocida como desigualdad de Jensen, el cambio en el *fitness* ante el mismo aumento de las temperaturas corporales es diferente si el incremento se produce antes de haber llegado al óptimo térmico que si se produce después. Con un incremento de la temperatura corporal antes de haber llegado al óptimo térmico (desde la línea azul oscura hasta la azul clara), el *fitness* aumenta, y ese aumento es mayor en los especialistas (A) que en los generalistas (B). Sin embargo, como las curvas están sesgadas hacia la izquierda, si ese mismo incremento de la temperatura corporal se produce una vez que se ha sobrepasado el óptimo (desde la línea azul clara a la roja), la disminución en el *fitness* es mayor que lo que fue el incremento, y más drástico aún para los animales especialistas (A) que para los generalistas (B).

Esta propiedad de las normas de reacción térmica conlleva un peligro añadido para las lagartijas del género *Iberolacerta*, con el aumento de las temperaturas debido al cambio climático. En la curva de *I. cyreni* se observa que

un aumento medio de las temperaturas corporales de 5 °C llegaría al óptimo de eficacia biológica, de manera que cualquier aumento a partir de ahí supondría un gran desplome de la eficacia biológica que podría llevar a la extinción de la especie (Figura 9.1).

En el Capítulo 4 hemos demostrado empíricamente cómo *I. cyreni* aprovecha su comportamiento de termorregulación para que el aumento de sus temperaturas corporales no sea tan grande como el aumento de las temperaturas ambientales, esto es, manifiesta el efecto Bogert. Este efecto Bogert puede seguir protegiendo a las lagartijas de montaña durante un tiempo, pero habría un momento en el que, sencillamente, las temperaturas operativas inferiores disponibles en el hábitat ya serían demasiado elevadas como para permitir un rendimiento correcto de las funciones fisiológicas, y, en última instancia, de la eficacia biológica (Huey *et al.*, 2012).

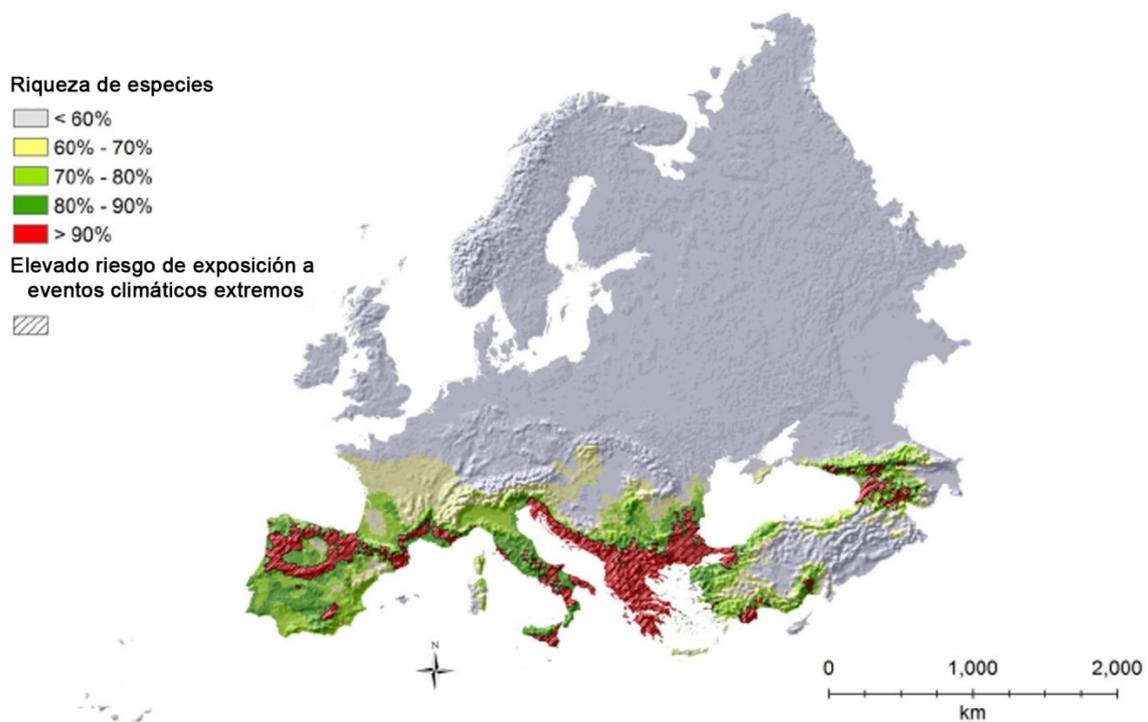


Figura 9.5. En este mapa de Maiorano *et al.* (2013) se puede ver cómo los hábitats de *Iberolacerta* se encuentran entre los prioritarios a conservar de toda Europa, ya que son áreas con un gran número de especies endémicas o *hotspots* y a la vez sufren un gran riesgo de exposición a eventos climáticos extremos según todos los escenarios de cambio climático (Maiorano *et al.*, 2013).

En un estudio específico sobre los efectos de cambio climático en anfibios y reptiles de la Península Ibérica se predice que, incluso en el mejor de los escenarios de reducción de emisión de gases invernadero, *I. aranica*, *I. bonnali* e *I. aurelioi* habrán perdido todo su hábitat favorable en 2020, *I. monticola* antes de 2050, e *I. cyreni* antes de 2080 (Carvalho *et al.*, 2010). En ese trabajo se tuvieron en cuenta las condiciones generales de los hábitats, y no las condiciones particulares de los microhábitats que los componen, a la escala que afecta a las lagartijas, por lo que es probable que el efecto Bogert mejore esas previsiones, permitiendo más tiempo de condiciones favorables que el obtenido en este tipo de estudios, para las especies que se termorregulan de manera eficaz. Otra predicción en las montañas mediterráneas pronostica un aumento de entre 1.4 y 5.18 °C para 2085, acompañado de un fuerte aumento de la sequía (Nogués-Bravo *et al.*, 2008). La predicción de aumento global para el planeta es de 4.3 °C en 2100 (Pacifi *et al.*, 2015). Todo apunta a que el riesgo de extinción a lo largo del siglo XXI es muy elevado para estas especies de alta montaña del género *Iberolacerta*.

Cuando llegase el momento de que las temperaturas ambientales sólo permitiesen obtener temperaturas superiores al óptimo, los ectotermos adaptados al frío sólo tendrían dos opciones para evitar la extinción: (1) migrar a áreas térmicamente adecuadas, y (2) adaptarse a las nuevas condiciones más cálidas (Berg *et al.*, 2010; Gunderson y Stillman, 2015). Muchas especies ya han migrado hacia zonas más frías (Chen *et al.*, 2011). El problema con las especies de *Iberolacerta* es que viven en las cumbres de las montañas, aisladas de otras poblaciones por tierras más bajas y cálidas que no les son favorables, por lo que no tienen dónde migrar cuando las temperaturas de sus hábitats les fueren a mantener temperaturas corporales que superen sus óptimos fisiológicos (Berg *et al.*, 2010). Por lo tanto, tendrían que adaptarse a las nuevas condiciones más cálidas, o se extinguirían. El problema es que la plasticidad fenotípica y la

evolución de los límites térmicos máximos son muy lentas y es poco probable que se adecúen al ritmo de calentamiento global que se espera durante este siglo (Huey *et al.*, 2012; Gunderson y Stillman, 2015). Este lento patrón de adaptación de las temperaturas críticas máximas parece ser global en los diferentes taxones animales, sobre todo en los terrestres (Gunderson y Stillman, 2015) y ya se ha demostrado en algunos reptiles como los *Anolis* (Muñoz *et al.*, 2014), por lo que podemos suponer que probablemente será similar en el género *Iberolacerta*. Por lo tanto, el comportamiento, y en concreto el efecto Bogert, es un “arma de doble filo”, que permite a las lagartijas sufrir menos variaciones térmicas mientras están activas, maximizando así su rendimiento fisiológico, pero que a la vez ralentiza la evolución de los límites térmicos superiores, como las temperaturas críticas máximas, lo que puede convertirse en una fuerte restricción para la supervivencia de los ectotermos termorreguladores ante un panorama de calentamiento global continuado (Martin y Huey, 2008; Gunderson y Stillman, 2015). Además, aunque los adultos contrarresten eficazmente el efecto del calentamiento global gracias al efecto Bogert, los huevos seguirían expuestos al aumento de las temperaturas, ya que la termorregulación de las puestas por parte de las madres, aunque existe (e.g. Shine, 2012), tendría un efecto limitado en especies ovovivíparas (ver una discusión en Huey y Tewksbury, 2009).

Las *Iberolacerta* no se adaptaron a las temperaturas más elevadas después de las glaciaciones pasadas, si no que fueron quedando relegadas a las montañas según el terreno en el que habitaban se iba volviendo más cálido (Carranza *et al.*, 2004; Crochet *et al.*, 2004; Mouret *et al.*, 2011). Esto hace pensar que si en el pasado no se adaptaron al aumento de las temperaturas ambientales, difícilmente van a conseguir adaptarse al calentamiento global, que conlleva el incremento de temperatura más rápido que hayan conocido estas especies (Diffenbaugh y Field, 2013)

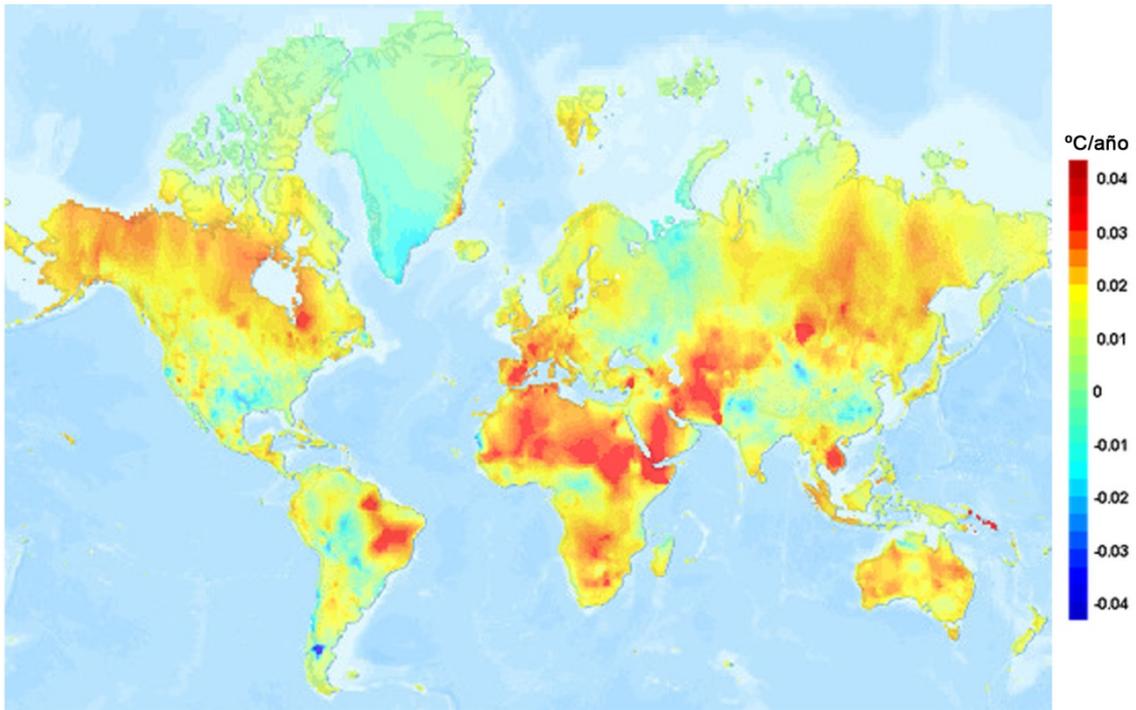


Figura 9.6. Mapa en el que se muestra el cambio en las temperaturas de junio y agosto que se ha experimentado entre 1951 y 2001. Mapa elaborado con la herramienta *Climate Wizard* (Girvetz et al., 2009).

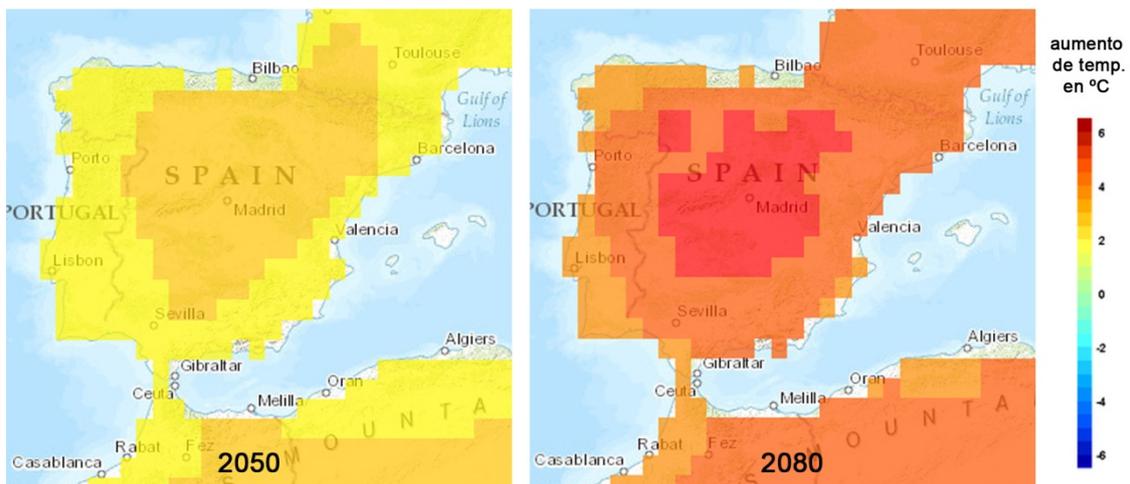


Figura 9.7. El IPCC pronostica un aumento de aproximadamente 2-3 °C en las montañas ibéricas a mediados del siglo XXI, y de más de 4-5 °C hacia finales del siglo XXI para los meses de verano, según las emisiones actuales. Si pasásemos a un desarrollo sostenible, el incremento se podría reducir casi a la mitad. Mapa elaborado con la herramienta *Climate Wizard* (Girvetz et al., 2009).

Por todo ello, es evidente que hay que dedicar grandes esfuerzos en la conservación de estas lagartijas endémicas de alta montaña del género *Iberolacerta*, evaluando la biología térmica de las especies y las características térmicas de los hábitats, para conservar los lugares donde existan mayores posibilidades para evadir la extinción durante este siglo (Araújo *et al.*, 2011; Crossman *et al.*, 2012; Maiorano *et al.*, 2013). Además, las lagartijas serranas habitan áreas con gran biodiversidad de endemismos, que es prioritario proteger (Figura 9.5; Maiorano *et al.*, 2013). Entre las medidas de conservación que se están proponiendo ante el cambio climático, lo más útil para estas especies parece la protección absoluta de sus áreas de distribución y la creación y de corredores que mejoren la conectividad entre las poblaciones (Groves *et al.*, 2012). Además, es necesario profundizar en el conocimiento de su biología térmica, unirlo a las predicciones sobre la evolución del clima en sus áreas de distribución para generar modelos de predicción, y realizar un seguimiento de las poblaciones que permita conocer en todo momento los impactos que se están produciendo sobre estas especies y sus ecosistemas, para adecuar, si fuera necesario, futuras medidas de conservación más intervencionistas (Groves *et al.*, 2012). Incluso si a largo plazo no pudiéramos evitar la extinción de las lagartijas serranas, sus hábitats de alta montaña servirán como refugio para otras especies, que aumentarán su distribución en altitud para vivir en lugares térmicamente favorables cuando los suyos se hayan vuelto demasiado cálidos, como hicieron varias veces en el pasado las *Iberolacerta*. Por lo tanto, cualquier esfuerzo de protección estas zonas será útil para un gran número de especies como refugio climático (Shoo *et al.*, 2011).



Capítulo **10**
Conclusiones

Conclusiones

1. El meta-análisis ha revelado que la estacionalidad es el factor que más influye en los resultados de los estudios de biología térmica de la familia Lacertidae, seguida por el hábitat de estudio, y por encima del tamaño corporal, la insularidad o la altitud.
2. Los estudios futuros habrían de tener en cuenta la variación estacional, tanto para estudiar en más detalle su influencia en la ecología de los ectotermos, como para evitar comparaciones de resultados de biología térmica obtenidos en diferentes estaciones, que no serían comparables.
3. Las temperaturas estivales del hábitat de *Iberolacerta cyreni* han aumentado significativamente en más de 4.5 °C durante 25 años de cambio climático. Sin embargo, las temperaturas corporales han aumentado en menor medida durante este periodo de tiempo.
4. La relación lineal entre las temperaturas corporales de *I. cyreni* y las del aire y el sustrato no han cambiado en estos 25 años. Estos resultados suponen la primera evidencia de un lacértido manifestando el efecto Bogert.
5. *Iberolacerta galani* modifica sus preferencias térmicas entre primavera y verano, de manera que este cambio en el rango óptimo de temperaturas contribuye significativamente a aumentar su eficacia de termorregulación en ambas estaciones.
6. *Iberolacerta galani* y *Podarcis bocagei* poseen diferentes requerimientos en el nicho térmico cuando coexisten en sintopía: la lagartija leonesa es una especialista de temperaturas bajas, mientras que la lagartija de Bocage es

más generalista y prefiere temperaturas más elevadas. Sus rangos de temperaturas preferidas en verano no solapan.

7. *I. galani* y *P. bocagei* seleccionan diferentes sustratos de termorregulación: la lagartija leonesa prefiere grandes bloques de roca a cierta altura sobre el suelo, mientras que la lagartija de Bocage selecciona activamente sustratos de tierra y hojarasca, evitando ambas los sustratos herbáceos. Ambas logran eficacias de termorregulación excelentes, por lo que parece que el reparto de recursos térmicos evitaría la competencia.
8. El viento limita significativamente la termorregulación de las lagartijas, como se ha demostrado en *I. aurelioi*. Por lo tanto, es un factor importante que ha de considerarse al llevar a cabo las evaluaciones de impacto ambiental de las estaciones de esquí que ocupan el hábitat de esta especie.
9. Las cinco especies del género *Iberolacerta* son especialistas en temperaturas bajas. Esta característica es muy importante de cara al efecto que el calentamiento global pueda tener sobre las lagartijas serranas, ya que cuanto más especialista es un ectotermo, más decae su eficacia biológica cuando sus temperaturas corporales sobrepasan el óptimo fisiológico.
10. El hecho de habitar en zonas de alta montaña, donde no podrían emigrar a lugares más fríos, unido al hecho de ser especialistas de bajas temperaturas, convierte a estas lagartijas en uno de los grupos animales más vulnerables ante el cambio climático.



Capítulo **11**
Referencias

- Adolph, S.C., Porter, W.P., 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist* 142, 272-295.
- Aguado, S., Braña, F., 2014. Thermoregulation in a cold-adapted species (Cyren's Rock Lizard, *Iberolacerta cyreni*): influence of thermal environment and associated costs. *Canadian Journal of Zoology* 92, 955-964.
- Amat, F., Pérez-Mellado, V., Hernández-Estévez, J., García-Díez, T., 2008. Dietary strategy of a Pyrenean lizard, *Iberolacerta aurelioi*, living in a poor resources alpine environment. *Amphibia-Reptilia* 29, 329-336.
- Amo, L., López, P., Martín, J., 2006. Nature-based tourism as a form of predation risk affects body condition and health state of *Podarcis muralis* lizards. *Biological Conservation* 131, 402-409.
- Amo, L., López, P., Martín, J., 2007a. Pregnant female lizards *Iberolacerta cyreni* adjust refuge use to decrease thermal costs for their body condition and cell-mediated immune response. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 307, 106-112.
- Amo, L., López, P., Martín, J., 2007b. Refuge use: A conflict between avoiding predation and losing mass in lizards. *Physiology & Behavior* 90, 334-343.
- Amo, L., López, P., Martín, J., 2007c. Habitat deterioration affects body condition of lizards: A behavioral approach with *Iberolacerta cyreni* lizards inhabiting ski resorts. *Biological Conservation* 135, 77-85.
- Angilletta, M.J., 2001. Thermal and physiological constraints on energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology* 82, 3044-3056.

- Angilletta, M.J., 2006. Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology* 31, 541-545.
- Angilletta, M.J., 2009. *Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
- Angilletta, M.J., Dunham, A.E., 2003. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist* 162, 332-342.
- Angilletta, M.J., Hill, T., Robson, M.A., 2002a. Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: a case of study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology* 27, 199-204.
- 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., Niewairowski, P.H., Navas, C.A., 2002b. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27, 249-268.
- Angilletta, M.J., Steury, T.D., Sears, M.W., 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology* 44, 498-509.
- Aragón, P., López, P., Martín, J., 2001. Seasonal changes in activity and spatial and social relationships of the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Canadian Journal of Zoology* 79, 1965-1971.

- Araújo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D., Thuiller, W. 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology letters* 14, 484-492.
- Araújo, M.B., Thuiller, W., Pearson, R.G., 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33, 1712-1728.
- Argüello, J.A., 1991. Dieta de una población cantábrica de *Lacerta monticola* (Sauria: Lacertidae). *Graellsia* 46, 247-252.
- Argüello, J.A., Salvador, A. 1988. Actividad, selección de hábitat y temperaturas corporales de *Lacerta monticola* en una localidad de la Cordillera Cantábrica (Sauria, Lacertidae). *Revista Española de Herpetología* 3, 29-40.
- Arnold, E.N., 1987. Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology Series B* 1, 739-782.
- Arnold, E.N., Arribas, O., Carranza, S., 2007. Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. *Zootaxa* 1430, 1-86.
- Arnqvist, G., Wooster, D., 1995. Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 236-240.
- Arribas, O., 1994. Una nueva especie de lagartija de los Pirineos Orientales: *Lacerta (Archaeolacerta) aurelioi* sp. nov. (Reptilia: Lacertidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino* 12, 327-351.
- Arribas, O., 1997. *Lacerta aurelioi* Arribas, 1994. En: Pleguezuelos, J. M. (ed.). *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal*.

Monografías de Herpetología, vol. 3. Colección Monográfica Tierras del Sur. Universidad de Granada – Asociación Herpetológica Española, Granada, pp. 216-218.

Arribas, O., 1999. Biogeografía del Piso Alpino y su congruencia con la distribución y diferenciación geográfica de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos (*Archaeolacerta*, s.l.). *Lucas Mallada* 9, 9-33.

Arribas, O., 1999. Taxonomic revision of the Iberian “*Archaeolacertae*” II: Diagnosis, morphology and geographic variation of ‘*Lacerta aurelioi*’ Arribas, 1994. *Herpetozoa* 11, 155-180.

Arribas, O., 2002. *Lacerta aurelioi*. En: Pleguezuelos, J.M., Márquez, R., Lizana, M. (eds.). *Atlas y Libro Rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Asociación Herpetológica Española, Madrid, pp. 218-219.

Arribas, O., 2004a. *Lacerta aurelioi* Arribas, 1994. Lagartija pallaresa. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Asociación Herpetológica Española, Madrid, pp. 218-219.

Arribas, O., 2004b. *Lacerta bonnali* Lantz, 1927. Lagartija pirenaica. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Asociación Herpetológica Española, Madrid, pp. 223-224.

Arribas, O., 2009. Habitat selection, thermoregulation and activity of the Pyrenean Rock Lizard *Iberolacerta bonnali* (Lanz, 1927) (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* 22, 145-166.

- Arribas, O. 2010. Activity, microhabitat selection and thermal behavior of the Pyrenean Rock Lizards *Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993), *I. aurelioi* (Arribas, 1994) and *I. bonnali* (Lantz, 1927) (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa* 23, 3-23.
- Arribas, O., Carranza, S., 2004. Morphological and genetic evidence of the full species status of *Iberolacerta cyreni martinezricai* (Arribas, 1996). *Zootaxa* 634, 1-24.
- Arribas, O., Galán, P., 2005. Reproductive characteristics of the Pyrenean High-Mountain Lizards: *Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993), *Ib. aurelioi* (Arribas, 1994) and *Ib. bonnali* (Lantz, 1927). *Animal Biology* 55, 163-190.
- Arribas, O., Carranza, S., Odierna, G., 2006. Description of a new endemic species of mountain lizard from Northwestern Spain: *Iberolacerta galani* sp. nov. (Squamata: Lacertidae). *Zootaxa* 2240, 1-55.
- Asbury, D.A., Angilletta, M.J., 2010. Thermodynamic effects on the evolution of performance curves. *The American Naturalist* 176, E40-E49.
- Ashton, K.G., Feldman, C.R., 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57, 1151-1163.
- Autumn, K., DeNardo, D.F., 1995. Behavioral thermoregulation increases growth rate in a nocturnal lizard. *Journal of Herpetology* 29, 157-162.
- Avery, R.A., Bedford, J.D., Newcombe, C.P., 1982. The role of thermoregulation in lizard biology: predatory efficiency in a temperate diurnal basker. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11, 261-267.

- Báez, M., 1985. Datos sobre la termorregulación de *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae). *Bonner Zoologische Beiträge* 36, 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., Garland, T., Castilla, A.M., Van Damme, R., 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution* 49, 848-863.
- 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.
- 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, 369-376.
- Berg, M.P., Kiers, E.T., Driessen, G., Van Der Heijden, M., Kooi, B.W., Kuenen, F., Liefting, M., Verhoef, H.A., Ellers, J., 2010. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology* 16, 587-598.

- Besson, A., Cree, A., 2010. A cold-adapted reptile becomes a more effective thermoregulator in a thermally challenging environment. *Oecologia* 163, 571-581.
- Blouin-Demers, G., Nadeau, P., 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behaviour. *Ecology* 86, 560-566.
- Borenstein, M., Hedges, L.V., Higgins, J.P.T., Rothstein, H.R., 2009. Criticisms of Meta-Analysis. En: *Introduction to Meta-Analysis*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 377-387.
- Borenstein, M., Hedges, L.V., Higgins, J.P.T., Rothstein, H.R., 2010. A basic introduction to fixed-effect and random-effects models for meta-analysis. *Research Synthesis Methods* 1, 97-111.
- Braña, F., Bea, A., Arrayago, M.J., 1991. Egg retention in lacertid lizards: relationships with reproductive ecology and the evolution of viviparity. *Herpetologica* 47, 218-226.
- Buckley, L.B., Ehrenberger, J.C., Angilletta, M.J., 2015. Thermoregulatory behaviour limits local adaptation of thermal niches and confers sensitivity to climate change. *Functional Ecology* 29, 1038-1047.
- Buckley, L.B., Roughgarden, J., 2005. Lizard habitat partitioning on islands: the interaction of local and landscape scales. *Journal of Biogeography* 32, 2113-2121.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2004. Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33, 261-304.

- Butler, M.W., Stahlschmidt, Z.R., Ardia, D.R., Davies, S., Davis, J., Guillette Jr, L.J., Johnson, N., McCormick, S.D., McGraw, K.J., DeNardo, D.F., 2013. Thermal sensitivity of immune function: evidence against a generalist-specialist trade-off among endothermic and ectothermic vertebrates. *The American Naturalist* 181, 761-774.
- Capula, M., Corti, C., Lo Cascio, P., Luiselli, L., 2014. Thermal ecology of the Aeolian wall lizard, *Podarcis raffonei*. What about body temperatures in microinsular lizards?, En: Capula, M., Corti, C. (eds) *Scripta Herpetologica. Studies on Amphibians and Reptiles in honour of Benedetto Lanza. Monographie della Societas Herpetologica Italica - III*. Edizioni Belbedere, Latina, pp. 39-47.
- Carranza, S., Arnold, E.N., Amat, F., 2004. DNA phylogeny of *Lacerta* (*Iberolacerta*) and other lacertine lizards (Reptilia: Lacertidae): did competition cause long-term mountain restriction? *Systematics and Biodiversity* 2, 57-77.
- Carrascal, L.M., López, P., Martín, J., Salvador, A., 1992. Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. *Ethology* 92, 143-154.
- Carvalho, S.B., Brito, J.C., Crespo, E.J., Possingham, H.P., 2010. From climate change predictions to actions – conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology* 16, 3257-3270.
- Castilla, A.M., Bauwens, D., 1991. Thermal biology, microhabitat selection, and conservation of the insular lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Oecologia* 85, 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, 253-274.
- Ceia-Hasse, A., Sinervo, B., Vicente, L., Pereira, H.M., 2014. Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography* 37, 679-688.
- Chen, I. C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333, 1024-1026.
- Chevin, L.M., Lande, R., Mace, G.M., 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology* 8, e1000357. doi:10.1371/journal.pbio.1000357
- Clusella-Trullas, S., van Wyk, J.H., Spotila, J.R., 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 32, 235-245.
- Cowles, R.A., 1940. Additional implications of reptilian sensitivity to high temperatures. *The American Naturalist* 74, 542-561.
- Cowles, R.A., Bogert, C.M., 1974. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83, 261-296.
- Crawley, M.J., 2007. *The R book*. Wiley, Chichester, UK.
- Crochet, P.A., Chaline, O., Surget-Groba, Y., Debain, C., Cheylan, M., 2004. Speciation in mountains: phylogeography and phylogeny of the rock

lizards genus *Iberolacerta* (Reptilia: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30, 860-866.

Crossman, N.D., Bryan, B.A., Summers, D.M., 2012. Identifying priority areas for reducing species vulnerability to climate change. *Diversity and Distributions*, 18, 60-72.

Chamaillé-Jammes, S., Massot, M., Aragón, P., Clobert, J., 2006. Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology* 12, 392-402.

Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B., Sheldon, B.C., 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320, 800-803.

Christian, K.A., Tracy, C.R., Tracy, R., 2006. Evaluating thermoregulation in reptiles: an appropriate null model. *The American Naturalist* 168, 421-430.

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, 1830-1836.

Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C., Mace, G.M., 2011. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science* 332, 53-58.

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

- DeWitt, T., Langerhans, R., 2004. Integrated solutions to environmental heterogeneity: theory of multimoment reaction norms. En: DeWitt, T., Scheiner, S.M. (eds.). *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*, Oxford University Press, USA, pp. 98-111.
- Díaz, J.A., 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology* 11, 79-89.
- Díaz, J.A., Bauwens, D., Asensio, B., 1996. A comparative study of the relation between heating rates and ambient temperatures in lacertid lizards. *Physiological Zoology* 69, 1359-1383.
- Díaz, J.A., Cabezas-Díaz, S., 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Functional Ecology* 18, 867-875.
- Díaz, J.A., Cabezas-Díaz, S., Salvador, A., 2005. Seasonal changes in the thermal environment do not affect microhabitat selection by *Psammodromus algirus* lizards. *Herpetological Journal* 15, 295-298.
- 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.
- Diego-Rasilla, F.J., 2003. Influence of predation pressure on the escape behaviour of *Podarcis muralis* lizards. *Behavioural Processes* 63, 1-7.
- Diffenbaugh, N.S., Field, C.B., 2013. Changes in ecologically critical terrestrial climate conditions. *Science* 341, 486-492.

- Dillon, M.E., Frazier, M.R., 2006. *Drosophila melanogaster* locomotion in cold thin air. *Journal of Experimental Biology* 209, 364-371.
- Domínguez, J.F., Salvador, A., 1990. Disponibilidad y uso de recursos tróficos por *Lacerta schreiberi* y *Podarcis bocagei* en simpatria en una localidad de la Cordillera Cantábrica, España. *Amphibia-Reptilia* 11, 237-246.
- Downes, S., 2001. Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology* 82, 2870-2881.
- Downes, S., Bauwens, D., 2002. An experimental demonstration of direct behavioural interference in two Mediterranean lacertid lizard species. *Animal Behaviour* 63, 1037-1046.
- Downes, S., Hofer, A.M., 2004. Antipredatory behaviour in lizards: interactions between group size and predation risk. *Animal Behaviour* 67, 485-492.
- Downes, S., Shine, R., 1998. Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal Behaviour* 55, 1387-1396.
- Du, W.G., Yan, S.J., Ji, X., 2000. Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*. *Journal of Thermal Biology* 25, 197-202.
- Duvdevani, I., Borut, A., 1974. Mean body temperature and heat absorption in four species of *Acanthodactylus* lizards (Lacertidae). *Herpetologica* 30, 176-181.
- Galán, P., 1994a. Conducta de puesta, de eclosión y de los recién nacidos en *Podarcis bocagei*. *Doñana, Acta Vertebrata* 21, 169-182.

- Galán, P., 1994b. Selección del microhábitat en una población de *Podarcis bocagei* del noroeste ibérico. *Doñana, Acta Vertebrata* 21, 153-168.
- Galán, P., 1997. Colonization of spoil benches of an opencast lignite mine in northwest Spain by amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 79, 187-195.
- Galán, P., 2004. Structure of a population of the lizard *Podarcis bocagei* in northwest Spain: variations in age distribution, size distribution and sex ratio. *Animal Biology* 54, 57-75.
- Garrido, M., Pérez-Mellado, V., 2015. Human pressure, parasitism and body condition in an insular population of a Mediterranean lizard. *European Journal of Wildlife Research* 1-5, doi: 10.1007/s10344-015-0915-7.
- Gates, D.M., 1980. *Biophysical ecology*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Gaston, K.J., Chown, S.L., 1999. Elevation and climatic tolerance: a test using dung beetles. *Oikos* 86, 584-590.
- Girvetz, E.H., Zganjar, C., Raber, G.T., Maurer, E.P., Kareiva, P., Lawler, J.J., 2009. Applied climate-change analysis: the climate wizard tool. *PLoS One* 4, e8320.
- Glanville, E., Seebacher, F., 2006. Compensation for environmental change by complementary shifts of thermal sensitivity and thermoregulatory behaviour in an ectotherm. *Journal of Experimental Biology* 209, 4869-4877.
- Glass, G.V., 1976. Primary, secondary, and meta-analysis of research. *Educational Researcher* 5, 3-8.

- Goller, M., Goller, F., French, S.S., 2014. A heterogeneous thermal environment enables remarkable behavioral thermoregulation in *Uta stansburiana*. *Ecology and Evolution* 4, 3319-3329.
- Grabherr, G., Nagy, L., Thompson, D.B.A. 2003. An outline of Europe's alpine areas. *Ecological Studies* 167, 3-12.
- Grant, P.R., 1998. *Evolution on Islands*. Oxford University Press, Oxford.
- Grbac, I., Bauwens, D., 2001. Constraints on Temperature Regulation in Two Sympatric *Podarcis* Lizards during Autumn. *Copeia* 2001, 178-186.
- Groves, C.R., Game, E.T., Anderson, M.G., Cross, M., Enquist, C., Ferdana, Z., Girvetz, E., Gondor, A., Hall, K.R., Higgins, J., Marshall, R., Popper, K., Schill, S., Shafer, S.L., 2012. Incorporating climate change into systematic conservation planning. *Biodiversity and Conservation*, 21, 1651-1671.
- Gunderson, A.R., Leal, M., 2012. Geographic variation in vulnerability to climate warming in a tropical Caribbean lizard. *Functional Ecology* 26, 783-793.
- Gunderson, A.R., Stillman, J.H., 2015. Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, doi: 10.1098/rspb.2015.0401
- 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.
- Hedges, L.V., Olkin, I., 1985. *Statistical methods for meta-Analysis*. Academic Press.

- Herczeg, G., Gonda, A., Saarikivi, J., Merilä, J., 2006. Experimental support for the cost-benefit model of lizard thermoregulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60, 405-414.
- Herczeg, G., Herrero, A., Saarikivi, J., Gonda, A., Jännti, 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, 485-488.
- Herrel, A., James, R.S., Van Damme, R., 2007. Fight versus flight: physiological basis for temperature-dependent behavioral shifts in lizards. *Journal of Experimental Biology* 210, 1762-1767.
- 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., 1981. Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. *Ecology* 62 515-521.
- Hertz, P.E., Nevo, E., 1981. Thermal biology of four israeli agamid lizards in early summer. *Israel Journal of Zoology* 30, 190-210.

- 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.T., Thompson, S.G., Deeks, J.J., Altman, D.G., 2003. Measuring inconsistency in meta-analyses. *BMJ : British Medical Journal* 327, 557-560.
- Huey, R.B., 1974. Behavioral Thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science* 184, 1001-1003.
- Huey, R.B., 1991. Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* 137, S91-S115.
- Huey, R.B., Pianka, E.R., 2007. Lizard thermal biology: do genders differ?. *The American Naturalist* 170, 473-478.
- Huey, R.B., Slatkin, M., 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51, 363-384.
- Huey, R.B., Stevenson, R.D., 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist* 19, 357-366.
- Huey, R.B., Tewksbury, J.J., 2009. Can behavior douse the fire of climate warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 3647-3648.
- Huey, R.B., Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Vitt, L.J., Hertz, P.E., Pérez, H.J.Á., Garland, T., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate

warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, 1939-1948.

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., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Holtum, J.A., Jess, M., Williams, S.E., 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 367, 1665-1679.

Hunter, J.E., Schmidt, F.L., 1990. *Methods of meta-analysis: correcting error and bias in research findings*. Sage Publications, Newbury Park, CA.

Hunter, J.E., Schmidt, F.L., 2004. *Methods of meta-analysis* (Segunda Edición). Sage Publications, Newbury Park, CA.

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, 211-220.

IPCC, 2014. Summary for policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Field, C.B., Barros, V.R., Dokken, D.J., Mach, K.J., Mastrandrea, M.D., Bilir, T.E., Chatterjee, M., Ebi, K.L., Estrada, Y.O., Genova, R.C., Girma, B., Kissel, E.S., Levy, A.N., MacCracken, S.,

Mastrandrea, P.R., White, L.L. (eds.]. Cambridge University Press, NY, USA, pp. 1-32.

Janzen, D.H., 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist* 101, 233-249.

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* 247, 831-836.

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

Kaspari, M., Clay, N.A., Lucas, J., Yanoviak, S.P., Kay, A., 2015. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Global Change Biology* 21, 1092-1102.

Kearney, M., 2013. Activity restriction and the mechanistic basis for extinctions under climate warming. *Ecology Letters* 16, 1470-1479.

Kearney, M., Shine, R., Porter, W.P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 3835-3840.

Kingsolver, J.G., Huey, R.B., 2008. Size, temperature, and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research* 10, 251.

Kingsolver, J.G., Izem, R., Ragland, G.J., 2004. Plasticity of Size and Growth in Fluctuating Thermal Environments: Comparing Reaction Norms and Performance Curves. *Integrative and Comparative Biology* 44, 450-460.

- Koricheva, J., Gurevitch, J., Mengersen, K., 2013. *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press.
- Körner, C., 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Science & Business Media.
- Körner, C., 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology & evolution* 22, 569-574.
- Kovats, R.S., R. Valentini, L.M. Bouwer, E. Georgopoulou, D. Jacob, E. Martin, M. Rounsevell, and J.-F. Soussana, 2014. Europe. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Barros, V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1267-1326.
- Labra, A., Pienaar, J., Hansen, T.F., 2009. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist* 174, 204-220.
- Leal, M., Gunderson, A.R., 2012. Rapid change in the thermal tolerance of a tropical lizard. *The American Naturalist* 180, 815-822.
- Le Galliard, J.F., Massot, M., Baron, J.P., Clobert, J., 2012. Ecological effects of climate change on European reptiles. En: Brodie, J.F., Post, E., Doak, D. (eds). *Conserving wildlife populations in a changing climate*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 179-203.

- Lepetz, V., Massot, M., Chaine, A.S., Clobert, J., 2009. Climate warming and the evolution of morphotypes in a reptile. *Global Change Biology* 15, 454-466.
- Logan, M.L., Cox, R.M., Calsbeek, R., 2014. Natural selection on thermal performance in a novel thermal environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 14165-14169.
- Logan, M.L., Fernandez, S.G., Calsbeek, R., 2015. Abiotic constraints on the activity of tropical lizards. *Functional Ecology* 29, 694–700, doi: 10.1111/1365-2435.12379.
- Logan, M.L., Huynh, R.K., Precious, R.A., Calsbeek, R.G., 2013. The impact of climate change measured at relevant spatial scales: new hope for tropical lizards. *Global Change Biology* 19, 3093-3102.
- López, P., Hawlena, D., Polo, V., Amo, L., Martín, J., 2005. Sources of interindividual shy-bold variations in antipredatory behaviour of male Iberian rock-lizards. *Animal Behaviour* 69, 1-9.
- Lortie, C. J., Stewart, G., Rothstein, H., Lau, J., 2015. How to critically read ecological meta-analyses. *Research Synthesis Methods* 6, 124–133, doi: 10.1002/jrsm.1109.
- Magnuson, J.J., Crowder, L.B., Medvick, P.A., 1979. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* 19, 331-343.
- Maia-Carneiro, T., Dorigo, T.A., Rocha, C.F.D., 2012. Influences of seasonality, thermal environment and wind intensity on the thermal ecology of Brazilian sand lizards in a restinga remnant. *South American Journal of Herpetology* 7, 241-251.

- Maiorano, L., Amori, G., Capula, M., Falcucci, A., Masi, M., Montemaggiore, A., *et al.*, 2013. Threats from Climate Change to Terrestrial Vertebrate Hotspots in Europe. *PLoS ONE* 8, e74989. doi:10.1371/journal.pone.0074989.
- Márquez, R., Cejudo, D., Pérez-Mellado, V., 1997. Selected body temperatures of four lacertid lizards from the Canary Islands. *Herpetological Journal* 7, 122-124.
- Martín, J., López, P., 2001. Repeated predatory attacks and multiple decisions to come out from a refuge in an alpine lizard. *Behavioral Ecology* 12, 386-389.
- Martín, J., Lopez, P., 2013. Effects of global warming on sensory ecology of rock lizards: increased temperatures alter the efficacy of sexual chemical signals. *Functional Ecology* 27, 1332-1340.
- Martín, J., Salvador, A. 1992. Tail loss consequences on habitat use by the Iberian Rock lizard *Lacerta monticola*. *Oikos* 65, 328-333.
- Martín, J., Salvador, A., 1993. Thermoregulatory behaviour of rock lizards in response to tail loss. *Behaviour* 124, 123-136.
- Martín, J., Salvador, A., 1997a. Effects of tail loss on the time-budgets, movements, and spacing patterns of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Herpetologica* 53, 117-125.
- Martín, J., Salvador, A., 1997b. Microhabitat selection by the Iberian rock lizard *Lacerta monticola*: Effects on density and spatial distribution of individuals. *Biological Conservation* 79, 303-307.

- Martín, J., López, P., Polo, V., 2009. Temporal patterns of predation risk affect antipredator behaviour allocation by Iberian rock lizards. *Animal Behaviour* 77, 1261-1266.
- Martin, T.L., Huey, R.B., 2008. Why "suboptimal" is optimal: Jensen's Inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist* 171, E102-E118.
- Martín-Vallejo, J., 1990. *Uso del espacio y del tiempo en dos especies simpátricas del género Podarcis Wagler, 1830..* Tesis de Licenciatura. Universidad de Salamanca, Salamanca, 72 pp.
- Martín-Vallejo, J., 1995. *Métodos estadísticos en meta-análisis.* Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca, 310 pp.
- 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.
- Massot, M., Clobert, J., Ferrière, R., 2008. Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology* 14, 461-469.
- Muñoz, M.M., Stimola, M.A., Algar, A.C., Conover, A., Rodriguez, A.J., Landestoy, M.A., Bakken, G.S., Losos, J.B., 2014. Evolutionary stasis and lability in thermal physiology in a group of tropical lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281, 20132433.
- Mayer, W., Arribas, O., 2003. Phylogenetic relationships of the European lacertid genera *Archaeolacerta* and *Iberolacerta* and their relationships to some other 'Archaeolacertae' (sensu lato) from Near East, derived from

- mitochondrial DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 41, 157-161.
- McCain, C.M., 2010. Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 541-553.
- Mencía, A., 2010. Ecología trófica del género *Iberolacerta* (Squamata, Lacertidae). Tesis de Licenciatura, Universidad de Salamanca, 87 pp.
- Meylan, S., Richard, M., Bauer, S., Haussy, C., Miles, D., 2013. Costs of mounting an immune response during pregnancy in a lizard. *Physiological and Biochemical Zoology* 86, 127-136.
- Mitchell, W.A., Angilletta, M.J., 2009. Thermal games: frequency-dependent models of thermal adaptation. *Functional Ecology* 23, 510-520.
- Monasterio, C., Salvador, A., Iraeta, P., Díaz, J.A., 2009. The effects of thermal biology and refuge availability on the restricted distribution of an alpine lizard. *Journal of Biogeography* 36, 1673-1684.
- Monasterio, C., Salvador, A., Díaz, J.A., 2010a. Altitude and Rock Cover Explain the Distribution and Abundance of a Mediterranean Alpine Lizard. *Journal of Herpetology* 44, 158-163.
- Monasterio, C., Salvador, A., Díaz, J.A., 2010b. Competition with wall lizards does not explain the alpine confinement of Iberian rock lizards: an experimental approach. *Zoology* 113, 275-282.
- Monasterio, C., Shoo, L.P., Salvador, A., Siliceo, I., Díaz, J.A., 2011. Thermal constraints on embryonic development as a proximate cause for

elevational range limits in two Mediterranean lacertid lizards. *Ecography* 34, 1030-1039.

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

Mouret, V., Guillaumet, A., Cheylan, M., Pottier, G., Ferchaud, A. L., Crochet, P. A. 2011. The legacy of ice ages in mountain species: post-glacial colonization of mountain tops rather than current range fragmentation determines mitochondrial genetic diversity in an endemic Pyrenean rock lizard. *Journal of biogeography* 38, 1717-1731.

Nagy, L., Grabherr, G., 2009. *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press.

Nakagawa, S., Poulin, R., 2012. Meta-analytic insights into evolutionary ecology: an introduction and synthesis. *Evolutionary Ecology* 26, 1085-1099.

Nakagawa, S., Santos, E.A., 2012. Methodological issues and advances in biological meta-analysis. *Evolutionary Ecology* 26, 1253-1274.

Nicolau, J., Baró, M., 2009. El Parc Natural Comunal de les Valls del Comapedrosa. Planificació i gestió d'un nou espai protegit al Principat d'Andorra. *Revista del CENMA* 3, 3-11.

Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Lasanta, T., Moreno, J.I.L., 2008. Climate Change in Mediterranean Mountains during the 21st Century. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 37, 280-285.

Ockendon, N., Baker, D.J., Carr, J.A., White, E.C., Almond, R.E.A., Amano, T., Bertram, E., Bradbury, R.B., Bradley, C., Butchart, S.H.M., Doswald, N.,

Foden, W., Gill, D.J.C., Green, R.E., Sutherland, W.J., Tanner, E.V.J. and Pearce-Higgins, J.W., 2014. Mechanisms underpinning climatic impacts on natural populations: altered species interactions are more important than direct effects. *Global Change Biology* 20, 2221–2229.

Ortega, Z., 2007. Influencia de las interacciones mutualistas con la rapa mosquera, *Dracunculus muscivorus*, en la actividad y biología térmica de la lagartija balear, *Podarcis lilfordi*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Salamanca, 61 pp.

Ortega, Z., Pérez-Mellado, V., Garrido, M., Guerra, C., Villa-García, A., Alonso-Fernández, T., 2014. Seasonal changes in thermal biology of *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae) consistently depend on habitat traits. *Journal of Thermal Biology* 39, 32-39.

Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E., Butchart, S. H., Kovacs, K. M., Scheffers, B.R., Hole, D.G., Martin, T.G., Akçakaya, H.R., Corlett, R.T., Huntley, B., Bickford, D., Carr, J.A., Hoffmann, A.A., Midgley, G.F., Pearce-Kelly, P., Pearson R.G., Williams, S.E., Willis, S.G., Young, B., Rondinini, C., 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change* 5, 215-224.

Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637-669.

Pérez-Mellado, V., 1982. Datos sobre *Lacerta monticola* Boulenger, 1905 (Sauria: Lacertidae) en el oeste del Sistema Central. *Doñana, Acta Vertebrata* 9, 107-129.

- 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., 1997. *Lacerta monticola* Boulenger, 1905. En: Pleguezuelos, J.M. (ed.), *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Monografías de Herpetología - Asociación Española de Herpetología, Universidad de Granada, Granada, pp. 225-227.
- Pérez-Mellado, V., 1998. *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884). En: Salvador, A. (coord), Ramos, M. A. et al. (eds). *Fauna Ibérica, vol. 10: Reptiles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 243-257.
- Pérez-Mellado, V., 2004. *Lacerta monticola* Boulenger, 1905. Lagartija serrana. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (eds.). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Asociación Herpetológica Española, Madrid, pp. 228-230.
- 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.
- Pérez-Mellado, V., Bauwens, D., Gil, M., Guerrero, F., Lizana, M., Ciudad, M.J., 1991. Diet composition and prey selection in the lizard *Lacerta monticola*. *Canadian Journal of Zoology* 69, 1728-1735.
- Pérez-Mellado, V., Cheylan, M., Martínez-Solano, I., 2009. *Iberolacerta aurelioi*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. URL: www.iucnredlist.org>. Accedido el 15 de agosto de 2015.

- Pérez-Mellado, V., Gil, M.J., Pollo, C.P., Rodríguez-Merino, E., Marco, A., Lizana, M., 1988. Uso del espacio y del tiempo en *Lacerta monticola* de la Sierra de Gredos. *Graellsia* 44, 65-80.
- Phillips, B.L., Llewelyn, J., Hatcher, A., Macdonald, S., Moritz, C., 2014. Do evolutionary constraints on thermal performance manifest at different organizational scales? *Journal of Evolutionary Biology* 27, 2687-2694.
- Pohlert, T., 2014. The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/PMCMR/vignettes/PMCMR.pdf>. Accedido el 15 de agosto de 2015.
- Polo, V., López, P., Martín, J., 2005. Balancing the thermal costs and benefits of refuge use to cope with persistent attacks from predators: a model and an experiment with an alpine lizard. *Evolutionary Ecology Research* 7, 23-35.
- Pollo, C., Pérez-Mellado, V., 1989. Activity and thermoregulation in three Mediterranean species of Lacertidae. *Herpetological Journal* 1, 343-350.
- Pörtner, H.O., 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 132, 739-761.
- Pough, F.H., Gans, C., 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation. En: Gans, C., Pough, F.H. (eds.). *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, pp. 17-23.

- Quesnelle, P.E., Lindsay, K.E., Fahrig, L., 2014. Low reproductive rate predicts species sensitivity to habitat loss: a meta-analysis of wetland vertebrates. *PLoS ONE* 9, e90926.
- R Core Team, 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Raffel, T.R., Romansic, J.M., Halstead, N.T., McMahon, T.A., Venesky, M.D., Rohr, J.R., 2013. Disease and thermal acclimation in a more variable and unpredictable climate. *Nature Climate Change* 3, 146-151.
- Regal, P., 1971. Long term studies with operant conditioning techniques, of temperature regulation patterns in reptiles. *Journal de Physiologie* 63, 403-406.
- Reguera, S., Zamora-Camacho, F.J., Moreno-Rueda, G., 2014. The lizard *Psammmodromus algirus* (Squamata: Lacertidae) is darker at high altitudes. *Biological Journal of the Linnean Society* 112, 132-141.
- Remón, N., Galán, P., Vila, M., Arribas, O., Naveira, H., 2013. Causes and evolutionary consequences of population subdivision of an Iberian mountain lizard, *Iberolacerta monticola*. *PLoS One* 8, e66034.
- Rodríguez-Serrano, E., Navas, C.A., Bozinovic, F., 2009. The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: Testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology* 34, 306-309.

- Roughgarden, J., Porter, W., Heckel, D., 1981. Resource partitioning of space and its relationship to body temperature in *Anolis* lizard populations. *Oecologia* 50, 256-264.
- Sagonas, K., Meiri, S., Valakos, E.D., Pafilis, P., 2013. The effect of body size on the thermoregulation of lizards on hot, dry Mediterranean islands. *Journal of Thermal Biology* 38, 92-97.
- Sall, J., 2002. *Monte Carlo calibration of distributions of partition statistics*. Informe técnico, SAS Institute. URL: jmp.com/software/whitepapers/pdfs/montecarlocal.pdf. Accedido el 24 de Agosto de 2015.
- Salvador, A., Pleguezuelos, J.M., 2002. *Reptiles españoles. Identificación, historia natural y distribución*. Esfagnos, Talavera de la Reina, Toledo.
- Salvador, A., Díaz, J.A., Veiga, J.P., Bloor, P., Brown, R.P. 2008. Correlates of reproductive success in male lizards of the alpine species *Iberolacerta cyreni*. *Behavioral Ecology* 19, 169-176.
- Sato, C.F., Wood, J.T., Lindenmayer, D.B., 2013. The effects of winter recreation on alpine and subalpine fauna: a systematic review and meta-analysis. *PLoS ONE* 8 e64282, doi:10.1371/journal.pone.0064282.
- Sato, C.F., Wood, J.T., Schroder, M., Green, K., Michael, D.R., Lindenmayer, D.B., 2014a. The impacts of ski resorts on reptiles: a natural experiment. *Animal Conservation* 17, 313-322.
- Sato, C.F., Wood, J.T., Schroder, M., Green, K., Osborne, W.S., Michael, D.R., Lindenmayer, D.B., 2014b. An experiment to test key hypotheses of the

drivers of reptile distribution in subalpine ski resorts. *Journal of Applied Ecology* 51, 13-22.

Scheffers, B.R., Edwards, D.P., Diesmos, A., Williams, S.E., Evans, T.A., 2014. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global change biology* 20, 495-503.

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.

Schoener, T.W., Huey, R.B., Pianka, E.R., 1979. A biogeographic extension of the compression hypothesis: competitors in narrow sympatry. *The American Naturalist* 113, 295-298.

Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., Millar, J.S., Hickling, G.J., 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86, 155-163.

Sears, M.W., Angilletta, M.J., 2015. Costs and benefits of thermoregulation revisited: both the heterogeneity and spatial structure of temperature drive energetic costs. *The American Naturalist* 185, E94-E102.

Sears, M.W., Raskin, E., Angilletta, M.J., 2011. The world is not flat: defining relevant thermal landscapes in the context of climate change. *Integrative and Comparative Biology* 51, 666-675.

Seebacher, F., 2005. A review of thermoregulation and physiological performance in reptiles: what is the role of phenotypic flexibility? *Journal of Comparative Physiology B* 175, 453-461.

- Seebacher, F., Shine, R., 2004. Evaluating thermoregulation in reptiles: the fallacy of the inappropriately applied method. *Physiological and Biochemical Zoology* 77, 688-695.
- Seva, E., 1982. *Taxocenosis de lacértidos en un arenal costero alicantino*. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante, Alicante.
- Sheldon, K.S., Tewksbury, J.J., 2014. The impact of seasonality in temperature on thermal tolerance and elevational range size. *Ecology* 95, 2134-2143.
- Sheldon, K.S., Leaché, A.D., Cruz, F.B., 2015. The influence of temperature seasonality on elevational range size across latitude: a test using *Liolaemus* lizards. *Global Ecology and Biogeography* 24, 632-641.
- Shi, P., Ge, F., 2010. A comparison of different thermal performance functions describing temperature-dependent development rates. *Journal of Thermal Biology* 35, 225-231.
- Shoo, L.P., Storlie, C., VanDerWal, J., Little, J., Williams, S.E., 2011. Targeted protection and restoration to conserve tropical biodiversity in a warming world. *Global Change Biology* 17, 186-193.
- Shine, R., 2012. Manipulative mothers and selective forces: the effects of reproduction on thermoregulation in reptiles. *Herpetologica* 68, 289-298.
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Ávila, L.J., Morando, M., De la Riva, I., Sepúlveda, P.V., Duarte-Rocha, C.F., Ibarregüengoytía, N.R., Aguilar-Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V.,

- Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., Sites, J.W.J., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328, 894-899.
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. State University of New York at Stony Brook, New York.
- Solomon, S., 2007. *Climate change 2007-the physical science basis: Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC*. Cambridge University Press.
- Stapley, J., 2006. Individual variation in preferred body temperature covaries with social behaviours and colour in male lizards. *Journal of Thermal Biology* 31, 362-369.
- Stevenson, R.D., 1985. Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist* 125, 102-117.
- Suggitt, A.J., Gillingham, P.K., Hill, J.K., Huntley, B., Kunin, W.E., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos* 120, 1-8.
- 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, 169-175.

- Tracy, C.R., 1982. Biophysical modeling in reptilian physiology and ecology. En: Gans, C., Pough, F.H. (eds.) *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, pp. 275-321.
- Tracy, C.R., Christian, K.A., 1986. Ecological relations among space, time, and thermal niche axes. *Ecology* 67, 609-615.
- Truter, J.C., van Wyk, J.H., Mouton, P.I.F.N., 2014. An evaluation of daily, seasonal and population-level variation in the thermal preference of a group-living lizard, *Ouroborus cataphractus* (Sauria: Cordylidae). *Amphibia-Reptilia* 35, 391-403.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A., Verheyen, R., 1989. Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia* 80, 516-524.
- 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., 1987. Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. *Herpetologica* 43, 405-415.
- Verwajen, D., Van Damme, R., 2007. Correlated evolution of thermal characteristics and foraging strategy in lacertid lizards. *Journal of Thermal Biology* 32, 388-395.
- Webb, J.K., Whiting, M.J., 2005. Why don't small snakes bask? Juvenile broad-headed snakes trade thermal benefits for safety. *Oikos* 110, 515-522.

- West-Eberhard, M.J., 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.
- Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M., 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press.
- Withers, P.C., Campbell, J.D., 1985. Effects of environmental cost on thermoregulation in the desert iguana. *Physiological Zoology* 58, 329-339.
- Young, B.E., Hall, K.R., Byers, E., Gravuer, K., Hammerson, G., Redder, A., Szabo, K., 2012. Rapid assessment of plant and animal vulnerability to climate change. En: Brodie, J.F., Post, E.S., Doak, D.F. (eds.), *Wildlife Conservation in a Changing Climate*. University of Chicago Press, pp. 129-152.
- Žagar, A., Carretero, M., Osojnik, N., Sillero, N., Vrezec, A., 2015. A place in the sun: interspecific interference affects thermoregulation in coexisting lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69, 1127-1137.
- Zamora-Camacho, F.J., Reguera, S., Moreno-Rueda, G., 2014. Bergmann's Rule rules body size in an ectotherm: heat conservation in a lizard along a 2200-metre elevational gradient. *Journal of Evolutionary Biology* 27, 2820-2828.
- Zhang, Y.P., Ji, X., 2004. The thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in southern grass lizards, *Takydromus sexlineatus* (Lacertidae). *Journal of Thermal Biology* 29, 45-53.



Recordar un buen momento es sentirse feliz de nuevo (Gabriela Mistral)