

UCH-FC
B. Ambiente
H679
c.1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS

**“VOCALIZACIÓN DE *LIOLAEMUS CHILIENSIS*: EXPLORANDO SU
FUNCIÓN Y LA RESPUESTA A LA INTERACCIÓN CON LA
INFORMACIÓN QUÍMICA”**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al título de
Bióloga con mención en Medio Ambiente

MISQUE SOL AMÉRICA HOARE TEUCHE

Marzo, 2012

Santiago – Chile

Directora del Seminario de Título: Dra. Antonieta Labra

Co-Director del Seminario de Título: Dr. Mario Penna



**“VOCALIZACIÓN DE *LIOLAEMUS CHILIENSIS*: EXPLORANDO SU
FUNCIÓN Y LA RESPUESTA A LA INTERACCIÓN CON LA
INFORMACIÓN QUÍMICA”**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con Mención en Medio Ambiente.

MISQUE SOL AMÉRICA HOARE TEUCHE

Dra. Antonieta Labra
Directora Seminario de Título

Dr. Mario Penna
Co-Director Seminario de Título

Dr. Pablo Sabat
Patrocinante Seminario de Título

Comisión de Evaluación

Dr. Marco Méndez
Presidente

Dr. Claudio Veloso
Evaluador

Santiago, 27 de Marzo de 2012



Nací el 20 de febrero de 1985 en Santiago, Chile. Cursé mis estudios básicos y secundarios (1991 – 2002) en el Colegio Raimapu (Rayen Mapu, Tierra Florida) en la comuna de La Florida en Santiago.

El año 2004, ingresé a la carrera de Biología Ambiental en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. A lo largo de la carrera, trabajé activamente en el movimiento estudiantil, llegando el año 2006 a ocupar el cargo de Consejera de la Federación de Estudiantes de la Universidad de Chile (FECh) en representación de la Facultad de Ciencias.

Realicé mi práctica profesional entre los años 2008 y 2009, en la Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA), actualmente Ministerio del Medio Ambiente, generando mapas de distribución potencial de especies contenidas en el primer proceso de clasificación, según el Reglamento de Clasificación de Especies (RCE).

El año 2009, tuve la oportunidad de hacer una Unidad de Investigación en el Laboratorio de Biología del Desarrollo de la Facultad de Ciencias, bajo la tutoría del Dr. Miguel Allende. El trabajo realizado durante esta Unidad se tituló: “Reducción de las células productoras de la enzima de eclosión en pez cebra tras la exposición a un derivado de triazol y a triazol libre” y me permitió realizar una presentación en la XXIII Reunión anual de la Sociedad de Biología Celular de Chile.

El 2011, junto a otros compañeros de la Facultad de Ciencias, fundamos la ONG CODECIAM (Corporación de Desarrollo para las Ciencias Ambientales), donde ocupo actualmente el cargo de Secretaria y Coordinadora.

Durante mi formación profesional, me interesé en el estudio y conservación de la fauna terrestre, participando con especial motivación en aquellos cursos relacionados con el tema. Este especial interés me motivó a realizar mi Seminario de Título bajo la dirección de la Dra. Antonieta Labra en el Laboratorio de Neuroetología de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile, el cual abordó el estudio de la comunicación multisensorial en *Liolaemus chiliensis*.

Durante la realización de mi Seminario de Título, obtuve una Beca de apoyo para tesis otorgada por la Fundación Guillermo Puelma de la Facultad de Medicina. Dentro de este período tuvo la oportunidad de exponer mis resultados en dos Congresos nacionales y uno internacional, obteniendo para éste último una Beca de misma Fundación G. P. para asistir a Congresos internacionales. Además, mis resultados fueron incluidos en otras cuatro presentaciones dentro y fuera del país, y serán parte de una publicación original.

DEDICATORIA

A Jonathan Salinas y mi abuelita Juana.





AGRADECIMIENTOS

Al Proyecto FONDECYT 1090251 por el financiamiento y a la Fundación Guillermo Puelma por las becas entregadas.

A Antonieta Labra por sus innumerables correcciones, su constante presencia y preocupación, además de su calidad humana.

A Mario Penna, Nelson Velásquez y Daniel Opazo por las asesorías y correcciones en comunicación acústica. También a Gabriela por trabajar en el análisis de las vocalizaciones que me permitieron terminar más rápido la realización del chillido sintético de *L. chiliensis*, y a Javiera C. por la dibujar las representaciones de los diseños experimentales.

A los miembros de la comisión evaluadora de este seminario, Marco Méndez y Claudio Veloso, quienes me entregaron importantes aportes que dan, al escrito, su forma final.

A Don Anibal por facilitar el trabajo en el Laboratorio y a mis compañeros del Laboratorio de Neuroetología y especialmente a "Translagartos" por los múltiples terrenos y buenos momentos, además de los importantísimos aportes a mi seminario, ayudando en lo que necesitara durante esta etapa. En especial a Marta, Fernanda, Javiera C. y Andrea por las hermosas fotografías que me prestaron en diversas ocasiones.

A Marcos Martínez por la corrección del abstract.

A mis compañeros y amigos de la carrera: Paula, Santi, Jime, Mariana, Laura, Gonzalo, Caro, Milen, María, Tami, Andrea, Pablo, Franco, Milenka, Javiera y Pancho por su constante apoyo, ayuda y cariño. Quiero sumar a mis otros amig@s de la Facultad, con quienes también pasé muy buenos momentos juntos, creciendo, aprendiendo distintas cosas y divirtiéndonos.

A mis amigas: Isi, Bele, Palo, Mary, Cata y Taty; mi familia putativa: Doris, Javi, Ignacia y Violeta; mis tíos: Leo, Gema, Sandra y Jorge. A todos por su amor y apoyo frente a los momentos difíciles, cómo también la presencia en los momentos más felices.

A mi familia cercana: Viviana, Mario, Mailen, Anilei, Yaya y Andrea por la entrega de valores y amor, además de la ayuda concreta en asuntos de la tesis y presentaciones. En especial a mis papás por permitirme estudiar con tranquilidad lo que deseaba, además de su apoyo incondicional. Los amo mucho.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA	1
AGRADECIMIENTOS.....	2
ÍNDICE DE TABLAS.....	5
ÍNDICE DE FIGURAS	6
RESUMEN	8
ABSTRACT.....	9
1. INTRODUCCIÓN.....	10
1.1 Antecedentes Generales	10
1.2 Objetivos	15
1.3 Hipótesis y Predicciones	15
2. MATERIALES Y METODOS	16
2.1 Captura y mantención	16
2.2 Experimento 1: Respuesta a información química	17
2.3 Experimento 2: Respuesta a estimulación acústica y la interacción con la información química	18
2.4 Síntesis de los estímulos	20
2.5 Análisis de las filmaciones	21
2.6 Análisis estadístico	23
3. RESULTADOS.....	24
3.1 Experimento 1: Respuesta a información química	24
3.2 Experimento 2: Respuesta a estimulación acústica y la interacción con la información química	28
4. DISCUSIÓN	33
4.1. Experimento 1: Respuesta a información química	33
4.2. Experimento 2: Respuesta a estimulación acústica y la interacción con la información química	35

5. CONCLUSIONES.....	39
6. REFERENCIAS.....	40
7. ANEXO	44

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1** Resultados de los Modelos Generales Lineales de dos vías para determinar el efecto de la información acústica, química y su interacción, de las siguientes variables medidas en *L. chiliensis*: cambio en exploración química, cambio en el tiempo en movimiento, cambio en el intento de escape, cambio en el movimiento de cabeza y latencia post-estímulo.

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1** Diseño experimental para la evaluación de la respuesta de *L. chiliensis* a rastros químicos.
- Figura 2** Diseño experimental para la evaluación de la respuesta de *L. chiliensis* a la interacción de la estimulación acústica con la información química.
- Figura 3** Secuencia y tiempos del experimento realizado en el punto 2.3. A: Secuencia total de grabación de cada experimento. B: El estímulo correspondió a la presentación del estímulo acústico (chillidos sintéticos de *L. chiliensis* o ruidos), separados por silencios.
- Figura 4** Vocalizaciones de *L. chiliensis*. A: Oscilograma del chillido. B: Espectrograma del chillido. C: Oscilograma del chillido sintético. D: Espectrograma del chillido sintético. Tasa de muestreo: 44.1 kHz, número de muestras: 151 vocalizaciones, ancho de banda: 248 Hz.
- Figura 5** Estímulo acústico correspondiente al ruido. A: Oscilograma del ruido control. B: Espectrograma del ruido control.
- Figura 6** Promedio (\pm ES) de las conductas de exploración química del lagarto *Liolaemus chiliensis* en tres tratamientos. *** $p < 0,001$, * $p < 0,05$.
- Figura 7** Promedio (+ ES) del tiempo en movimiento del lagarto *Liolaemus chiliensis* en tres tratamientos. * $p < 0,05$.
- Figura 8** Promedio (+ ES) del tiempo de intento de escape del lagarto *Liolaemus chiliensis* en tres tratamientos. * $p < 0,05$.
- Figura 9** Número total de conductas exhibidas en baja frecuencia por *Liolaemus chiliensis* en tres tratamientos. Las conductas de

marcaje y despliegues visuales, se presentan en distintos tonos de grises. Los valores dentro de las barras representan el número de veces que se exhibieron las conductas. En el terrario propio no se exhibieron despliegues visuales ni marcaje.

- Figura 10** Promedio (\pm ES) del tiempo de latencia post-estímulo acústico.
- Figura 11** Promedios (\pm ES) del cambio en el tiempo en movimiento (Post – Pre) exhibido en dos condiciones experimentales por el lagarto *Liolaemus chiliensis*. La línea horizontal (cero) indica el punto donde no existe cambio entre ambas etapas. La respuesta positiva indica que hay mayor movimiento en la etapa post estímulo, con respecto a la condición pre-estímulo. La respuesta negativa indica que el movimiento disminuyó en la etapa post-estímulo.
- Figura 12** Promedio (\pm ES) del cambio en el intento de escape (Post – Pre) producidos en dos condiciones experimentales por el lagarto *Liolaemus chiliensis*. Para mayores explicaciones ver leyenda Figura 11.
- Figura 13** Número total de conductas exhibidas en baja frecuencia por *Liolaemus chiliensis* en cuatro tratamientos durante la etapa post-estímulo. Las conductas de marcaje, evasión y despliegues visuales, se presentan en distintos tonos de grises. Los valores dentro de las barras representan el número de veces que se exhibieron las conductas en cada tratamiento.

RESUMEN

La comunicación animal, definida como la transferencia de información desde un emisor a un receptor, provoca un cambio conductual en el segundo individuo, y es la mediadora de diversas interacciones intraespecíficas. Estas interacciones pueden darse dentro del fenómeno de la depredación, donde los animales alertan a los conespecíficos del riesgo en las cercanías, mediante llamadas de alarma, que son emitidas a través del canal acústico.

Dentro de los lagartos del género *Liolaemus*, las llamadas de alarma han sido poco estudiadas, aun cuando se han registrado vocalizaciones durante distintas etapas de la depredación, como es el caso de *Liolaemus chiliensis* que emite un chillido agudo cuando es subyugado. Carothers y colaboradores postularon que esta vocalización podría corresponder a una llamada de alarma utilizada por conespecíficos. Este estudio pone a prueba esta hipótesis, pero además se evalúa la hipótesis de que la respuesta a este estímulo acústico se potenciaría cuando existan rastros químicos de los conespecíficos, lo que cobra real importancia debido a que en esta especie se presentan poros precloacales, que corresponden a una fuente de feromonas, en ambos sexos y no solo en machos como ocurre comúnmente dentro del género de *Liolaemus*. *Liolaemus chiliensis* habita zonas arbustivas y de matorrales, que implican una alta limitación visual para su comunicación, por lo que tendría sentido que utilizaran más el canal acústico y el químico.

Se realizaron dos experimentos. En el primero se analizó si los animales reconocen químicamente el terrario de conespecíficos del mismo sexo que el individuo focal, el propio y una situación control, y los resultados sugirieron que efectivamente la especie tiene esta capacidad. En el segundo experimento se analizó si la vocalización correspondía o no a una llamada de alarma utilizada por conespecíficos cuando se encuentran en riesgo de depredación, y los datos sugieren que sí correspondería a este tipo de llamado, ya que los animales se mantienen más tiempo inmóviles luego de escuchar el chillido, con respecto al ruido control. Además se determinó que la respuesta a la vocalización no es modulada por la presencia de rastros químicos de conespecíficos, lo que se puede explicar dado los hábitos de *L. chiliensis* observados en terreno, que indican que individuos del mismo sexo no compartirían territorios, por lo tanto no se encontrarían en un sitio donde hay rastros químicos de conespecíficos; consistentemente con los resultados de este trabajo, los animales cuando perciben dichos rastros intentan huir del territorio.

Este es el primer estudio de la funcionalidad de las vocalizaciones en una situación de riesgo de depredación en lagartos del género *Liolaemus*.

ABSTRACT

Animal communication, defined as the transfer of information from a sender to a receiver, produces a behavioral change in the second individual, and mediates different intraspecific interactions. These interactions may occur within the phenomenon of predation, where the animals warn conspecifics of the risk, by alarm calls, which are emitted through the acoustic channel.

Within the lizard genus *Liolaemus*, alarm calls have been poorly studied, even though there are recordings of vocalizations different stages of predation, as is the case of *Liolaemus chiliensis* that emits a high-pitched squeal when he is subdued. Carothers and colleagues postulated that this vocalization may correspond to an alarm call used by conspecifics. This study tests this hypothesis, but also evaluates the hypothesis that the response to this stimulus would enhance when there are acoustic chemical traces of conspecifics, which becomes really important because in this species are precloacal pores, which correspond to a source of pheromones in both sexes and not only in males and occurs commonly in the genus *Liolaemus*. *Liolaemus chiliensis* inhabiting bushes and scrubs, which determine a high visual constraint limitation for communication, so it would make more sense to use the acoustic channel and the chemical.

Two experiments were conducted. In the first, we analyzed if animals chemically recognize terraria from a conspecific of the same sex as the tested individual, the own or control a situation, and the results indicated that the species actually has this capability. In the second experiment, we examined whether or not the vocalization corresponds to an alarm call used by conspecifics when they are at risk of predation; vocalization does correspond to this type of call, as the animals remain motionless for longer after hearing the scream. The response to the vocalization was not modulated by the presence of chemical traces of conspecifics, which can be explained by the habits of *L. chiliensis*; field observations, indicate that in this individuals of the same sex do not share territories, so individuals would not be used to the chemical traces of these conspecifics; consistently with the results of this study, animals, when they perceive these tracks, try to escape the territory.

This is the first study of the functionality of the vocalizations in a risk of predation in lizards of the genus *Liolaemus*.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Antecedentes Generales

Desde el punto de vista de la etología, la comunicación implica la transferencia de información vía señales enviadas por un canal entre emisor y receptor. La ocurrencia de comunicación se reconoce por el cambio en la conducta del supuesto receptor en dos situaciones que difieren solo en la presencia o ausencia de una supuesta señal, i.e. información (Hailman 1977; Barnard 2004). Dentro de los diferentes canales por los que se puede transmitir la información se encuentran, el canal acústico y el químico. En herpetozoos, la comunicación acústica es más conocida en anuros, sin embargo cocodrilos, algunas tortugas y algunos lagartos (Gekkonidae) usan regularmente algún sonido para comunicarse (Zug y col. 2001). La comunicación química implica principalmente el uso de los olores derivados de secreciones glandulares, ya sean volátiles, captados por la región nasal, o bien que se adhieren a alguna superficie y son captados por el órgano vomeronasal. Esta comunicación ha sido estudiada intensamente en salamandras y esquizones (Zug y col. 2001), existiendo algunos reportes en lagartos del género *Liolaemus* (Labra 2008b).

Usando distintos canales sensoriales, los individuos establecen interacciones, tanto interespecíficas como intraespecíficas. Dentro de las interacciones interespecíficas, una de la más relevante de considerar es la depredación, pues tiene un alto impacto en las poblaciones de animales presas (Lima 1998), ejerciendo una alta presión de selección, lo que determina que uno de los mayores desafíos de las presas sea el evitar la depredación (Caro 2005). Dentro de los mecanismos de evasión o defensa encontramos las emisiones acústicas y las secreciones químicas. Con respecto a las últimas, se ha reportado que algunos vertebrados advierten el riesgo de depredación mediante la secreción de sustancias químicas como las feromonas (Mirza & Chivers 2001; Hickman y col. 2004), por ejemplo en peces de la familia de los salmónidos se ha reportado que secretan alarmas químicas que alertan a conespecíficos del riesgo de depredación (Mirza & Chivers 2001). Igualmente, en el canal acústico se emiten, por ejemplo, señales de alarma que pueden funcionar como llamados de atención para conespecíficos cuando se encuentran en riesgo de depredación (Caro 2005; Barrera y col. 2011). El OED (Oxford English Dictionary) define de manera general a las señales acústicas, como el sonido de advertencia del peligro. Además Caro (2005) indica que estas llamadas corresponden a una advertencia de cualquier tipo que ocurre cuando los individuos son informados de la existencia de peligro, dentro de un contexto de ataque repentino por parte de un depredador, un estado de excitación causado por el peligro de ser atrapado.

Según Caro (2005) las señales de alarma tendrían dos funciones, una disuasiva a los depredadores, ya sea como aviso al depredador que ya ha sido percibido, y que posee una buena condición para escapar o defenderse de él (Zuberbühler y col. 1999). La segunda función postulada por Caro (2005) es que estas señales también pueden estar dirigidas a conespecíficos.

El mayor cuerpo teórico en relación a las señales de alarma acústicas se ha logrado a través de estudios en aves y mamíferos (Caro 2005; Zuberbühler 2009), demostrándose claramente la funcionalidad de dichas señales en estos taxa (Marler 1955; Takahashi & Hasegawa 2008; Ouattaraa y col. 2009; Amorim y col. 2010). No obstante, aún queda mucho que resolver con respecto a este tema, particularmente considerando estudios como el de Digweed y Rendall (2009), donde no se consigue determinar la función de las vocalizaciones estudiadas.

A pesar de lo que se ha logrado en diversos grupos de vertebrados, aun falta por explorar con respecto a la funcionalidad de las llamadas de alarma, sobretodo en los lagartos. De lo que si hay certeza, es que en general estas llamadas serían fundamentales en la sobrevivencia de las presas. Existen reportes de especies que han desarrollado la capacidad de utilizar las llamadas de alarma de heterospecíficos, lo que se conoce como “fisgoneo” o “detección secreta” (e.g. “eavesdropping”). Casos extremos son aquellos en que la especie de estudio usa información en una modalidad sensorial que no es la usada para su comunicación intraespecífica. Por ejemplo, las iguanas *Oplurus cuvieri cuvieri* y *Amblyrhynchus cristatus* que no vocalizan, y para las cuales no existen reportes de comunicación acústica, han desarrollado la capacidad de utilizar o beneficiarse de las llamadas de alarma acústicas emitidas por especies de aves simpátricas; las iguanas aumentan sus conductas antidepredatorias luego de escuchar estas llamadas de alarma (Vitousek y col. 2007; Ito & Mori 2010).

Las llamadas de alarma, en general, determinan un cambio en el comportamiento de él o los individuos receptores, ya sean conespecíficos, sus depredadores, u otros heterospecíficos presa de los mismos depredadores, como los ejemplos señalados anteriormente (Vitousek y col. 2007; Ito & Mori 2010). Este cambio generalmente permite la reducción del riesgo de depredación para conespecíficos y heterospecíficos, aumentando la cautela tras escuchar la llamada. El emisor se puede además beneficiar pues la llamada podría distraer la atención del depredador debido al movimiento causado por los receptores, luego de recibir el estímulo acústico (Caro 2005).

El estudio de los llamados de alarma ha sido abordado en diferentes taxa desde una perspectiva unisensorial, es decir en la que solo una modalidad sensorial está involucrada, en este caso la acústica (Labra y col. 2007; O'Connell-Rodwell y col. 2007; Charlton y col. 2009). Sin embargo, estudios recientes demuestran que en general los animales usan información más compleja, y que muchos fenómenos comunicacionales son de naturaleza multisensorial, es decir que más de un canal sensorial está involucrado (Candolin 2003; Hebets & Papaj 2005; Kulahci y col. 2008). Esta información compleja sería más eficiente debido a que podría ser entregada mediante múltiples mensajes, que tendrían una función facilitadora, entregando una idea más completa de dicho mensaje, o bien podría entregarse mediante mensajes redundantes, aumentando la precisión en la respuesta del receptor (Candolin 2003).

Considerando que en general los llamados de alarma pueden ser transmitidos a través de uno o varios canales o modos de comunicación como el visual, químico, táctil, sísmico, eléctrico o acústico (Barnard 2004; Caro 2005), y que las diferentes especies usan diversas modalidades sensoriales, es razonable postular que los organismos usen simultáneamente más de un canal sensorial para emitir y/o recibir información sobre riesgo de depredación, por lo que sería adecuado que los estudios de llamados de alarma correspondientes a advertencias, se reconsiderasen desde una perspectiva multisensorial, bajo el supuesto de que mientras más información se tenga, mejor será la respuesta de los individuos. En invertebrados, diversos estudios han determinado que las advertencias corresponden a buenos modelos de señales multisensoriales (Rowe & Guilford 1996; Rowe & Guilford 1999). Un ejemplo es el de la mariposa *Arctia cija* que presenta coloraciones aposemáticas (llamativas) que advierten de su toxicidad a depredadores. Esta toxicidad se debe a la presencia de compuestos que se encuentran generalmente en diversas plantas que son consumidas por estos insectos. Dentro de estos compuestos que se integran al organismo de la mariposa, se destaca la pirazina, común en despliegues defensivos de insectos los cuales la emiten como una señal olfativa de advertencia (Guilford 1987; Rowe & Guilford 1999). Esta mariposa combina la señal olfativa con la coloración aposemática, actuando como señales multisensoriales. Dichos estudios revelan que la presentación simultánea de ambas señales genera un mayor rechazo por parte del depredador hacia las mariposas, en relación a la presentación de las señales aisladas (Rowe & Guilford 1996), dejando de manifiesto que la presentación de señales multisensoriales potencia la respuesta del depredador. De forma similar, Rowe (2002) estudia el efecto de emisión de sonidos por parte de diversos insectos que también poseen coloraciones aposemáticas, lo que sería similar a los olores del ejemplo

anterior, lo que aumenta la rapidez en la evasión del depredador a aquellas coloraciones de advertencia cuando se emiten junto al estímulo acústico.

En esta investigación se evaluará la respuesta a una información multisensorial en reptiles del orden Squamata, donde los estudios de comunicación acústica han sido escasos, pues la mayoría han considerado la modalidad visual y química en forma independiente (Labra 2008). Los pocos estudios que han involucrado la comunicación acústica, son casi exclusivamente en gekkos (e.g. Tang y col. 2001), por ejemplo, en *Hemidactylus frenatus* se han determinado más de una llamada de alarma, importantes dentro del comportamiento social, y la más común de ellas es utilizada en interacciones agonísticas y defensa territorial (Marcellini 1974). En otros lagartos no gekkos, también se han reportado vocalizaciones, como es el caso de *Pristidactylus*, donde los antecedentes señalan que en general esta vocalización ocurre en respuesta a la depredación (Labra y col. 2007). Sin embargo, hasta la fecha no se ha evaluado la real funcionalidad de dicha vocalización, y no se ha determinado si corresponde efectivamente a un llamado de alarma. En *Anolis grahmi* se han reportado siete vocalizaciones, dos de las cuales son emitidas durante encuentros agonísticos con conespecíficos y las cinco restantes durante captura o manipulación, donde los animales se enfrentan a riesgo de depredación (Milton & Jenssen 1979), pero no se determinó la funcionalidad de las vocalizaciones emitidas en situación de depredación. En *Gambelia wislizenii* se ha reportado vocalización en situaciones de riesgo de depredación (Crowley & Pietruszka 1983). En *Anolis lucius* los reportes de emisiones acústicas ocurren durante encuentros agonísticos con conespecíficos, utilizando vocalizaciones que fueron obtenidas con un protocolo que simulaba subyugación (Alonso & Rodríguez 2004). En otros taxa de vertebrados también se ha reportado esta función de alarma a conespecíficos con el objetivo de evitar o reducir el riesgo de depredación, sin especificar las conductas particulares asociadas (Caro 2005; Zuberbühler 2009).

Una especie que resulta particularmente interesante para el estudio de la funcionalidad de estos llamados de alarma es *Liolaemus chiliensis*, pues es la única especie de *Liolaemus* que vocaliza (Carothers y col. 2001), entre las más de 230 que comprenden el género (Lobo y col. 2010; Breitman y col. 2011). De hecho es conocido como “lagarto llorón” o chillón (Donoso-Barros 1966), ya que al ser capturado emite un chillido agudo. Carothers y colaboradores (2001) determinaron las respuestas al riesgo de depredación de 11 especies de *Liolaemus* de la zona central de Chile, donde solo *L. chiliensis* vocalizó, y su chillido puede ser audible para los humanos hasta una distancia aproximada de tres metros. Carothers y colaboradores (2001) plantearon que las vocalizaciones de *L. chiliensis* podrían corresponder

a llamados de alarma hacia los conespecíficos en las cercanías, o bien un disuasivo de depredadores. En relación a esta última hipótesis, cabe señalar que Constanzo y Labra (2011) encontraron que el enfrentamiento con depredadores, en las primeras tres etapas de la depredación (i.e., detección, identificación y ataque), no determina una vocalización, por lo tanto el chillido no sería un disuasivo de depredadores en las etapas tempranas de la depredación. Dentro de este contexto, el presente estudio pone a prueba la hipótesis de que las vocalizaciones emitidas por *L. chiliensis* alertarían a los conespecíficos de los riesgos de depredación existentes en las proximidades.

Si bien estas vocalizaciones podrían corresponder a señales de alarma, también existe la posibilidad de que sean claves acústicas. Se entiende por claves a los mensajes transmitidos sin propósitos comunicativos (no intencionales) que confieren información involuntaria a los receptores, actuando como precursor de las señales, las cuales sí se caracterizan por ser intencionales (Steiger y col. 2011).

Considerando los beneficios que otorgan los estímulos multisensoriales, resulta interesante evaluar el efecto de la co-presentación de diversas señales o claves que pudieran incrementar las posibilidades de reducir los riesgos de depredación. Por esto, en el presente estudio se analizará el efecto de la presentación simultánea de información proveniente de dos canales sensoriales, acústico y químico.

Liolaemus chiliensis es una especie que habita en ambientes que determinan importantes limitaciones a la comunicación visual, como son los matorrales xerófitos y esclerófilos (Donoso-Barros 1966), lo que sería una importante presión selectiva para la evolución de la novedad evolutiva de la vocalización en el género. La utilización de una llamada de alarma le conferiría importantes ventajas, ya que estas limitaciones visuales determinan una menor factibilidad de detectar la presencia de un depredador, o incluso de detectar la presencia de un conespecífico subyugado por un depredador. Esto calza con la hipótesis de que la comunicación acústica en lagartos evolucionaría en condiciones donde existen importantes limitaciones para el uso de comunicación visual (Labra y col. 2007), y en congruencia con esto, Hibbitts y colaboradores (2007) destacan que en ambientes complejos, o con escasa luminosidad, además de lejanía entre emisor y receptor, se dificulta el uso de canales como el visual y/o el químico, y se podría potenciar el uso de canales como el acústico.

El microhábitat utilizado por *L. chiliensis* no solo estaría determinando la evolución del uso de información acústica, sino que además, pareciera estar potenciando el uso de rastros químicos. En el 95% de las especies de *Liolaemus* solo en los machos se presentan poros

preloacales (Donoso-Barros 1966; Pincheira-Donoso y col. 2008), cuyas secreciones corresponden a una de las fuentes de feromonas en estos animales (Escobar y col. 2001; Labra 2008). Sin embargo, *L. chiliensis* es una de las pocas especies descrita de este género para Chile, en que tanto machos como hembras presentan estos poros, lo cual sugiere una presión de selección importante sobre el canal sensorial químico, otorgándole gran relevancia a la inclusión del análisis de la comunicación química a la presente investigación. La existencia de glándulas especializadas para la producción de rastros químicos en la mayoría de los individuos de la especie, facilitaría que ellos pudieran percibir la presencia de un conespecífico en las cercanías, o que dicho conespecífico estuvo anteriormente en el área. Desde esta perspectiva, cabe la pregunta de si la asociación de los rastros químicos, que impliquen la presencia de un individuo, con las vocalizaciones durante un evento de depredación, determinaría la percepción de un mayor riesgo de depredación, pues la información química daría cuenta de una clara cercanía del conespecífico en situación de riesgo.

1.2 Objetivos

Objetivos generales

- (1) Evaluar si *Liolaemus chiliensis* reconoce los rastros químicos de conespecíficos.
- (2) Evaluar si *Liolaemus chiliensis* responde a la vocalización de alarma y si esta respuesta se encuentra modulada por la presencia de rastros químicos de conespecíficos.

Objetivos específicos

Evaluar la respuesta conductual de *Liolaemus chiliensis* enfrentado a:

- (1) rastros químicos de conespecíficos.
- (2) vocalizaciones de conespecíficos.
- (3) vocalizaciones en presencia de rastros químicos de conespecíficos.

1.3 Hipótesis y Predicciones

- (1) *Liolaemus chiliensis* discrimina químicamente un hábitat de conespecífico.

Predicción:

Liolaemus chiliensis presentará una mayor exploración y conductas que reflejen la identificación de conespecíficos.

(2) Las vocalizaciones emitidas en una situación de riesgo de depredación afectan la conducta de conespecíficos, respuesta que se ve potenciada en presencia de rastros químicos de conespecíficos.

Predicción:

Liolaemus chiliensis responderá a las vocalizaciones mediante conductas antidepredatorias, y los rastros químicos serían un indicador de que el conespecífico que vocaliza, que está en alto riesgo de depredación, se encuentra en las proximidades, y por tanto el peligro para el individuo receptor es más próximo o mayor.

2. MATERIALES Y METODOS

2.1 Captura y mantención

Para evaluar la respuesta de *L. chiliensis* a las señales químicas, durante la primavera-verano del 2009 se capturaron 28 individuos en la zona central de Chile, ocho (4 ♀, 4 ♂) en el Cajón del Maipo (33° 34' S, 70° 24' W) y 20 (2 ♀, 18 ♂) en Melipilla (33°41' S, 71°13' W). Para la evaluación de las respuestas de los lagartos a la estimulación acústica y su combinación con la química, durante la primavera del 2010 se capturaron 30 individuos (12 ♀, 18 ♂) solo en Melipilla (33°41' S, 71°13' W). Se contó con la autorización del Servicio Agrícola y Ganadero (resolución N° 7266), para capturar y mantener a los animales en cautiverio, y del Comité de Ética Científica de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile (Permiso del S.A.G. en el Anexo).

Los individuos fueron capturados mediante lazos ("guachis") de hilo de algodón y mantenidos en bolsas de tela hasta ser depositados en sus respectivos terrarios en el Laboratorio de Neuroetología, Facultad de Medicina, Universidad de Chile. En el laboratorio, los animales antes de ser colocados en sus terrarios, fueron sexados según morfología de la cloaca, pesados, medidos (longitud hocico cloaca, largo cola) e inspeccionados bajo lupa para determinar la presencia de ectoparásitos. Dado que un 90% de los lagartos estaban parasitados por ácaros *Pterygosoma sp.*, los animales fueron desparasitados con fipronil 0,25% spray (Front Line ® Merial, Inc.), aplicándolo en todo el cuerpo (excepto la cabeza) con un algodón embebido con el producto. Luego de esta fase, los animales fueron colocados dentro de sus terrarios individuales con sustrato de arena. Para los animales en que el parasitismo persistió, se repitió el tratamiento a los 15 días, con fipronil, y tanto los terrarios, como sus contenidos (ver más adelante) se lavaron con agua y detergente, y luego se les aplicó alcohol al 95%. El sustrato se desechó y cambió.

Los lagartos desparasitados fueron colocados en terrarios individuales que consistieron en cajas de plástico (37 x 23 x 25 cm) con una ventana frontal (14.5 x 10 cm) cubierta por una malla plástica. La tapa, de cierre hermético, fue parcialmente reemplazada por malla plástica. Las mallas no sólo permitieron una adecuada ventilación de los terrarios y una mayor iluminación, sino que proveyeron a los animales de una superficie para trepar, teniendo éstos, una mayor superficie total de desplazamiento. Los terrarios tuvieron como sustrato una capa de arena de tres cm, dos pocillos de greda, uno para refugio y sitio de termorregulación (colocado en posición invertida), y el otro donde se mantuvo agua *ad libitum*. Los terrarios además tuvieron un listón de madera que sirvió de percha.

El bioterio contó con ventilación continua y se mantuvo con condiciones similares a las experimentadas por los animales en la naturaleza durante la época que fueron colectados, un fotoperíodo de 13:11 hrs L:O y una temperatura promedio durante las horas de luz de alrededor de 30° C, todo lo anterior fue logrado con lámparas halógenas. Los lagartos fueron alimentados con gusanos de *Tenebrio molitor* tres veces por semana, junto con suplemento vitamínico y mineral (SERA reptimineral C).

Los lagartos tuvieron por lo menos una semana de habituación a las condiciones experimentales. Esto además permitió que los animales depositasen suficientes rastros químicos, pues los terrarios fueron usados como fuente de información química en los dos experimentos realizados (Labra & Niemeyer 2004).

2.2 Experimento 1: Respuesta a información química

Los lagartos fueron sometidos a tres condiciones experimentales, de manera contrabalanceada, que corresponde a la repetición de los tratamientos experimentales, variando el orden y, de esta manera las secuencias de aplicación de dichos tratamientos dentro de cada sujeto. Así, el error progresivo se distribuye equitativamente entre todos los tratamientos para permitir la anulación de los efectos del orden. Los tratamientos correspondieron al uso de los terrarios de: 1- Conespecífico del mismo sexo: terrario de un individuo del mismo sexo y de similar tamaño. Esto permite eliminar cualquier posibilidad de respuestas involucradas en el apareamiento, y favoreció que los animales tuvieran similares habilidades competitivas, considerado por su tamaño corporal; 2- Propio: el terrario ocupado por el individuo focal o de prueba; y 3- Control: terrario donde no estuvo ningún individuo antes, que contó con un sustrato de arena limpia, sin uso. Previo a los experimentos, tanto en el tratamiento de conespecífico como el propio, se retiraron los pocillos de greda y la percha, ya que podían afectar la respuesta final de los individuos, dado el uso de información visual, considerando la posible existencia de pequeñas variaciones en la posición de estos objetos.

El lagarto focal fue sacado de su caja, y fue mantenido en una bolsa de género por 10 minutos, lo cual reduce el estrés de manipulación de los individuos (Aguilar y col. 2009), y cada lagarto tuvo una bolsa exclusiva. Luego, la bolsa se abrió en el terrario experimental, permitiendo que el lagarto saliera espontáneamente y una vez en el terrario de experimentación, se esperó que realizara el primer lamido, lo que fue considerado como la conducta del inicio de la exploración química (Labra & Niemeyer 1999). El tiempo que transcurre entre que el lagarto es colocado en el terrario y la realización del primer lamido, fue llamado latencia al primer lamido, el cual fue registrado con un cronómetro. Posterior a este lamido, la conducta de los individuos fue filmada por 10 minutos, usando una cámara de video Sony DCR-TRV310 instalada sobre el terrario de experimentación. Para facilitar las grabaciones, la tapa de plástico fue cambiada por un trozo de vidrio (37 x 23 cm), que fue limpiada con alcohol después de cada experimento (Fig. 1).

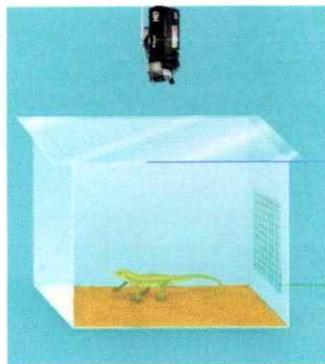


Figura 1: Diseño experimental para la evaluación de la respuesta de *L. chiliensis* a rastros químicos.

Considerando que en ectotermos las respuestas conductuales se modifican en función de su temperatura corporal (Vitousek y col. 2007), al término de cada experimento se registró la temperatura corporal (cloacal) de los animales con una termocupla, con el objeto de asegurar que durante los experimentos los individuos se encontrarán próximos a su temperatura corporal preferencial 35° C (Labra y col. 2009). Si los individuos no estaban cercanos a dicha temperatura ($\pm 3^\circ$ C) el experimento fue eliminado y repetido en otra ocasión. Dos experimentos tuvieron que ser repetidos en esta etapa.

2.3 Experimento 2: Respuesta a estimulación acústica y la interacción con la información química

Se usaron dos terrarios experimentales, el de un conoespecífico del mismo sexo y uno control, donde no había estado ningún individuo (ver arriba). No se utilizó el terrario propio debido a

que se pretendía evaluar situaciones donde el ambiente fuera desconocido o asociado a un conoespecífico (que ya se sabe que es reconocido químicamente por *L. chiliensis*). Cuando se usó el terrario del conoespecífico, al igual que en el experimento 1, se retiró el pocillo del agua y el listón, pero en este experimento se mantuvo el refugio. En el caso del terrario control se colocó un refugio sin uso. Al igual que en el experimento 1 (química), cambiamos la tapa de plástico por una de vidrio, durante las grabaciones.

Cada individuo fue sometido de manera contra-balanceada a un total de cuatro tratamientos que resultan de las combinaciones entre las siguientes variables: 1- terrario (conoespecífico o control) y 2- estímulo acústico (chillido sintético de *L. chiliensis* o ruido). Para presentar el estímulo acústico, se ubicó un parlante Behringer® a 15 centímetros de la caja de experimentación. El parlante estaba conectado a un amplificador NAD Electronics 3020i y este a su vez, a un iPod nano A1320, el cual se utilizó para reproducir dichos estímulos. Los animales fueron filmados con una cámara de video Panasonic HDC-TM20, ubicada sobre la caja de experimentación (Fig. 2). Al igual que los experimentos anteriores, se esperó 10 minutos para que los individuos se tranquilizaran dentro de una bolsa de género. Luego la bolsa se abrió en el terrario experimental, permitiendo que el lagarto saliera espontáneamente, y una vez que los lagartos estuvieron en la caja de experimentación, se esperó a que realizaran el primer lamido, y luego se filmó a los animales durante un total de 14 minutos + 1.43 segundos. Como se aprecia en la Figura 3A, luego de los siete primeros minutos se estimuló a los individuos mediante una presentación de chillidos sintéticos de *L. chiliensis* o a un estímulo control (ruido). El estímulo se compuso de tres sonidos de 0.06 segundos separados por silencios (Fig. 3B), siendo la duración total del estímulo de 1.43 segundos. Luego del estímulo, la conducta de los animales fue filmada por otros siete minutos (Fig. 3A).

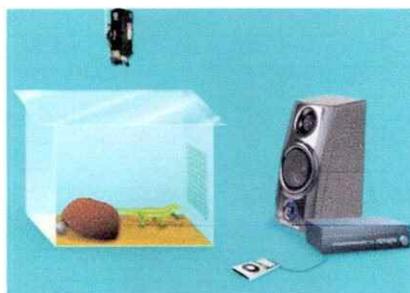


Figura 2: Diseño experimental para la evaluación de la respuesta de *L. chiliensis* a la interacción de la estimulación acústica con la información química.

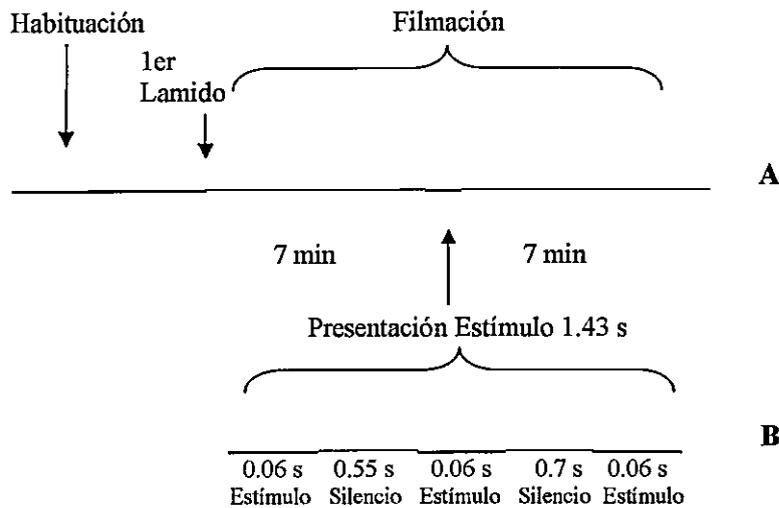


Figura 3: Secuencia y tiempos del experimento realizado en el punto 2.3. A: Secuencia total de grabación de cada experimento. B: El estímulo correspondió a la presentación del estímulo acústico (chillidos sintéticos de *L. chiliensis* o ruidos), separados por silencios.

2.4 Síntesis de los estímulos

El chillido sintético (Fig. 4) utilizado en los experimentos se creó usando el promedio de las características de las vocalizaciones de 13 individuos de la localidad de Melipilla. Estas vocalizaciones fueron registradas en condiciones controladas de temperatura corporal, a 35°C, en una cámara anecoica, usando una grabadora digital Tascam DR 100 y un micrófono direccional (Sennheiser ME 66) ubicado a 15 cm frente al individuo. Se estimuló la producción de chillidos en *L. chiliensis* tocando suavemente su región facial mientras se sostenía al animal con una mano (Carothers y col. 2001) durante dos minutos. Se utilizó el programa Raven Pro 1.3 para analizar las características espectrales y temporales de los chillidos (Silva, G., comm. pers.). El chillido sintético se creó usando el programa Adobe Audition 3.0, utilizando los promedios de frecuencia, intensidad, duración de la vocalización y el tiempo en donde se presentó el máximo de amplitud. La duración fue de 60 ms, con una envolvente que alcanzaba el máximo de amplitud a los 11 ms y poseía una estructura armónica con una fundamental de frecuencia modulada descendente desde 3052,4 Hz al inicio hasta 2724,2 Hz al final. La señal contenía además un promedio de cinco armónicas. El ruido tuvo similares características temporales y espectrales al chillido sintético (Fig.5). Ambos sonidos fueron presentados en la arena experimental a un nivel de 51 dB RMS SPL, medido al centro de la arena.

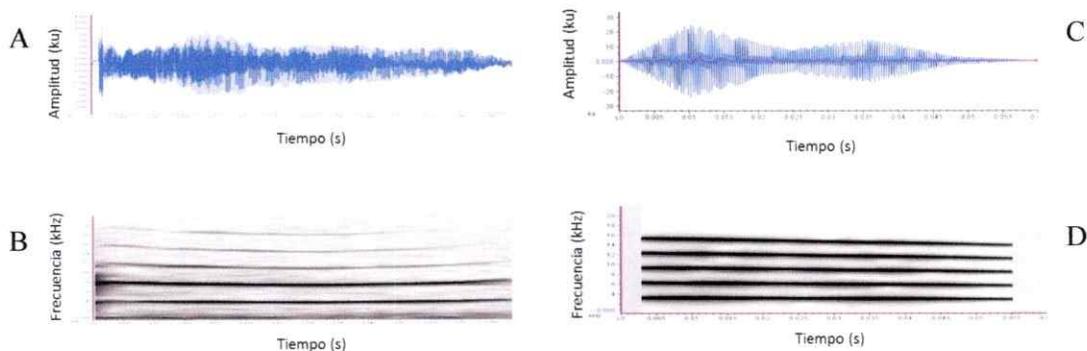


Figura 4: Vocalizaciones de *L. chiliensis*. A: Oscilograma del chillido. B: Espectrograma del chillido. C: Oscilograma del chillido sintético. D: Espectrograma del chillido sintético. Tasa de muestreo: 44.1 kHz, número de muestras: 151 vocalizaciones, ancho de banda: 248 Hz.

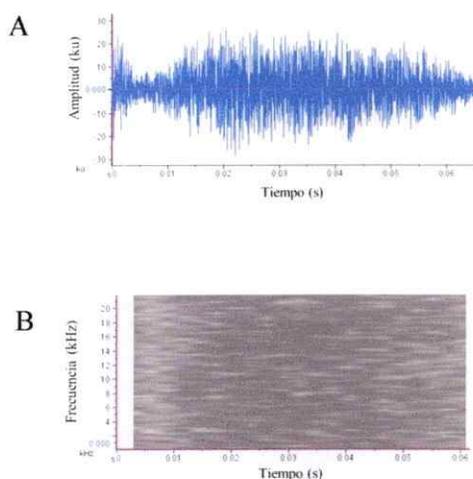


Figura 5: Estímulo acústico correspondiente al ruido. A: Oscilograma del ruido control. B: Espectrograma del ruido control.

2.5 Análisis de las filmaciones

La revisión y el análisis detallado de los videos fueron realizados al final del período experimental. Los tiempos fueron medidos con cronómetros y las demás conductas con contadores. Las conductas que se registraron y analizaron fueron:

- 1- Latencia al primer lamido: como se explicaba en el diseño experimental del experimento 1, corresponde al tiempo que los animales demoran en habituarse y comenzar la exploración del ambiente (Labra & Niemeyer 1999) (Fig. 3).

- 2- Despliegues visuales: esta variable consideró: el número de cabeceos que corresponden a complejos movimientos verticales de la cabeza (Labra y col. 2007), cuya información es usada en interacciones sociales (Labra 2008b); el movimiento de cola que es un rápido movimiento horizontal de la cola que podría informar al depredador de la improbabilidad de capturar una presa, confundiendo con respecto a su posición (Labra 2006; Alonso y col. 2010). También se ha evaluado una segunda función, al observarse este movimiento en interacciones entre conespecíficos, por lo que se ha propuesto una posible función social (Labra 2006; Alonso y col. 2010); y la posición encorvada, definida como una respuesta agresiva en interacciones agonísticas (Labra y col. 2007).
- 3- Marcaje: consiste en el número de veces en que el animal refriega la cara y cloaca contra cualquier superficie. Aun cuando no existe total claridad de la función de estas conductas, se ha postulado que servirían de marcaje, permitiendo la deposición de rastros químicos (feromonas) en el sustrato (Regalado 2003; Labra & Niemeyer 2004; Labra 2008b). Dentro de esta categoría, además se incluye la defecación, puesto que las fecas permitirían marcar químicamente los lugares explorados, ya que son una fuente relativamente universal de feromonas (Labra 2008b).
- 4- Tiempo en movimiento: cambios de posición y desplazamientos del individuo (Labra 2006). Este es un indicador de la exploración conductual que realiza el individuo en un sitio.
- 5- Intento de escape: incluye conductas como correr, refregar el morro contra las paredes del terrario, trepar por dichas paredes, o escarbar el sustrato (Font & Desfilis 2002). Con respecto a la conducta de refregar el morro se ha observado y discutido otra posible función que tiene relación con la obtención de información química, sin embargo, para el caso de *L. chiliensis* consideramos que ésta conducta tiene mayor relación con intentar escapar del terrario experimental (ver discusión).
- 6- Exploración química: compuesta por la tasa de lamidos que corresponden a rápidas protrusiones y retracciones de la lengua, lo que es considerado una medida de la exploración química (Schwenk 1995; Labra 2006; Labra 2007); autolamidos, cuando el individuo focal se lame a sí mismo, lo que se puede interpretar como una conducta que permite una comparación entre las señales químicas del ambiente (e.g. conespecífico) y las del animal experimental (Alberts 1992; Regalado 2003); y las degluciones que serían otra medida de exploración química, que incluye la apertura

de la boca con el paladar perpendicular al sustrato (Al-Ghamdi y col. 2001; Labra 2006; Webster y col. 2007).

- 7- Evasión: variable que corresponde al tiempo en que el animal se encuentra dentro del refugio, y solo fue considerada para el experimento 2 (químico-acústico). Corresponde a una conducta de evasión de la depredación donde se disminuye la visibilidad del individuo como presa (Bulova 1994).
- 8- Tiempo de movimientos laterales de cabeza (“scanning”): medido solo en el experimento 2. Esta conducta se ha descrito como exploración o vigilancia del ambiente ante algún riesgo (Ito & Mori 2010).
- 9- Latencia luego del estímulo: medido solo en el experimento 2. Se considera que la inmovilidad de los individuos aumentaría sus posibilidades de sobrevivencia (Labra 2008b).

2.6 Análisis estadístico

En ambos experimentos se registraron las variables 1 a 6. En el experimento 2 se midió además las variables 7 a 9, ya que se agregó el refugio a los terrarios experimentales (variable 7), la vigilancia al encontrarse frente a riesgo de depredación (variable 8) y un estímulo acústico que separó las filmaciones en dos etapas (pre y post estímulo), requiriendo entonces medir la latencia luego de dicho estímulo (variable 9). Este experimento fue analizado considerando la diferencia de conductas expresadas antes y después de la presentación del estímulo acústico, ya que permitían medir el cambio conductual en las diferentes condiciones experimentales (“Post-estímulo” – “Pre-estímulo”). Este procedimiento se aplicó para las variables que se exhibían con alta frecuencia que correspondieron a las 4 a 6, además de la 8, que en este experimento también se exhibió con alta frecuencia.

Se probó la normalidad de las distintas variables con la prueba de Kolmogorov-Smirnov. En el caso del experimento 1 resultaron normales todas las variables. En el experimento 2, la latencia luego del estímulo requirió ser normalizada usando la transformación a logaritmo. Una vez normalizados los datos, se determinó si los tratamientos se verían afectados por la temperatura corporal y el sexo, y dado que no resultaron afectados, estas variables no fueron incorporadas en el análisis.

Para el análisis de todas las variables exhibidas con alta frecuencia en ambos experimentos se utilizó estadística paramétrica. Para determinar el efecto de los tres tratamientos en el

experimento 1, las variables latencia al primer lamido (1), tiempo en movimiento (4), intento de escape (5) y exploración química (6) fueron analizadas con Modelos Generales Lineales de una vía para muestras repetidas, seguido de la prueba a posteriori de Tukey para las comparaciones individuales. En el experimento 2, se analizaron las diferencias (Post-estímulo – Pre-estímulo) de las mismas variables señaladas anteriormente en el experimento 1 (1,4,5 y 6), además del tiempo de movimientos laterales de cabeza (8) y la latencia luego del estímulo (9), todas analizadas con Modelos Generales Lineales de dos vías para muestras repetidas, seguido de la prueba a posteriori de Tukey.

En ambos experimentos, se consideraron las conductas (2, 3 y 7) exhibidas en baja frecuencia, marcaje, despliegues visuales y evasión (la evasión no fue medida en el experimento 1 debido a que no se consideraba el refugio). La presencia o ausencia de estas conductas fue analizada con la prueba de Cochran Q. Los valores totales se calcularon mediante la clasificación de presencia / ausencia de cualquiera de las conductas señaladas, para cada individuo en cada situación experimental. Luego se realizó un test a posteriori de Cochran para identificar las diferencias individuales. Para el experimento 2 estas variables fueron medidas en la etapa post-estímulo.

Para las pruebas estadísticas se utilizó Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., 2002, Tulsa, OK, USA).

3. RESULTADOS

3.1 Experimento 1: Respuesta a información química

La latencia al primer lamido fue similar en los tres tratamientos ($F_{(2, 54)}=0.11$; $p=0.9$), teniendo un valor promedio de 4 ± 0.32 minutos. Sin embargo, el tratamiento sí afectó la exploración química (Fig. 6); los lagartos realizan más conductas de exploración en el terrario de un conoespecífico y en el control que en su propio terrario. La variable de exploración química, como ya se mencionó, se compone de lamidos, degluciones y autolamidos, y esta última conducta se presenta con mayor frecuencia (4 animales) en el terrario control, versus 2 en el terrario de conoespecífico y cero en el propio (datos no mostrados). El movimiento también se vio afectado por el tratamiento (Fig. 7), pues los lagartos se mueven más en el terrario de conoespecífico que en el propio. Finalmente los intentos de escape también difirieron entre los tratamientos (Fig. 8); los lagartos escapan más en el terrario de un conoespecífico que en el control.

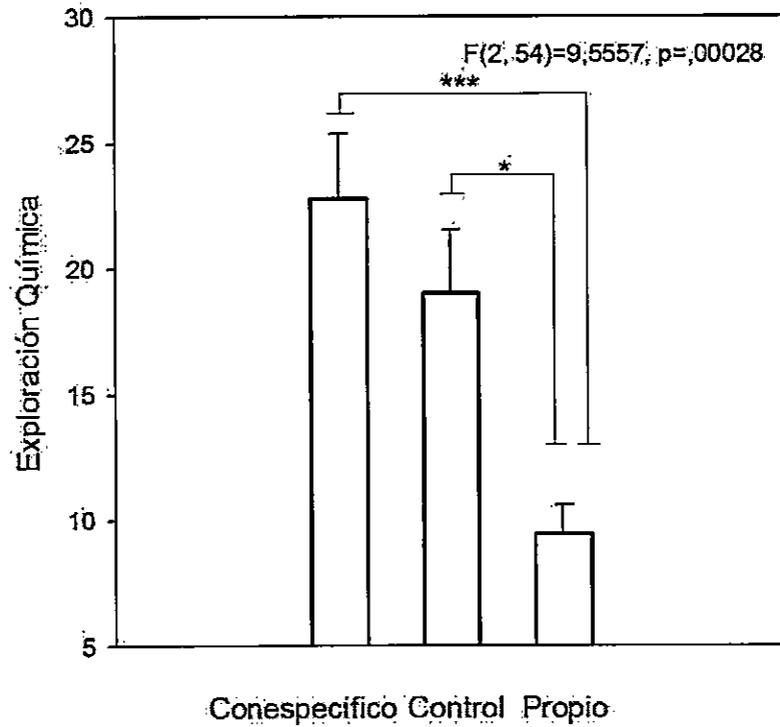


Figura 6: Promedio (+ ES) de las conductas de exploración química del lagarto *Liolaemus chiliensis* en tres tratamientos. *** $p < 0,001$, * $p < 0,05$.

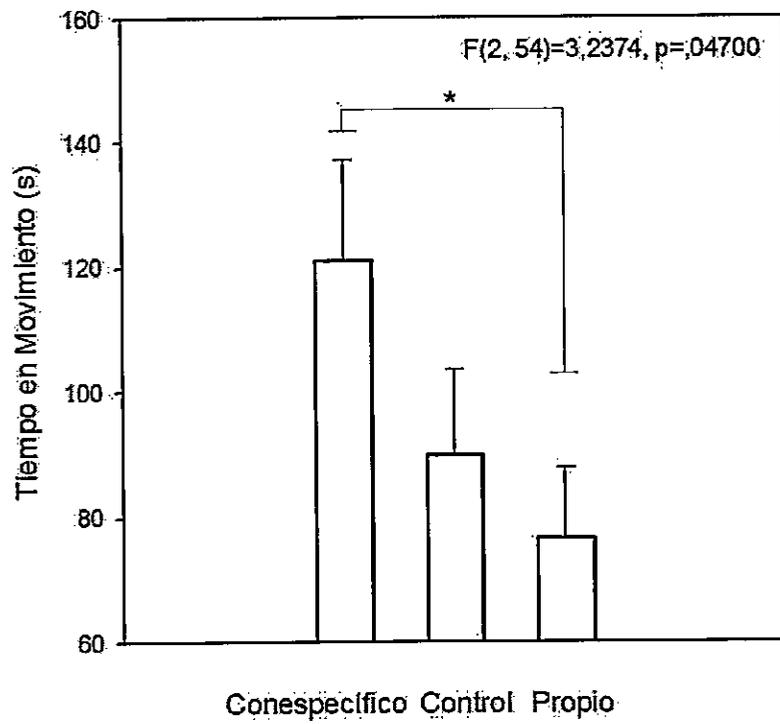


Figura 7: Promedio (+ ES) del tiempo en movimiento del lagarto *Liolaemus chiliensis* en tres tratamientos. * $p < 0,05$.

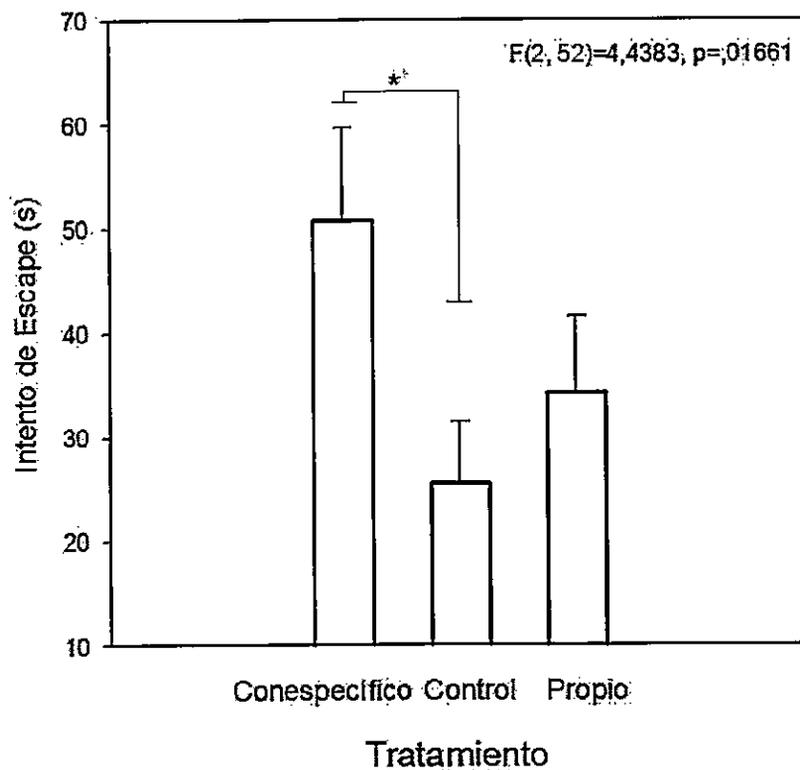


Figura 8: Promedio (+ ES) del tiempo de intento de escape del lagarto *Liolaemus chiliensis* en tres tratamientos. * $p < 0,05$.

La exhibición del resto de las conductas presentadas con baja frecuencia (marcaje y despliegues visuales) difirió significativamente entre los tratamientos (Test de Cochran: $Q = 7,21$; $p = 0,05$); los lagartos no exhiben estas conductas en sus propios terrarios, contrario a lo que ocurre en el de conespecíficos y control (Fig. 9). El número de conductas presentadas se detalla en dicha figura. Las comparaciones a posteriori no presentaron diferencias significativas.

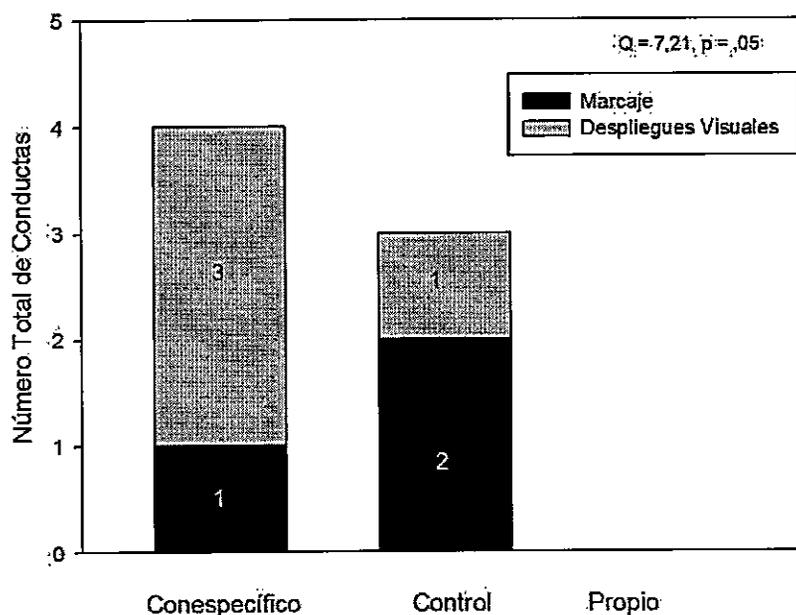


Figura 9: Número total de conductas exhibidas en baja frecuencia por *Liolaemus chiliensis* en tres tratamientos. Las conductas de marcaje y despliegues visuales, se presentan en distintos tonos de grises. Los valores dentro de las barras representan el número de veces que se exhibieron las conductas. En el terrario propio no se exhibieron despliegues visuales ni marcaje.

3.2 Experimento 2: Respuesta a estimulación acústica y la interacción con la información química

La latencia al movimiento post-estímulo fue afectada por el tipo de información acústica (Tabla 1), los lagartos demoran más en retomar su actividad cuando el estímulo es un chillido de un conespecífico que un ruido (Fig. 10).

El cambio en la exploración química y los movimientos de cabeza (vigilancia) no fueron afectados por ninguno de los factores (acústico y químico) ni su interacción (Tabla 1). Sin embargo, la información química afectó el cambio en el movimiento. Como se observa en la Fig. 11, los lagartos aumentan su movimiento post- estímulo, en relación a la condición inicial (i.e., valores positivos) cuando están en presencia de secreciones de conespecíficos independiente del estímulo acústico presentado. Consistentemente con este resultado, el estímulo químico también afectó el cambio en el intento de escape, el cual aumenta significativamente después del estímulo cuando los lagartos están con secreciones de conespecíficos (Fig. 12).

Tabla 1: Resultados de los Modelos Generales Lineales de dos vías para determinar el efecto de la información acústica, química y su interacción, de las siguientes variables medidas en *L. chiliensis*.

	Estímulo Acústico	Información Química	Estímulo Acústico x Información Química
Variable	F(p)	F(p)	F(p)
Cambio Exploración Química	0,15(0,70)	2,29(0,14)	0,003 (0,96)
Cambio Tiempo Movimiento	0,87(0,36)	6,78 (0,014)	0,36(0,552)
Cambio Intento Escape	1,5(0,23)	6,38(0,017)	0,67(0,618)
Cambio Movimiento de Cabeza	1,5(0,23)	3,04(0,092)	0,67(0,421)
Latencia post- estímulo acústico	5,48(0,026)	3,98(0,056)	0,25(0,618)

F = estadígrafo del GLM y p = nivel de significancia de la prueba estadística. Los valores estadísticamente significativos se encuentran en negrita.

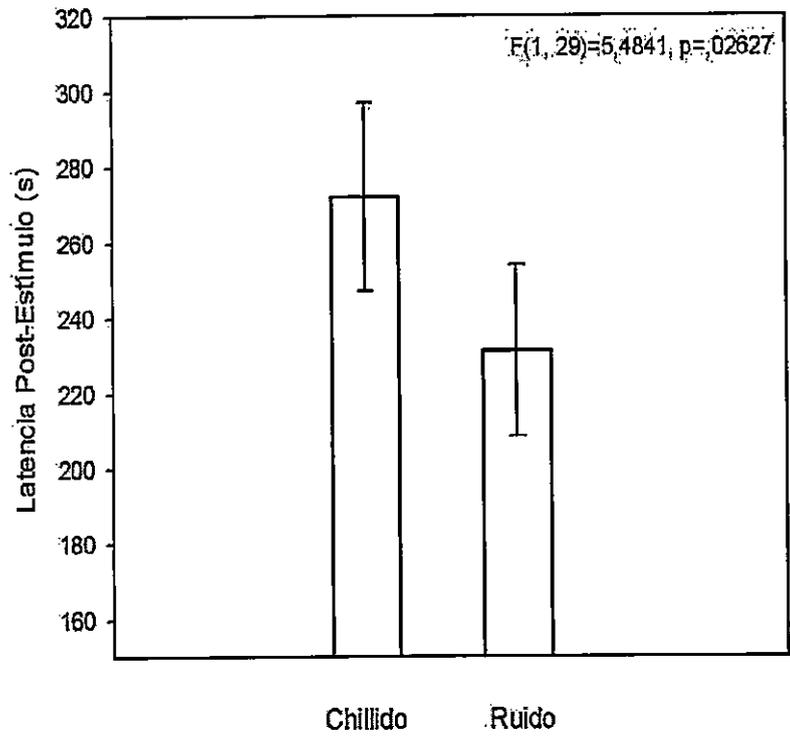


Figura 10: Promedio (\pm ES) del tiempo de latencia post-estímulo acústico.

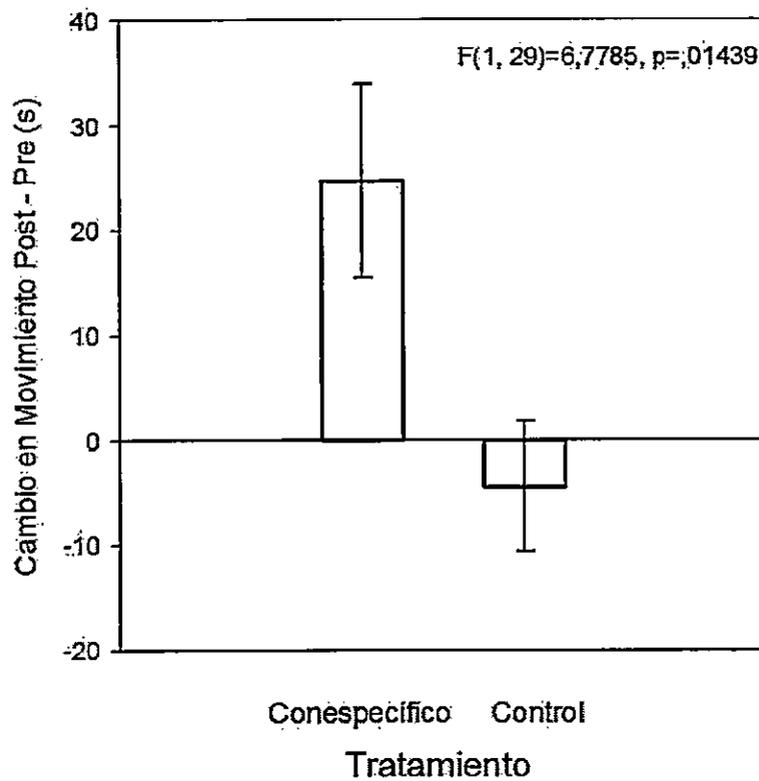


Figura 11: Promedios (\pm ES) del cambio en el tiempo en movimiento (Post - Pre) exhibido en dos condiciones experimentales por el lagarto *Liolaemus chiliensis*. La línea horizontal (cero) indica el punto donde no existe cambio entre ambas etapas. La respuesta positiva indica que hay mayor movimiento en la etapa post estímulo, con respecto a la condición pre-estímulo. La respuesta negativa indica que el movimiento disminuyó en la etapa post-estímulo.

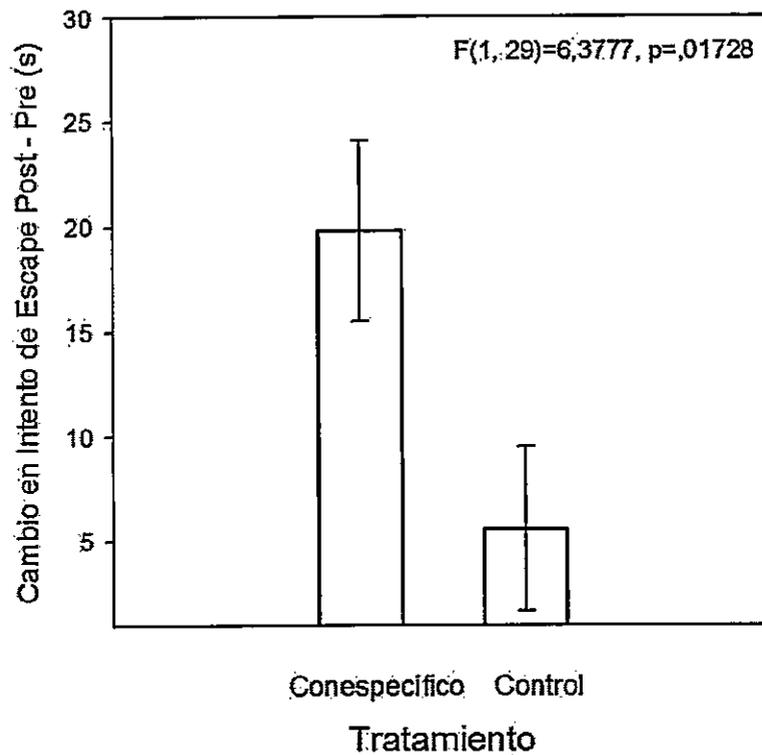


Figura 12: Promedio (\pm ES) del cambio en el intento de escape (Post - Pre) producidos en dos condiciones experimentales por el lagarto *Liolaemus chiliensis*. Para mayores explicaciones ver leyenda Figura 11.

La prueba de Cochran indicó que las conductas exhibidas en baja frecuencia (evasión, marcaje y despliegues visuales) difirieron entre los cuatro tratamientos ($Q = 48$; $p = 0.05$; Fig. 13). Existe tendencia a una mayor cantidad de conductas en el terrario de conespecífico, aunque no fue significativo, las comparaciones a posteriori tampoco arrojaron diferencias significativas. En el terrario control con chillido sintético no se registran individuos que realicen marcaje ni despliegues visuales. El número de conductas presentadas se detallan en la Figura 13.

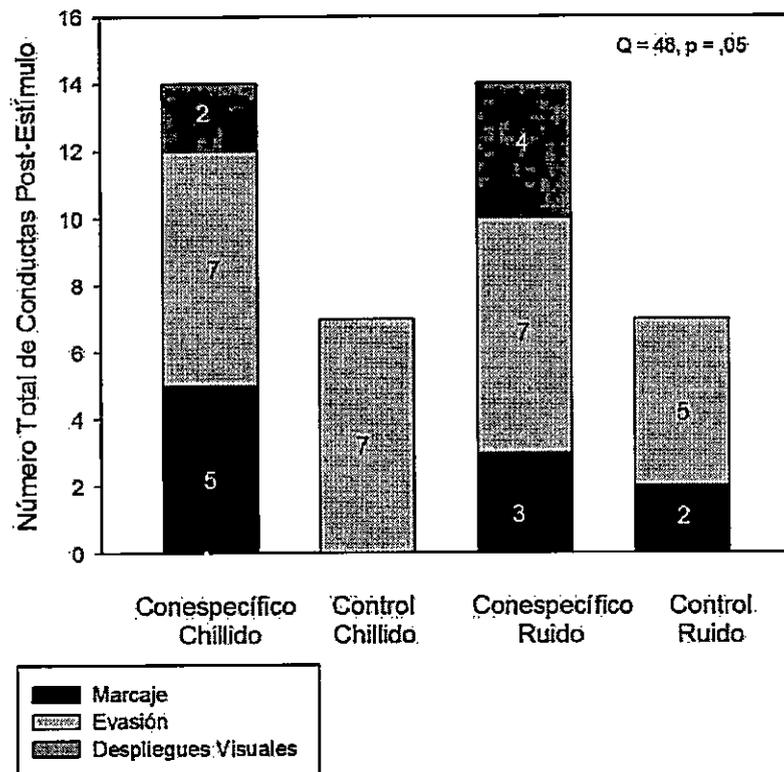


Figura 13: Número total de conductas exhibidas en baja frecuencia por *Liolaemus chiliensis* en cuatro tratamientos durante la etapa post-estímulo. Las conductas de marcaje, evasión y despliegues visuales, se presentan en distintos tonos de grises. Los valores dentro de las barras representan el número de veces que se exhibieron las conductas en cada tratamiento.

4. DISCUSIÓN

Los datos indican, por una parte, que *L. chiliensis* presenta reconocimiento químico de conespecíficos, y por otra parte los resultados sugieren que la vocalización es una llamada de alarma, sin embargo, la respuesta a esta llamada no se ve modulada por la presencia de rastros químicos de conespecíficos.

A continuación se presentan las discusiones específicas con respecto a ambos experimentos realizados.

4.1. Experimento 1: Respuesta a información química

Las conductas de exploración química en los distintos tratamientos indican que *L. chiliensis* discrimina las diferentes informaciones químicas presentadas.

En el tratamiento de conespecífico, la identificación de estas secreciones se evidencia por la mayor exhibición de conductas de reconocimiento químico y de movimiento. El reconocimiento entre conespecíficos ocupa un rol central en el comportamiento social de *Liolaemus*, y se encuentra estrechamente relacionado al auto reconocimiento, ya que los animales discriminarían sus propios rastros de los producidos por un conespecífico, por lo general del mismo sexo (Labra 2008b). El mayor tiempo en movimiento en terrarios de conespecíficos podría implicar un mayor intento por explorar el ambiente, sumado a la búsqueda de áreas no marcadas por conespecíficos. También se observó un aumento del intento de escape dentro del terrario de un conespecífico con respecto a la situación control, conducta que permitiría evitar un posible encuentro agonístico mediante el previo reconocimiento químico (Labra 2006). El mayor tiempo en movimiento en general, también podría corresponder a un intento por determinar las habilidades competitivas del dueño del territorio (i.e., tamaño corporal), como se registró en *L. monticola*, una especie territorial, donde los individuos más pequeños se movieron más y realizaban más despliegues en el territorio de un congénere más grande (Labra 2006). Si bien en esta investigación no se evaluó la conducta de la especie frente a congéneres de mayor o menor tamaño (i.e. el enfrentamiento a rastros químicos se realizó entre congéneres de tamaños similares), lo anterior podría corresponder a un antecedente para futuros estudios de la territorialidad en *L. chiliensis*.

En el terrario de conespecífico también se observan más despliegues visuales, lo cual es un claro indicador de que los animales están respondiendo a las secreciones de estos individuos (Labra & Niemeyer 1999). Es sabido que los cabeceos son usados por *Liolaemus* en interacciones agonísticas, como el ejemplo de *L. lemniscatus*, donde los machos ganadores de estos encuentros exhiben más cabeceos que los machos perdedores, destacándose que esta conducta podría entregar información de las habilidades competitivas o la motivación por enfrentarse a un conespecífico del mismo sexo (Labra y col. 2007). Entonces estos despliegues podrían ser un preparativo para el combate, una forma de evitarlo, debido a que en ese lugar los animales tendrían la certeza de encontrarse con un conespecífico, con el cual se podría generar un enfrentamiento. Solo un individuo realizó marcaje, por lo que es probable que en este terrario sea más relevante la exhibición de despliegues visuales.

En la situación control los individuos también efectúan un alto reconocimiento químico. Los autolamidos se presentaron en mayor cantidad durante los experimentos en este terrario, donde no existían rastros químicos propios ni de otros individuos de la especie. Esta conducta puede corresponder a un intento por identificar algún rastro propio o de la especie,

en un ambiente completamente nuevo para los animales experimentales (Alberts 1992; Aguilar y col. 2009). En el terrario control también se exhibieron las conductas que fueron presentadas en baja frecuencia (marcaje y despliegues visuales). La exhibición de marcaje, permitiría marcar este nuevo territorio (Alberts 1992; Alberts y col. 1992b; Labra 2008), y el despliegue visual presentado, la posición encorvada que también se define como una respuesta agresiva en encuentros agonísticos, constituiría una anticipación a este eventual encuentro con otros individuos (Aragón y col. 2005). Estos individuos podrían corresponder a depredadores, ya que en el terrario control no se presentan los rastros químicos para reconocer a un conespecífico, y según Leal (1997) los despliegues agresivos pueden también estar dirigidos a depredadores, que podría ser el caso de *L. chiliensis* en el terrario control.

En el terrario propio los animales disminuyen las conductas de exploración química, lo cual indicaría un reconocimiento del propio territorio que sería innecesario explorar (Labra 2008b). Esto ha sido llamado auto reconocimiento y ocurre cuando los animales exploran químicamente menos sus propias secreciones, y con respecto a esto, se ha postulado que individuos del género *Liolaemus* de diferentes especies pueden discriminar entre sus rastros químicos y el de conespecíficos (Labra & Niemeyer 1999; Labra y col. 2001; Labra y col. 2002). Labra y colaboradores (2002) señalan que las fecas, asociadas al marcaje, contienen feromonas involucradas en el auto reconocimiento. Además Labra y Niemeyer (1999), postulan que el auto reconocimiento permite mantener el territorio de los animales, reduciéndose los despliegues visuales y/o agresiones entre conespecíficos.

En el terrario donde solo se perciben rastros químicos propios no se realizan marcaje ni despliegues visuales, ya que el terrario no indica la presencia de conespecíficos.

4.2. Experimento 2: Respuesta a estimulación acústica y la interacción con la información química

Como se mencionó en un comienzo de esta discusión, con respecto a la hipótesis que plantea que la vocalización de *L. chiliensis* podría corresponder a una llamada de alarma a conespecíficos, los resultados permiten apoyar esta hipótesis, ya que luego de presentarse esta vocalización los animales permanecen más tiempo inmóviles que cuando se presenta el ruido control, probablemente manteniéndose en estado de alerta por el riesgo a depredación que implica la vocalización en las cercanías. La inmovilidad reduciría las posibilidades de llamar la atención de un posible depredador (Toledo y col. 2011).

El mayor aumento del tiempo en movimiento y el intento de escape en presencia de rastros químicos de conespecíficos, independiente de los estímulos acústicos, puede relacionarse con que al asociarse la química con la acústica, los animales percibirían mayor riesgo en las cercanías, lo que generaría una mayor efectividad en la respuesta de los individuos (Kulahci y col. 2008). En el terrario de un conespecífico, los animales estarían reconociendo su posible presencia en las cercanías, asociando el territorio como ajeno, donde, ante la incerteza, preferirían arrancar luego de cualquiera de los estímulos acústicos.

La mayor exhibición de conductas de evasión, marcaje y despliegues visuales, durante la etapa post-estímulo, en terrarios donde existían rastros químicos de conespecíficos, comparados a los terrarios control, denota el reconocimiento químico de estos individuos. Estas conductas fueron realizadas en la misma frecuencia independiente de cualquiera de los estímulos acústicos, lo que sugiere que la presencia de rastros químicos de conespecíficos determina una urgencia por evadir cualquier riesgo (e.g. interacciones agonísticas o depredación). La evasión se presenta en todos los tratamientos luego de cualquiera de los estímulos acústicos; los animales intentan refugiarse para evitar el riesgo a ser depredado.

En el terrario control, luego de presentarse el chillido de un conespecífico, los animales no exhiben ninguna otra conducta aparte de la evasión, posiblemente porque el ambiente es desconocido y el chillido representa riesgo inminente, por lo tanto solo habría que intentar evitar ser depredado, y dentro de este contexto las conductas asociadas al marcaje y a los despliegues visuales no serían necesarios en este ambiente. En el terrario control, luego de presentarse el ruido, los lagartos exhiben menos evasión, ya que este ruido no generaría la alerta, y de esta manera la necesidad por refugiarse que se produce con la presentación del chillido. Además, la ausencia de rastros químicos de conespecíficos también baja el estado de alerta de los animales.

Es necesario destacar, que esta es la primera investigación de las respuestas a vocalizaciones en una situación de riesgo de depredación en lagartos del género *Liolaemus*, siendo *L. chiliensis* la única especie en la cual se ha reportado vocalización en este género muy diverso y abundante de Sudamérica. La respuesta de *L. chiliensis* es la inmovilidad frente a las vocalizaciones de conespecíficos. Esta inmovilidad como respuesta a riesgos de depredación se ha evaluado en otros vertebrados que han sido expuestos a llamadas de alarma de heterospecíficos, exhibiendo conductas de vigilancia (Vitousek y col. 2007; Ito & Mori 2010) y crisis (Zuberbühler 2000), las cuales se encuentran relacionadas con la inmovilidad. En estas circunstancias hay un estado de alerta, donde los animales presa

evitan moverse, para así evadir la visualización por parte del depredador (Toledo y col. 2011).

Una vocalización, como cualquier información implicada en comunicación, puede corresponder tanto a una señal como a una clave. Para *L. chiliensis* postulamos que lo más probable es que la vocalización emitida sea consecuencia de la exhalación de aire durante el aprisionamiento (i.e. subyugación) que se pudo haber originado por un chillido involuntario y que los conespecíficos han asociado al riesgo de depredación en las cercanías, durante un proceso evolutivo (Steiger y col. 2011). Además las señales tienen que ser emitidas con la intención de comunicar un mensaje, y en esta especie no se han determinado conductas sociales que respalden la existencia de este tipo de señales entre conespecíficos. Por esto me arriesgo a postular que la vocalización tiene más características de ser una clave acústica intraespecífica que los conespecíficos han aprendido a asociar al riesgo de depredación en las cercanías. Un ejemplo claro de la utilización de claves acústicas interespecíficas para evaluar el riesgo de depredación, es el de *Anolis sagrei* que distingue entre las llamadas de aves depredadoras de no depredadoras, que corresponderían a claves acústicas, y les permitiría evitar un riesgo de depredación (Cantwell 2010).

El hecho de que *L. chiliensis* habite preferentemente zonas arbustivas y de matorrales, con escasa visibilidad, y que tanto hembras como machos presenten poros precloacales, potenciaría el uso de la comunicación química y acústica en esta especie. Si bien, la utilización de comunicación multisensorial aumenta la precisión en la respuesta dentro de un proceso comunicativo (Kulahci y col. 2008), esto no fue observado en *L. chiliensis* al presentarse los estímulos acústicos y químicos de manera simultánea. Quizás sería posible que en otras situaciones experimentales pudieran evidenciarse interacciones entre estímulos de distintas modalidades sensoriales, como someter a los sujetos a rastros químicos de sexos opuestos, dado que los experimentos realizados en esta investigación evaluaron la respuesta de *L. chiliensis* frente a individuos del mismo sexo. Esta posibilidad es sugerida por la frecuente cercanía entre macho y hembra compartiendo un territorio (Constanzo, J. comm. Pers.).

La presencia de rastros químicos de conespecíficos no modula la respuesta al estímulo, ya que los animales responden de manera similar al chillido que al ruido con y sin presencia de rastros de conespecíficos, lo que resulta esperable ya que en el ambiente natural de *L. chiliensis* los individuos del mismo sexo no compartirían territorios y, de esta manera los individuos no se encontrarían en un sitio donde hay rastros químicos de dichos congéneres, que son los rastros que se usan en esta investigación. Consistentemente con los resultados

asociados al escape, los animales cuando perciben los rastros de conespecíficos intentan huir del territorio. Lo anterior puede deberse a una característica observada pero no reportada en esta especie, la territorialidad (observaciones de terreno del equipo del Laboratorio de Neuroetología de la Universidad de Chile). Bajo el supuesto de que son animales territoriales, no hayan evolucionado aun la asociación entre los rastros químicos y las vocalizaciones, y con el mismo argumento postulamos que dicha vocalización es una clave acústica de *L. chiliensis* y no una señal entre conespecíficos.

Constanzo y Labra (2011) evaluaron la respuesta vocal de *L. chiliensis* en las primeras tres etapas de la depredación (i.e., detección, identificación y ataque; Endler 1986), y el resultado fue que los animales no vocalizaron al ser enfrentados y atacados por dos reconocidos saurófagos de Chile, *Philodryas chamissonis* (culebra de cola larga) como depredador terrestre y *Falco sparverius* (cernícalo) como depredador aéreo. De esta manera comprobaron que la vocalización de *L. chiliensis* no correspondería a un disuasivo de depredadores al menos en las primeras tres etapas de la depredación. Los animales emiten la vocalización al ser manipulados (Donoso-Barros 1966; Carothers y col. 2001), lo que corresponde a la cuarta etapa de la depredación, la subyugación (Endler 1986), y en esta etapa los animales ya no tienen las mismas posibilidades de escapar del depredador. Queda por determinar entonces, si la vocalización podría actuar como disuasivo de la depredación durante la subyugación.

Se requieren estudios adicionales que aborden la comunicación de esta especie dentro del contexto natural donde esta ocurre, con el objetivo de evaluar el significado adaptativo de esta vocalización basándose en que es utilizada por conespecíficos como una llamada de alarma, y así seguir contribuyendo al estudio conductual en esta especie de *Liolaemus*, y de manera más general a este grupo de vertebrados tan poco estudiados.

5. CONCLUSIONES

La vocalización de *Liolaemus chiliensis* es utilizada por los conoespecíficos como una llamada de alarma, que produce alerta e informaría de un riesgo de depredación. Además la especie reconoce químicamente los ambientes, conducta comúnmente utilizada por varias especies de este género. La presencia de rastros químicos no modula la respuesta al estímulo acústico, posiblemente porque en el ambiente los individuos del mismo sexo no comparten territorio. Sin embargo, queda mucho por avanzar con respecto a los estudios conductuales de esta especie y de los lagartos en general. La relevancia de esta investigación radica en que contribuye al esclarecimiento de la función del chillido emitido por el lagarto llorón. Las investigaciones de comunicación en este grupo de vertebrados son escasas, pero estos resultados aportan la primera evidencia de respuesta conductual de *L. chiliensis* a llamadas de alarma y contribuye a indagaciones posteriores sobre el significado evolutivo de esta novedad conductual en este género de lagartos.

6. REFERENCIAS

- Aguilar, P. M., Labra, A. & Niemeyer, H. M. (2009). "Chemical self-recognition in the lizard *Liolaemus fitzgeraldi*". *Journal of ethology* 27:181-184.
- Al-Ghamdi, M. S. A. D., Jones, J. F. X. & Taylor, E. W. (2001). "Evidence of a functional role in lung inflation for the buccal pump in the agamid lizard *Uromastyx aegyptius microlepis*". *The Journal of Experimental Biology* 204:521-531.
- Alberts, A. C. (1992). "Pheromonal self-recognition in desert iguanas". *Copeia* 1992:229-232.
- Alberts, A. C., Pratt, N. C. & Phillips, J. A. (1992b). "Seasonal productivity of lizard femoral glands: Relationship to social dominance and androgen levels". *Physiology & Behavior* 51:729-773.
- Alonso, M. L. B., Cotrina, J. M., Pardo, D. A., Font, E. & Molina-Borja, M. (2010). "Sex differences in antipredator tail-waving displays of the diurnal yellow-headed gecko *Gonatodes albogularis* from tropical forests of Colombia". *Journal of Ethology* 28:305-311.
- Alonso, R. & Rodríguez, A. (2004). "*Anolis lucius* (Coronel, Gorrita). Vocalization". *Herpetological Review* 35:385-386.
- Amorim, M. C. P., Simões, J. M., Mendonça, N., Bandarra, N. M., Almada, V. C. & Fonseca, P. J. (2010). "Lusitanian toadfish song reflects male quality". *The Journal of Experimental Biology* 213:2997-3004.
- Aragón, P., López, P. & Martín, J. (2005). "Roles of male residence and relative size in the social behavior of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:762-769.
- Barnard, C. (2004). "Animal behaviour: mechanism, development, function and evolution". Auckland, New Zealand. Pearson Education New Zealand: 726 pp.
- Barrera, J. P., Chong, L., Judy, K. N. & Blumstein, D. T. (2011). "Reliability of public information: predators provide more information about risk than conspecifics". *Animal Behaviour* 81:779-787.
- Breitman, M. F., Avila, L. J., J.W., S. J. & Morando, M. (2011). "Lizards from the end of the world: Phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini)". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59:364-376.
- Bulova, S. J. (1994). "Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards". *Copeia* 1994:980-992.
- Candolin, U. (2003). "The use of multiple cues in mate choice". *Biological Reviews* 78:575-595.
- Cantwell, L. R. (2010). "Response of *Anolis sagrei* to acoustic calls from predatory and non-predatory birds". *Proceedings of The National Conference On Undergraduate Research* 4:153-160.
- Caro, T. (2005). "Definitions and predator recognition". En "Antipredator defenses in birds and mammals". U. o. C. Press: 1 - 31.
- Carothers, J. H., Groth, J. G. & Jaksic, F. M. (2001). "Vocalization as a response to capture in the central Chilean lizard *Liolaemus chiliensis* (Tropiduridae)". *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36:93-94.
- Constanzo, J. & Labra, A. (2011). "Modulación de la respuestas antidepredatoria de dos especies de lagartos *Liolaemus simpátricos*". IX Congreso Latinoamericano de Herpetología, Curitiba, Brasil, Universidad de Chile.
- Crowley, S. R. & Pietruszka, R. D. (1983). "Aggressiveness and vocalization in the leopard lizard (*Gambelia wislizenii*): The influence of temperature". *Animal Behaviour* 31:1055-1060.

- Charlton, B. D., Huang, Y. & Swaisgood, R. R. (2009). "Vocal discrimination of potential mates by female giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*)". *Biology Letters* 5:597-599.
- Digweed, S. M. & Rendall, D. (2009). "Predator-Associated Vocalizations in North American Red Squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*): To Whom are Alarm Calls Addressed and How do They Function?". *Ethology* 115:1190-1199.
- Donoso-Barros, R. (1966). "Reptiles de Chile". Santiago, Chile. Ediciones Universidad de Chile: 458 pp.
- Endler, J. A. (1986). "Defense against predators". En "Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates". U. o. C. Press: 109-134.
- Escobar, C. A., Labra, A. & Niemeyer, H. M. (2001). "Chemical composition of precloacal secretions of *Liolaemus* lizards". *Journal of Chemical Ecology* 27:1677-1690.
- Font, E. & Desfilis, E. (2002). "Chemosensory recognition of familiar and unfamiliar conspecifics by juveniles of the Iberian wall lizard *Podarcis hispanica*". *Ethology* 108:319-330.
- Guilford, T. (1987). "The biological roles of pyrazines: evidence for a warning odour function". *Biological Journal of the Linnean Society* 31:113-128.
- Hailman, J. P. (1977). "Optical signals: Animal communication and light". Oxford, England. Indiana U Press: 362 pp.
- Hebets, E. A. & Papaj, D. R. (2005). "Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:197-214.
- Hibbitts, T. J., Whiting, M. J. & Stuart-Fox, D. M. (2007). "Shouting the odds: vocalization signals status in a lizard". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:1169-1176.
- Hickman, C. R., Stone, M. D. & Mathis, A. (2004). "Priority use of chemical over visual cues for detection of predators by Graybelly salamanders, *Eurycea multiplicata griseogaster*". *Herpetologica* 60: 203-210.
- Ito, R. & Mori, A. (2010). "Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: Iguania)". *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277:1275-1280.
- Kulahci, I. G., Dornhaus, A. & Papaj, D. R. (2008). "Multimodal signals enhance decision making in foraging bumble-bees". *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275:797-802.
- Labra, A. (2006). "Chemoreception and the assessment of fighting abilities in the lizard *Liolaemus monticola*". *Ethology* 112:993-999.
- Labra, A. (2007). "The peculiar case of an insectivorous iguanid lizard that detects chemical cues from prey". *Chemoecology* 17:103-108.
- Labra, A. (2008). "Multi-Contextual use of Chemosignals by *Liolaemus* lizards". En "Chemical signals in vertebrates". Springer: 357-365.
- Labra, A. (2008b). "Sistemas de comunicación en reptiles". En "Herpetología de Chile". S. V. Chile: 547 - 571.
- Labra, A., Beltrán, S. & Niemeyer, H. M. (2001). "Chemical exploratory behavior in the lizard *Liolaemus bellii*". *Journal of Herpetology* 35:51-55.
- Labra, A., Carazo, P., Desfilis, E. & Font, E. (2007). "Agonistic interactions in a *Liolaemus* lizard: Structure of head bob displays". *Herpetologica* 63:11-18.
- Labra, A., Escobar, C. A., Aguilar, P. M. & Niemeyer, H. M. (2002). "Sources of pheromones in the lizard *Liolaemus tenuis*". *Revista Chilena de Historia Natural* 75:141-147.
- Labra, A. & Niemeyer, H. M. (1999). "Intraspecific chemical recognition in the lizard *Liolaemus tenuis*". *Journal of Chemical Ecology* 25:1799-1811.
- Labra, A. & Niemeyer, H. M. (2004). "Variability in the assessment of snake predation risk by *Liolaemus* lizards". *Ethology* 110:649-662.

- 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.
- Labra, A., Sufan-Catalan, J., Solis, R. & Penna, M. (2007). "Hissing sounds by the lizard *Pristidactylus volcanensis*". *Copeia* 2007:1019-1023.
- Leal, M. & Rodríguez - Robles, J. A. (1997). "Signalling displays during predator-prey interactions in a Puerto Rican anole, *Anolis cristatellus*". *Animal Behaviour* 54:1147-1154.
- Lima, S. L. (1998). "Stress and decision making under the risk of predation: Recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives". En "Stress and Behavior". A. Pr: 215-290.
- Lobo, F., Espinoza, R. E. & Quinteros, S. (2010). "A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards". *Zootaxa* 2549:1-30.
- Marcellini, D. L. (1974). "Acoustic behavior of the gekkonid lizard, *Hemidactylus frenatus*". *Herpetologica* 30:44-52.
- Marler, P. (1955). "Characteristics of some animal calls". *Nature* 176:6-8.
- Milton, T. H. & Jenssen, T. A. (1979). "Description and Significance of Vocalizations by *Anolis grahami* (Sauria: Iguanidae)". *Copeia* 3:481-489.
- Mirza, R. S. & Chivers, D. P. (2001). "Are chemical alarm cues conserved within salmonid fishes?". *Journal of Chemical Ecology* 27:1641-1655.
- O'Connell-Rodwell, C. E., Wood, J. D., Kinzley, C., Rodwell, T. C., Poole, J. H. & Puria, S. (2007). "Wild African elephants (*Loxodonta africana*) discriminate between familiar and unfamiliar conspecific seismic alarm calls". *Journal of the Acoustical Society of America* 122:823-830.
- Ouattaraa, K., Zuberbühlerb, K., N'goranc, E. K., Gombertd, J. E. & Lemassona, A. (2009). "The alarm call system of female Campbell's monkeys". *Animal Behaviour* 78:35-44.
- Pincheira-Donoso, D., Scolaro, J. A. & Sura, P. (2008). "A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania)". *Zootaxa* 1800:1-85.
- Regalado, R. (2003). "Social Behavior and Sex Recognition in the Puerto Rican Dwarf Gecko *Sphaerodactylus nicholsi*". *Caribbean Journal of Science* 39:77-93.
- Rowe, C. (2002). "Sound improves visual discrimination learning in avian predators". *Proceedings of the royal society* 269:1353-1357.
- Rowe, C. & Guilford, T. (1996). "Hidden colour aversions in domestic chicks triggered by pyrazine odours of insect warning displays". *Nature* 383:520-522.
- Rowe, C. & Guilford, T. (1999). "The evolution of multimodal warning displays". *Evolutionary Ecology* 13:655-671.
- Schwenk, K. (1995). "Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes". *Dept. of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut* 10:7-11.
- Steiger, S., Schmitt, T. & Schaefer, H. M. (2011). "The origin and dynamic evolution of chemical information transfer". *Proceedings of the royal society* 278:970-979.
- Takahashi, M. & Hasegawa, T. (2008). "Seasonal and diurnal use of eight different call types by Indian peafowl (*Pavo cristatus*)". *Journal of ethology* 26:375-381.
- Tang, Y. Z., Zhuang, L. Z. & Wang, Z. W. (2001). "Advertisement calls and their relation to reproductive cycles in *Gekko gekko* (Reptilia, Lacertilia)". *Copeia* 2001:248-253.
- Toledo, L. F., Sazima, I. & Haddad, C. F. B. (2011). "Behavioural defences of anurans: an overview". *Ethology Ecology & Evolution* 23:1-25.
- Vitousek, M. N., Adelman, J. S., Gregory, N. C. & St Clair, J. J. H. (2007). "Heterospecific alarm call recognition in a non-vocal reptile". *Biology Letters* 3:632-634.

- Webster, M. M., Atton, N., Ward, A. J. W. & Hart, P. J. B. (2007). "Turbidity and foraging rate in threespine sticklebacks: the importance of visual and chemical prey cues". *Behaviour* **144**:1347-1360.
- Zuberbühler, K. (2000). "Causal knowledge of predators' behaviour in wild Diana monkeys". *Animal Behaviour* **59**:209-220.
- Zuberbühler, K. (2009). "Survivor signals: the biology and psychology of animal alarm calling". En "Advances in the Study of Behavior". A. Press: 277-322.
- Zuberbühler, K., Jenny, D. & Bshary, R. (1999). "The predator deterrence function of primate alarm calls". *Ethology* **105**:477-490.
- Zug, G. R., Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (2001). "Communication and social behavior". En "Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles". A. Press: 239-269.

7. ANEXO

CHILE
POTENCIA ALIMENTARIA Y FORESTAL



División de Protección de Recursos Naturales Renovables
Subdepartamento de Vida Silvestre

Vida Silvestre N° M1-210.2077



VENTA

MODIFICA RESOLUCIÓN N°7266 DE 20 DE NOVIEMBRE DE 2009, QUE AUTORIZO LA CAPTURA DE REPTILES CON FINES CIENTIFICOS.

SANTIAGO, 18 FEB 2010

VISTOS: Lo solicitado por el interesado el 29 de Diciembre de 2009; la Ley 19.473; el Decreto de Agricultura N° 5 de 1998; la Resolución N° 2.073 de 2003 del Director Nacional del Servicio Agrícola y Ganadero; y, la Ley N° 18.755, Orgánica de este Servicio.

CONSIDERANDO

PRIMERO: Que el Servicio Agrícola y Ganadero autorizó mediante Resolución N°7266 de 20 de noviembre de 2009, a la Sra. Antonieta Labra L. la captura de anfibios con fines científicos.

SEGUNDO: Que para fines de un adecuado desarrollo del proyecto, la Sra. Labra, solicita modificar dicha Resolución en el sentido de ampliar las zonas de captura, cambiar los colectores que participarán en las actividades de captura y autorizar la extracción de tejido.

RESUELVO

Modifícase la Resolución N°7266 de 20 de noviembre de 2009; en el sentido de:

- Ampliar las áreas de captura al El Tabo, Región de Valparaíso, San Gabriel, Cerro Provincia, El Melocotón, El Manzano, Isla de Maipo, Lonquén, Meipilla, Camino Farallones y Chicuro, en la Región Metropolitana.
- Autorizar solamente la participación de los señores Gabriela Silva RUT N°15.622.146-1; Marcela Vidal; RUT N°12.789.454-K, Mario Peña; RUT N°6.362.573-6, Misque Sol Hoare; RUT N°16.019.158-9; Javiera Constanza; RUT N°16.212.977-5, Jaime Troncoso, RUT N°15.430.700-1 y Anibal Martínez, RUT N°5.740.277-5, en las actividades de captura.
- Autorizar la extracción de un centímetro de cola mediante corte manual.

ANÓTESE Y COMUNÍQUESE

CECILIA GONZALEZ CID
JEFE(S) DIVISION DE PROTECCION DE
RECURSOS NATURALES RENOVABLES

DISTRIBUCION
Sr. Antonieta Labra, Montecarmelo 100, Depto A 35, Providencia
Director Regional SAG Región de Valparaíso
Director Regional SAG Región Metropolitana
DIPROREN
C/ de Papeles

División Protección de Recursos Naturales Renovables SAG/ Av. Bulnes 140, 5° piso, Santiago.
Fono: 249 1531; Fax: 245 2529; E-mail: depromren@sag.gob.cl

304385