

UCh-FC

DOC-B

LMS

C.1

RIESGO DE DEPREDACION Y EVOLUCION DE LAS COLORACIONES

CRIPICAS EN LAGARTOS : IMPLICANCIAS FISIOLÓGICAS Y

CONDUCTUALES

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias, con mención en Biología

Facultad de Ciencias

por

**MARIA ANTONIETA LABRA LILLO**

Directores de Tesis: Drs. Mario Rosenmann y Alberto Veloso

1997

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Doctorado presentada por la candidata


**MARIA ANTONIETA LABRA LILLO**

Ha sido aprobada por la Comisión informante de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias, con mención en Biología, en el examen de Defensa de Tesis, rendido en Octubre de 1997.

**Directores de Tesis :**

Dr. Mario Rosenmann

Dr. Alberto Veloso



.....

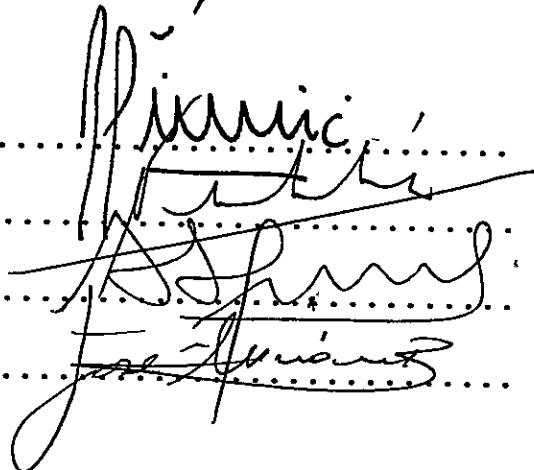
**Comisión de Evaluación de la Tesis**

Dr. Francisco Bozinovic

Dr. Nelson F. Díaz

Dr. Milton Gallardo

MSc. José Navarro



.....

*A la sonrisa, a la mano amiga.....*

## AGRADECIMIENTOS

El trabajo que implica la obtención de un grado académico siempre involucra el apoyo de muchas personas. He dejado atrás la anarquía de la etapa del Magister. Hoy solo quiero dar mis mas sinceros agradecimientos a todos aquellos que de una u otra forma contribuyeron a que esta tesis se llevara acabo.

A mis directores de tesis, Alberto Veloso y Mario Rosenmann, por el apoyo brindado durante toda la trayectoria de mis estudios. A los miembros de la comisión evaluadora, Drs. Francisco Bozinovic, Nelson F. Díaz, Milton Gallardo y José Navarro, por los importantes aportes que hicieron a mi tesis.

Y a..... Rigoberto Solís, Verónica Cambiazo, Mari López, a los "primos Soto" Mauricio, Ramón y Eduardo, Claudio Veloso, Antonieta Lillo, Juani López, Rosita Carrasco, Ninoska Ballester, a Don José, Marina Lafferte, Carlos Pino (Vertebrados), Marco Mendéz, Andrés Hinojosa, Mauricio González, Sergio Iturri, F. Novoa, Pablo Sabat, Andrés Sázo, Jaime Pefaur, Mauricio Canals, Francisco Bozinovic, Mario Penna, Julio Labra Lillo, a los chinitos que murieron en el cerro Provincia y bueno, a toda la gente amiga de esta facultad que estuvo "ahí" (afortunadamente es mucha!), a mis amigos de fuera de esta facultad, y a todas aquellas personas que conocí durante el transcurso de mi doctorado, de los cuales no solo aprendí biología, sino que fueron un incentivo particular para seguir adelante. Sin embargo, no puedo dejar de destacar el invaluable apoyo de Miriam Díaz, quien tuvo que soportar mis interminables lamentos por los distintos sucesos acontecidos en los últimos tiempos, los cuales me hicieron dudar en mas de alguna oportunidad, de seguir adelante con este trabajo. Tampoco puedo dejar de destacar la ayuda incondicional que me brindo Rafael Leonard, y debo confesar que le estaré en eterna deuda. Sin el, gran parte de esta tesis no habría podido ser realizada, más aun creo, que no se habría iniciado. A ambos, mis mas sinceros agradecimientos. Gracias Rafa!, Gracias Miriam!

Por otra parte, el financiamiento para las distintas etapas de esta tesis se debió a:

Beca CONICYT para estudios de Doctorado

Becas PG 097-94 y 015-95. Financiamiento de Tesis. Universidad de Chile.

Beca de para estudio de Doctorado Fundación Guillermo Puelma, para el estudio de Neurociencia y Ciencias de la conducta. Universidad de Chile

Beca Financiamiento de Viajes. Fundación Guillermo Puelma, para el estudio de Neurociencia y Ciencias de la conducta. Universidad de Chile.

Beca Asistencia a Congresos. XXV International Ethological Conference. Viena, 1997.

FONDECYT 2950015 Proyectos para Doctorado

FONDECYT 4960001 Proyectos para Terminación de Tesis Doctorales

FUNDACION AMIGOS DE AL Aporte de algunos recursos durante el período de “las vacas flacas” (F. Bozinovic, V. Cambiazo, M. Díaz, M. González, R. Leonard, MV. López, R. Solis).

## INDICE DE MATERIAS

AGRADECIMIENTOS .....	ii
INDICE .....	iv
LISTA DE TABLAS .....	ix
LISTAS DE FIGURAS .....	x
LISTA DE ABREVIATURAS .....	xii
RESUMEN .....	xiv
ABSTRACT .....	xvii
INTRODUCCION .....	1
EL ESTUDIO DE LA ADAPTACIÓN: NUEVAS PERSPECTIVAS ..	1
Patrones Adaptativos .....	1
INTERACCION PREDADOR-PRESA: UN CASO DE ESTUDIO ...	4
Coloración Críptica: Una Defensa Temprana .....	5
Lagartijas del Género <u>Liolaemus</u> : Un Modelo de Estudio .....	8
HIPOTESIS DE TRABAJO .....	10
OBJETIVOS .....	12
Objetivos Generales .....	12
Objetivos Específicos .....	12
MATERIALES Y METODOS .....	13
I Especies Estudiadas .....	13
II Sitios de Estudio .....	13
III Actividades de Terreno .....	15
a. Depredación .....	15
b. Grado de Cripsis .....	17
c. Distancia de Aproximación .....	19
d. Color de los Lagartos y Depredación .....	20
IV Actividades de Laboratorio .....	21
a. Respuestas Conductuales .....	22

b. Respuestas Respiratorias .....	23
c. Selección de la Coloración del Substrato .....	25
V Análisis de datos .....	26
a. Comparaciones Intraespecíficas .....	26
b. Comparaciones Interespecíficas .....	27
RESULTADOS .....	31
Parte I Análisis Intraespecíficos .....	31
Aspectos Generales .....	31
Aspectos Específicos .....	37
1. <u>Liolaemus belli</u> .....	37
a. Conducta .....	37
b. Fisiología .....	37
c. Uso de Substrato .....	38
2. <u>Liolaemus chiliensis</u> .....	39
a. Conducta .....	39
b. Fisiología .....	39
c. Uso de Substrato .....	40
3. <u>Liolaemus fuscus</u> .....	41
a. Conducta .....	41
b. Fisiología .....	41
c. Uso de Substrato .....	41
4. <u>Liolaemus lemniscatus</u> .....	43
a. Conducta .....	43
b. Fisiología .....	43
c. Uso de Substrato .....	43
5. <u>Liolaemus leopardinus</u> .....	45
a. Conducta .....	45
b. Fisiología .....	45
c. Uso de Substrato .....	46
6. <u>Liolaemus monticola</u> .....	46

a. Conducta .....	46
b. Fisiología .....	47
c. Uso de Substrato .....	47
7. <u>Liolaemus nigroviridis</u> .....	48
a. Conducta .....	48
b. Fisiología .....	48
c. Uso de Substrato .....	49
8. <u>Liolaemus nitidus</u> .....	50
a. Conducta .....	50
b. Fisiología .....	50
c. Uso de Substrato .....	51
9. <u>Liolaemus tenuis</u> .....	52
a. Conducta .....	52
b. Fisiología .....	52
c. Uso de Substrato .....	53
10. <u>Phymaturus flagellifer</u> .....	53
a. Conducta .....	53
b. Fisiología .....	53
c. Uso de Substrato .....	54
Parte II Análisis Interespecíficos sin excluir el Factor Filogenético .....	55
Aspectos Generales .....	55
Aspectos Específicos .....	55
1. Relación entre el Color de las Especies y sus Intensidades y Riesgo de Depredación .....	55
2. Relaciones entre Conspicuidad y los aspectos Conductuales y Fisiológicos Medidos .....	58
a. Conducta .....	58
b. Fisiología .....	64
Parte III Comparaciones Interespecíficas excluyendo el Factor Filogenético .....	75
a. Utilización de simulaciones de árboles filogenéticos .....	75



b. Utilizando la filogenia de las especies.....	77
DISCUSION.....	86
I Análisis Intraespecífico de las respuesta antidepredatorias.....	87
II Comparaciones Interespecíficas.....	88
1. Efecto del tipo de análisis en las conclusiones.....	88
2. Asociación entre la coloración de las especies y distintas variables...	89
2.1 Tasas de Depredación.....	92
A. Modelos de Plasticina.....	92
B. Intensidades de Depredación de las Especies.....	94
¿Son comidas las lagartijas en Chile ?, ¿Discriminan los predadores a los lagartos en función de sus coloraciones ?.....	99
2.2 Conducta.....	103
A. ¿Seleccionan las especies una coloración de substrato ?.....	103
B. Tasas de Movimientos.....	105
i. ¿Existe una relación entre la tasa de movimiento de las especies, antes de la presencia del predador y sus coloraciones ?.....	105
ii ¿En presencia de un predador ?.....	106
iii. Conducta de las presas después de la presencia del Predador	110
C. Respuesta Conductual en la Etapa de Aproximación.....	110
Correlación entre morfología y conducta: ¿Existe coevolución de éstas variables ?.....	111
Posibles consecuencias de la diferencia en los mecanismos antidepredatorios. Riesgo real y riesgo potencial de depredación	112
2.3 Fisiología.....	114
Antecedentes Generales.....	114
A. Frecuencia Respiratoria.....	115
B. Duración e Intensidad del Evento Respiratorio.....	117
Conclusiones de las Determinaciones Fisiológicas.....	118

Antecedentes Hormonales Involucrados en las Respuestas del	
Estrés.....	120
Evolución de los Caracteres.....	121
¿Por que existe una estrecha asociación entre la depredación y la coloración de las especies, si ambos grupos de organismos tendrían estrategias que tienden a minimizar la depredación ?.....	123
CONCLUSIONES.....	123
RESPUESTAS A LAS HIPOTESIS DE TRABAJO.....	124
BIBLIOGRAFIA.....	127

## LISTA DE TABLAS

1. Marcaje y recapturas de las distintas especies .....	31
2. Tamaño Corporal de las especies estudiadas.....	30
3. Distancia de Aproximación medidas para las distintas especies .....	34
4. Respuestas conductuales de las distintas especies medidas en el laboratorio..	34
5. Duración del evento respiratorio medido para las distintas especies.....	35
6. Frecuencia respiratoria de las distintas especies estudiadas.....	35
7. Intensidad del ciclo respiratorio medido en las distintas especies estudiadas..	36
8. Uso porcentual de los distintos sectores coloreados realizado por las distintas especies .....	36
9. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>L. belli</u> .....	38
10. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>L. chiliensis</u> .....	40
11. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>L. fuscus</u> .....	42
12. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>L. lemniscatus</u> .....	44
13. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>L. leopardinus</u> .....	45
14. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>L. monticola</u> .....	47
15. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>L. nigroviridis</u> .....	49
16. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>L. nitidus</u> .....	50
17. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>L. tenuis</u> .....	52
18. Correlaciones de variables fisiológicas observadas en <u>P. flagellifer</u> .....	54
19. Intensidades de depredación sufridas por las distintas especies .....	56
20. Componentes principales .....	72
21. Número de correlaciones significativas entre conspicuidad y distintas variables, utilizando simulaciones de arboles filogenéticos .....	76
22. Correlaciones entre la conspicuidad de las especies y las distintas variables medidas, utilizando contrastes independientes.....	78

## LISTA DE FIGURAS

1. Diagrama de la hipótesis central de la tesis .....	11
2. Dimensiones de una Tabla Munsell .....	18
3. Esquema de un registro respiratorio .....	25
4. Relaciones filogenéticas de las especies estudiadas en esta tesis.....	30
5. Conspicuidad de la especies .....	33
6. Intensidad de depredación en función de la conspicuidad de las especies.....	56
7. Ataque a modelos de plasticina .....	57
8. Relación entre conspicuidad de las especies y la distancia de aproximación .....	60
9. Relación entre conspicuidad la conspicuidad de las especies y el porcentaje de actividad antes del paso del rapaz .....	61
10. Relación entre la conspicuidad de las especies y la frecuencia de huida durante la presencia del predador aéreo.....	62
11. Relación entre la coloración de las especies y el porcentaje de utilización del substrato negro en la arena experimental .....	63
12. Cambio porcentual de la frecuencia respiratoria respecto a la condición inicial, durante y después de la sombra .....	66
13. Cambio porcentual de la duración del evento respiratorio, respecto a la condición inicial, durante y después de la sombra .....	67
14. Cambio porcentual de la intensidad de la respiración, respecto a la condición inicial durante y después de la presencia del predador .....	68
15. Relación entre la coloración de las especies y su respuesta conductual y fisiológica durante el vuelo del predador simulado.....	69
16. Relaciones entre la coloración de las especies y distintas variables conductuales y fisiológicas, estimadas en las distintas etapas de la cadena conductual de un predador	70
17. Distancia Euclidiana de las especies utilizando UPGMA .....	71
18. Distribución de las especies, basadas en los factores de los primeros ejes de los componentes principales. ....	73

19. Distribución de las especies, basadas en los factores de los dos primeros ejes de los componentes principales, obtenidos con todas variables medidas en este estudio . . . .	74
20. Relación entre la conspicuidad de las especies y la actividad Pre-Sombra, utilizando contrastes independientes. . . . .	79
21. Relación entre la conspicuidad de las especies y la frecuencia de huida durante el paso del depredador aéreo, utilizando contrastes independientes. . . . .	80
22. Relación entre la conspicuidad de las especies y la latencia registrada después del paso del predador aéreo, utilizando contrastes independientes. . . . .	81
23. Relación entre la conspicuidad de las especies y el cambio de la frecuencia respiratoria durante el paso del predador aéreo, utilizando contrastes independientes	80
24. Relación entre la conspicuidad de las especies y la distancia de aproximación, utilizando contrastes independientes. . . . .	83
25. Relación entre la conspicuidad de las especies y el número de potenciales predadores que tendría cada especie, utilizando contrastes independientes. . . . .	84
26. Diagrama de la relación entre depredación y los mecanismos antidepredatorios. . . .	126

## LISTA DE ABREVIATURAS

C	Conspicuidad
CmDPost	Cambio en la duración de la respiración después de la sombra, en relación a la condición inicial
CmDSom	Cambio en la duración de la respiración durante la sombra, en relación a la condición inicial
CmFrecPost	Cambio en la frecuencia respiratoria después de la sombra, en relación a la condición inicial
CmFrecSom	Cambio en la frecuencia respiratoria durante la sombra, en relación a la condición inicial
CmInPost	Cambio en la intensidad de la respiración después de la sombra, en relación a la condición inicial
CmInSom	Cambio en la intensidad de la respiración durante la sombra, en relación a la condición inicial
Color i	Color del individuo
Color s	Color del substrato
Croma i	Brillantez de la coloración del individuo
Croma s	Brillantez de la coloración del individuo
DA	Distancia de Aproximación
DPre	Duración de la respiración antes de la sombra
DPost	Duración de la respiración después de la sombra
DSom	Duración de la respiración durante la sombra
FrecPre	Frecuencia respiratoria antes de la sombra
FrecPost	Frecuencia respiratoria después de la sombra
FrecSom	Frecuencia respiratoria durante la sombra
ID	Intensidad de depredación
IntSom	Intensidad respiratoria durante la sombra

IntPost	Intensidad respiratoria después de la sombra
LHC	Largo hocico - cloaca
<i>L. belli</i>	<u><i>Liolaemus belli</i></u>
<i>L. chil</i>	<u><i>L. chiliensis</i></u>
<i>L. fus</i>	<u><i>L. fuscus</i></u>
<i>L. lem</i>	<u><i>L. lemniscatus</i></u>
<i>L. leop</i>	<u><i>L. leopardinus</i></u>
<i>L. mon</i>	<u><i>L. monticola</i></u>
<i>L. nig</i>	<u><i>L. nigroviridis</i></u>
<i>L. nit</i>	<u><i>L. nitidus</i></u>
<i>L. ten</i>	<u><i>L. tenuis</i></u>
<i>Phy</i>	<u><i>Phymaturus flagellifer</i></u>
Nuped	Número de potenciales predadores de cada especie
PreSom	Mediciones realizadas antes del paso de la sombra
PostSom	Mediciones realizadas después del paso de la sombra
S	Sobrevida (%). Porcentaje de animales recapturados
Sombra	Mediciones realizadas durante el paso de la sombra
Tono i	Tono del color del individuo
Tono s	Tono del color del substrato
Usoneg	Uso porcentual del substrato negro
Usoblan PS	Uso porcentual del substrato blanco después de la sombra
% Act Pre	Porcentaje de actividad antes de la sombra
% Act Post	Porcentaje de actividad después de la sombra

## RESUMEN

Diversos estudios han evaluado los mecanismos antidepredatorios desde distintas perspectivas, aisladas entre. Sin embargo, no existen estudios de los mecanismos antidepredatorios que incorporen en sus análisis las proposiciones de la biología evolutiva y comparada. Esto último permite controlar el efecto de los factores filogenéticos, en las respuestas estudiadas. Considerando estos elementos en el análisis, es posible entender los patrones adaptativos de los caracteres estudiados. Dentro de este contexto, esta tesis intenta determinar si la cripsis en lagartos puede ser analizada como un carácter complejo, que incluye aspectos morfológicos (coloración críptica), fisiológicos (congelamiento) y conductuales (inmovilidad).

El significado adaptativo de la coloración críptica en lagartos, en etapas iniciales de la interacción predador-presa (cuando el predador no ha entrado en contacto con la presa), fue estudiado en un grupo de lagartos Liolaemus, incluyéndose en el análisis mediciones de una especie del género Phymaturus.

En condiciones de terreno se determinó: 1- Grado de Conspicuidad de los lagartos (diferencia entre la coloración de los animales y la del substrato donde fueron encontrados). 2- Riesgo e intensidad de depredación de cada especie. 3- Distancia de aproximación (distancia que acepta un lagarto que se aproxime un predador, antes de huir). En condiciones de laboratorio se determinó: 1- Respuestas conductuales de los lagartos en una arena experimental. Las variables medidas fueron: a- porcentaje de actividad antes y después del paso del predador, b- respuestas de huida o inmovilidad



frente a un predador, c- latencia (tiempo que los lagartos toman en reanudar su actividad, después del paso del predador), d- selección de la coloración del substrato.

2- Respuestas fisiológicas, las cuales correspondieron a mediciones respiratorias, cuantificándose la frecuencia respiratoria, duración e intensidad del ciclo respiratorio, antes, durante y después del paso del predador.

El riesgo potencial de depredación fue mayor para las especies crípticas. Estas especies, cohabitan con un mayor número de potenciales predadores, aun cuando, tuvieron menores intensidades de depredación. Esto implica que las coloraciones crípticas evolucionan cuando las especies están sometidas a mayores riesgos potenciales de depredación, y que resultarían un mecanismo eficiente en detener la cadena conductual de un predador. Por otra parte, las coloraciones conspicuas evolucionarían en condiciones ambientales en las cuales existen menores riesgos potenciales de depredación, probablemente asociadas a una selección sexual. No obstante, los riesgos reales de depredación son mayores para estas especies, lo cual se refleja en sus mayores intensidades de depredación.

Los patrones de coloración de las especies, tienen una asociación evolutiva con las respuestas conductuales y fisiológicas que los animales presentan durante la interacción con un predador. Aquellas especies crípticas tienden a presentar inmovilidad conductual y congelamiento fisiológico (disminución de frecuencia respiratoria), en presencia de un predador. En condiciones de terreno, estas especies permiten una mayor proximidad del predador potencial. Considerando que estas especies presentan menores intensidades de depredación, aun cuando cohabitan con un

mayor número de predadores, la asociación entre la morfología - fisiología y conducta, sería eficiente en detener la depredación, en sus etapas iniciales.

## ABSTRACT

Several studies have evaluated the antipredator mechanisms from different perspectives, isolated among them. However, there are not studies of the antipredator mechanism which incorporate in their analysis the propositions of the comparative and evolutionary biology. The later allows to control the effect of the phylogenetic factors in the responses under study. By taking account these elements in the analyses, it is possible to understand the adaptative patterns of the characters under study. Under this context, this dissertation attempts to determine if crypsis in lizards can be analyzed as a complex character, which includes morphological (cryptic colorations), physiological (freezing) and behavioral (immobility) traits.

The adaptative meaning of cryptic colorations in lizards in the early stages of the predator-prey interaction (before the predator has been in contact with the prey) was studied in a group of Liolaemus lizards, including in the analysis measurements of one species of the Phymaturus genus.

Under field conditions, it was determined: 1- The degree of lizards conspicuousness (difference between the animal's color and the one of the substrate, where they were found). 2- Risk and intensity of predation affecting each species. 3- The approach distance (distance that a prey accepts the approach of a predator). Under laboratory conditions it was determined: 1- the behavioral responses of lizards in an experimental arena. The variables measured were: a- percentage of the activity before and after the presence of the predator; b- if animals freeze or run when the predator was presented, c- latency (time that lizards take to resume the activity, after the predator), d-

selection of the substrate coloration. 2- Physiological measurements. These were breathing measurements, recording breathing frequency, duration and intensity of the breathing cycle, before, during and after the predator presence.

The potential risk of predation was higher for lizards with cryptic color patterns. These species cohabit with a higher number of potential predators, even though, they had lower intensity of predation. These results allow to propose that cryptic colorations evolve under higher potential risk of predation, and these colorations should be an effective mechanism to stop the behavioral chain of a predator. By other hand, the conspicuous coloration should evolve under conditions of lower potential risk of predation, probably associated with an increase of the sexual selection pressure. However, the real risk of predation is higher for these species, as it is shown by their higher intensity of predation.

The color patterns of the species, have an evolutionary association with their behavioral and physiological responses, observed when animals interacted with a predator. Those cryptic species tend to show immobility and freezing (decrease breathing rate), when they were confronted with a predator. In the field, these species allow a greater proximity of a potential predator. Considering that these species had a lower intensity of predation, even though, they cohabit with a higher number of predators, the observed association between morphology- physiology and behavior, should be efficient in detains predation, in its early stages.

## INTRODUCCION

### EL ESTUDIO DE LA ADAPTACION: NUEVAS PERSPECTIVAS

El estudio de las relaciones filogenéticas de diversos taxa ha aumentado substancialmente en los últimos años (Sanderson *et al.* 1993). Esto es relevante considerando que actualmente, la biología evolutiva y comparada dá especial importancia a la inclusión de la filogenia de los taxa estudiados, cuando se intenta analizar los patrones y procesos adaptativos de distintos caracteres de interés (Harvey y Pagel 1991, Harvey y Nee 1993). En la última década, los patrones adaptativos son estudiados utilizando el Método Comparado, es decir, se realizan análisis estadísticos que eliminan o estiman el efecto de las relaciones históricas de los taxa, en los estudios de adaptación (Martins y Hansen 1996). El entendimiento de los procesos evolutivos de distintos caracteres de los taxa en estudio, se logra a través del mapeo de tales caracteres en estudio, en el árbol filogenético de dichos taxa, incluyéndose las presiones selectivas asociadas a la evolución de dichos caracteres (Baum y Larson 1991, Brooks y McLennan 1991).

#### Patrones adaptativos de los caracteres

Probablemente, el concepto de adaptación ha sido uno de los que ha generado mayores debates en la biología evolutiva y comparada (i.e. Bock 1980, Gould y Vrba 1982, Gittleman y Kot 1990, Baum y Larson 1991, Brooks y McLennan 1991, Harvey

Pagel 1991, Burrian 1992, West-Eberhard 1992, Reeve y Sherman 1993, Ridley 1993, Williams 1993). De este debate, surgen dos tipos de definiciones de adaptación, aquellas que incluyen el componente histórico y aquellas de tipo actualistas (no-históricos), en las que se recurre a la adecuación biológica para proponer adaptación. En esta última aproximación, se define adaptación como una variante fenotípica que resulta en una mayor adecuación biológica, entre las distintas variantes específicas, en un ambiente particular (Reeve y Sherman 1993). No obstante, una adaptación cualquiera es comúnmente estudiada, comparando caracteres de diversas especies en sus ambientes, excluyéndose determinaciones de adecuación biológica (Harvey y Purvis 1991). En definitiva, adaptación se establece a través de correlaciones entre caracteres o entre un carácter y una variable ambiental. Estos análisis son llamados de equilibrio, puesto que asumen que los caracteres estudiados están en un equilibrio evolutivo con las condiciones ambientales, es decir, que cambios en el ambiente conllevan a cambios evolutivos en los caracteres (Huey 1987). Esto implica que las similitudes observadas en los caracteres serían atribuibles a factores adaptativos específicos.

No obstante, las similitudes en los caracteres no solo dependen de factores adaptativos específicos, sino que además, se deberían a la cercanía de las relaciones filogenéticas de los taxa en estudio (i.e. Brooks y McLennan 1991, Harvey y Pagel 1991, Harvey *et al.* 1995, Martins y Hansen 1996). Esto implica que la varianza asociada a un determinado carácter en un taxón, tiene dos componentes: uno adaptativo (varianza debida a evolución independiente) y otro filogenético (varianza heredada del ancestro). Por lo tanto, los valores específicos de las distintas variables en estudio, no constituyen puntos independientes en un análisis comparativo. Dentro de las consecuencias

estadísticas de la no independencia de los datos cuando se prueban hipótesis, se incluye el aumento de los errores tipo I, debido a la sobrestimación de los grados de libertad, es decir, se rechaza una hipótesis nula (i.e que no existe una relación significativa entre las variables A y B), lo que se traduce en una exageración en la significancia de las relaciones propuestas (Felsenstein 1985, Garland et al 1992). En este contexto se propone el uso del **Método Comparado**, el cual es un conjunto de metodologías que eliminan o estiman en forma estadística, el efecto que producen las relaciones históricas de los taxa en estudio, para que éstas no confundan el significado adaptativo de los caracteres en estudio (para revisiones ver Pagel y Harvey 1988, Gittleman y Luh 1992, Mckitrick 1993, Miles y Dunham 1993, Losos y Miles 1994, Martins y Hansen 1996).

Los distintos métodos comparados utilizados en el estudio de variables de distribución continua, difieren en las técnicas estadísticas usadas para controlar el efecto de las relaciones históricas, así como en la cantidad de información filogenética requerida y en los supuestos respecto a las tasas de evolución de los caracteres (Martins y Hansen 1996, 1997). De estos métodos el más aceptado para variables de distribución continua, es el de Contrastes Independientes (Felsenstein 1985), puesto que es el que da los errores de tipo I más bajos (Martins y Garland 1991, Garland et al. 1992, Garland y Adolph 1994, Díaz-Uriarte y Garland 1996; pero véase Gittleman y Luh 1992, Martins 1993, McPeck 1995a).

Considerando la relevancia que tiene la incorporación de la información filogenética en diversas áreas de la biología (i.e Harvey 1996, Losos 1996a) el número de estudios en los cuales se incorporan filogenias se ha incrementado notablemente en los últimos años (ver Losos 1996b). Siguiendo las nuevas tendencias, en el presente estudio

se incorpora una propuesta filogenética, en el análisis de los mecanismos antidepredatorios en lagartos, integrando distintos aspectos de la biología de los organismos, como son morfología, conducta y fisiología. En las etapas de análisis se intenta, siguiendo las nuevas propuestas, eliminar el efecto filogenético para entender los patrones adaptativos de los caracteres en estudio.

### INTERACCION PREDADOR-PRESA: UN CASO DE ESTUDIO

La presión de depredación constituye una presión de selección importante que actúa sobre los organismos presa. No obstante, la selección natural favorece aquellos animales que minimizan los riesgos de depredación, evitando su detección y captura (Lima y Dial 1990, Endler 1991). Esta presión de depredación, aun cuando no sea totalmente exitosa (Sih 1985), promueve la evolución de los mecanismos antidepredatorios (Endler 1986, Greene 1988). Considerando que los vertebrados inferiores han proporcionado un importante cumulo de información respecto a las relaciones predador-presa (Feder y Lauder 1986, Gans y Huey 1988), el interés de esta tesis se centra en el estudio de los mecanismos antidepredatorios de estos animales, específicamente de lagartos.

Los mecanismos antidepredatorios interrumpen la secuencia conductual que tiene un predador frente a su presa, la cual consta de las siguientes fases: 1- detección, 2- identificación, 3- acercamiento o aproximación, 4- subyugación y 5- consumo de la presa. Interrumpir esta cadena le permitiría a la presa sobrevivir. Aquellas defensas que detienen la cadena en las etapas iniciales son más eficientes, pues las probabilidades de sobrevida de la presa aumentan (Endler 1986). Los estudios de los mecanismos



antidepredatorios en lagartos, se han centrado principalmente en la autotomía de la cola (i.e. Bellairs y Bryant 1985, Arnold 1988), defensa involucrada en la etapa 4 y 5 (subyugación y consumo). Menor énfasis han recibido las defensas que detienen tempranamente la cadena, aún cuando, como ya se mencionó, serían más eficientes. Dentro de este contexto, esta tesis se centra en el estudio de las estrategias defensivas de los lagartos, involucradas en las etapas 1 y 2 (detección e identificación). Es decir, en las fases de la interacción predador-presa en que el predador, aún no entra en contacto físico con la presa.

### **Coloración críptica: Una defensa temprana**

Los patrones de coloración en los animales tienen tres funciones fundamentales: termorregulación, comunicación intraespecífica y evasión de predadores de orientación visual (Endler 1978, Cooper y Greenberg 1992). Entre las coloraciones que actúan como mecanismos de evasión está la coloración críptica, entendiéndose por cripsis, el efecto del camuflaje de la morfología, color y conducta, que le permite a un organismo presa confundirse con un ambiente particular y no ser percibido inicialmente por un predador (Wiens 1978). La teoría de forrajeo plantea que las coloraciones crípticas de las presas, disminuye los beneficios para el predador, puesto que estas aumentan el tiempo de búsqueda de la presa (Hughes 1979). Esto implica que tales coloraciones, actuarían como mecanismos eficientes en frenar tempranamente la cadena conductual del predador (Endler 1986). Por lo tanto, el grado de cripsis o la calidad de la correspondencia que una presa tenga con el substrato, sería proporcional a la intensidad de depredación por parte de predadores de orientación visual (Endler 1978).

En lagartos las coloraciones crípticas son frecuentes de observar (Greene 1988), determinándose que en la etapa de acercamiento, coloraciones crípticas tienen menores distancias de aproximación, es decir, toleran una mayor cercanía del predador antes de huir (Heatwole 1968, Nuñez 1996). Sin embargo, faltan estudios que relacionen directamente los patrones de coloraciones crípticas y la conducta de los reptiles en las dos primeras etapas de la cadena de depredación. Se presume que en presencia del predador, tales coloraciones estarían asociadas a una inmovilidad conductual de las presas (Greene 1988, Cooper y Greenberg 1992), puesto que los predadores, independiente del grupo taxonómico al que pertenezcan, seleccionan presas conspicuas y en movimiento (Smith y Watson 1972, Snyder 1975, Burgardt y Denny 1983, Annett 1989, Heinen 1994a, Slagsvold *et al.* 1995). Esto implica que la relación morfo-conductual, coloración críptica - inmovilidad, aumenta la probabilidad de que la presa no sea detectada por un predador (Heatwole 1968). Estudios en ofidios han llevado a proponer que la selección natural estaría favoreciendo combinaciones particulares de patrones de coloración y conducta antidepredatoria, que aumentan el grado de cripsis de la presa (Jackson *et al.* 1976, Brodie 1992). Brodie (1989) determinó que la coloración y conducta de huida de la culebra *Thamnophis ordinalis*, presentan una baja heredabilidad, lo cual implica que el carácter tiene una alta incidencia en la adecuación biológica de los organismos. Es decir, la mayor parte de la varianza fenotípica en estos caracteres, es atribuible a diferencias no genéticas entre los individuos, existiendo una plasticidad del carácter frente a la variabilidad ambiental (Falconer 1972). Resultados similares se han reportado en el lagarto *Uta stansburiana*, especie cuyos patrones de coloración tienen una baja heredabilidad (Guenther *et al.* 1993).

Distintas asociaciones morfo-conductuales deberían tener asociadas respuestas fisiológicas específicas, considerando que la presión de depredación afecta a los organismos en su totalidad y las respuestas antidepredatorias, debieran incluir uno o todos los aspectos de los organismos. Considerando la clasificación de tres respuestas defensivas frente a eventos adversos, lucha, huida e inmovilidad (Boissy 1995), se ha demostrado que las dos primeras conductas están relacionadas con un aumento del metabolismo tanto aeróbico como anaeróbico (e.g. Feder y Arnold 1982). No obstante, la fisiología asociada a la inmovilidad conductual ha sido poco estudiada. Se presume que estaría determinada por un aumento de la actividad del sistema nervioso parasimpático (Burghardt y Greene 1988, Greene 1988), ya que su acción es opuesta a la "reacción de lucha o huida" que depende del sistema nervioso simpático (Eckert et al. 1991). En este contexto, son esperables respuestas tales como disminución de la frecuencia respiratoria y del metabolismo aeróbico (congelamiento fisiológico *sensu* Rosenmann y Morrison 1974), como las registradas en el roedor Peromyscus maniculatus bairdii en presencia de un predador (Rosenmann y Morrison 1974). En lagartos al igual que en otros herpetozoos, no existen determinaciones de esta naturaleza y hasta ahora sólo se ha registrado inmovilidad tónica con disminución de la frecuencia respiratoria en Iguana iguana, cuando es sometida a manipulación -fase 4, subyugación- (Prestrude y Crawford 1970).

Considerando que los organismos responden integralmente a las presiones selectivas (Endler 1992), debiera existir una asociación evolutiva de caracteres morfológicos, fisiológicos y conductuales, que aumente la eficiencia de las defensas antidepredatorias o las probabilidades de escapar. Por lo tanto, es esperable una

asociación de las coloraciones crípticas, conductas de inmovilidad y respuestas fisiológicas de congelamiento, como por ejemplo, una disminución de la frecuencia respiratoria. Dicha asociación aseguraría la efectividad de la inmovilidad conductual y por lo tanto, la eficacia de las coloraciones crípticas como mecanismo antidepredatorio que aumente la probabilidad de sobrevivencia de presas, afectadas por predadores de orientación visual.

### **Lagartijas del género Liolaemus: un modelo de estudio**

Liolaemus constituye un modelo apropiado para realizar un estudio comparado de la coloración críptica y sus presiones selectivas, permitiendo establecer las implicancias ecológicas, fisiológicas y conductuales de tales coloraciones. Estos lagartos presentan la ventaja de que existen proposiciones respecto a sus relaciones filogenéticas (Velo y Navarro, com. Pers). Por otra parte, éste género tiene una alta diversidad de especies (Velo *et al.* 1995) las cuales difieren en sus aspectos ecológicos (Donoso-Barros 1966), lo cual permitiría comparar especies sometidas a distintas presiones de depredación.

Dentro de los estudios en el área de ecología conductual y depredación realizados en Liolaemus de la zona central de Chile, se han considerado relaciones de conductas de huida, coloraciones crípticas, tipo de substrato utilizado y depredación (Fuentes y Cancino 1979, Jaksic y Nuñez 1979, Nuñez y Jaksic 1981, Medel *et al.* 1988, 1990, Nuñez 1996). Se ha propuesto que numerosos Liolaemus tendrían coloraciones crípticas (Donoso-Barros 1966, Jaksic y Nuñez 1979), lo que sugiere un desarrollo de respuestas defensivas a predadores visuales (Endler 1978). Esta proposición es apoyada

indirectamente por estudios que indican que en la zona central los predadores visuales (aves rapaces), incorporan en un bajo porcentaje (4%) a los lagartos en su dieta (Jaksic *et al.* 1982). Por otra parte, es posible descartar el rol de la coloración como un factor relevante en la termorregulación. Las velocidades de enfriamiento de individuos de L. lemniscatus con coloraciones oscuras y claras, no difieren (Labra, datos no publ.). Por otra parte, Carothers (1987) determinó que la tasa de calentamiento de distintas especies de Liolaemus de la zona central esta correlacionada con la altitud a la cual viven las especies, lo cual independiza a la tasa de calentamiento del color de los animales. A menos, que exista una relación entre coloración de las especies y su distribución altitudinal.

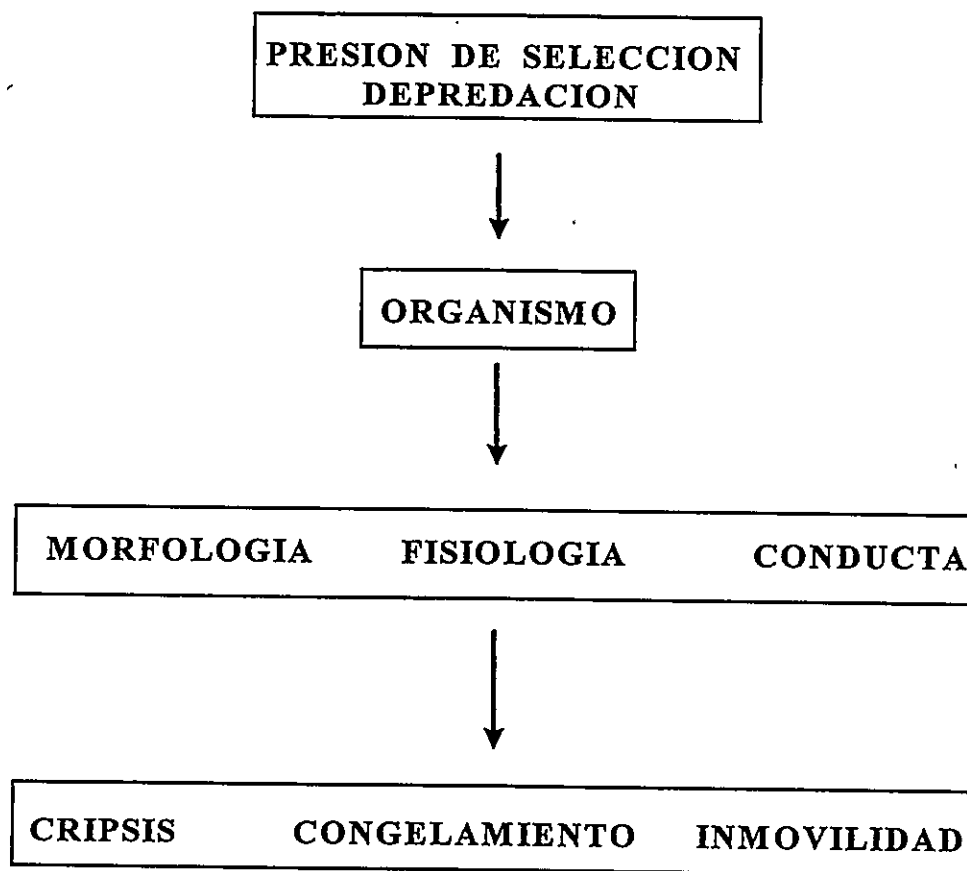
A la luz de estos antecedentes, el objetivo central de esta tesis, es estudiar en forma integrada las respuestas antidepredatorias en Liolaemus, enfrentados a un predador de orientación visual. Se propone estudiar cripsis, no solamente referida a las coloraciones, sino como un fenómeno adaptativo complejo, que incluye color, conducta y fisiología. Las comparaciones interespecíficas se realizarán, utilizando el método comparado de contrastes independientes. En definitiva, se propone estudiar los patrones adaptativos de los mecanismos antidepredatorios en lagartos, centrándose en la asociación entre la coloración de las especies, y las respuestas conductuales y fisiológicas de los organismos cuando se enfrentan a un predador.

**HIPOTESIS DE TRABAJO:**

1- Si los organismos responden como un todo a la presión de selección que constituye la depredación, se espera una respuesta integral de los organismos presa, incluyendo aspectos fisiológicos, morfológicos y conductuales. En un contexto evolutivo, se espera que la coloración críptica tenga una **asociación evolutiva** con una inmovilidad conductual. Esta crisis morfo-conductual debiese además relacionarse, con un aumento en la actividad del sistema nervioso parasimpático, reflejado en disminuciones de algunas funciones fisiológicas (congelamiento). Ver Fig. 1.

2- Si la presión de depredación por parte de predadores visuales constituye una fuerza selectiva para la evolución de las coloraciones crípticas, se espera una relación inversa entre riesgo de depredación y las coloraciones crípticas.

3- Si la coloración constituye un mecanismo antidepredatorio eficaz, se espera que aquellas especies que presenten coloraciones crípticas, tengan menor intensidad de depredación.



**Fig. 1 Diagrama de la hipótesis central de la tesis.** Se muestra la asociación entre los aspectos morfológicos, fisiológicos y conductuales en los mecanismos antidepredatorios, involucrados en las tempranas de la cadena de depredación.

## OBJETIVOS

### OBJETIVOS GENERALES

- Estudiar en forma experimental, dentro de un contexto filogenético, los mecanismos antidepredatorios en lagartos, en las etapas iniciales de la interacción predador-presa.
- Abordar el fenómeno de crípsis en forma integrada, considerando aspectos morfológicos, conductuales y fisiológicos de las presas.
- Estimar el efecto del riesgo de depredación en la evolución de las coloraciones crípticas.

### OBJETIVOS ESPECIFICOS:

- Establecer el grado de crípsis que tienen distintas especies de Liolaemus, de la zona central de Chile, con el substrato que utilizan.
- Estimar la intensidad y riesgo de depredación a la que están sometidas dichas especies, y establecer una relación entre los patrones de coloraciones y estas variables.
- Determinar si lagartos enfrentados a un predador experimentan respuestas de inhibición (retardo) o aumento (aceleración) de variables fisiológicas y conductuales específicos.
- Relacionar el grado de crípsis de las especies, con sus respuestas fisiológicas y conductuales.



## MATERIALES Y METODOS

### *I. Especies estudiadas*

Contar con una filogenia permite entender los patrones y procesos adaptativos de distintos caracteres en estudio, razón por la cual se eligió un grupo de lagartos cuya filogenia es conocida. Tales lagartos pertenecen a un grupo monofilético de Liolaemus chilenos, adscritos al grupo chiliensis propuesto por Etheridge (1995), que se caracteriza entre otras, por tener una dotación cromosómica de  $2n=32$  (Veloso y Navarro, com. pers.). Su filogenia ha sido reconstruida utilizando caracteres cromosómicos y morfológicos, sin que se incluyan los caracteres que se estudian en esta tesis (Veloso y Navarro, com. pers.). Las especies fueron: L. belli, L. chiliensis, L. fuscus, L. lemniscatus, L. leopardinus, L. monticola, L. nigroviridis, L. nitidus y L. tenuis. A lo largo de este estudio se agregó a Phymaturus flagellifer (Frost y Etheridge 1989), puesto que al termino de la tesis permitirá hacer algunas propuestas respecto a la evolución de los patrones de coloración, en los lagartos estudiados. El estudio solo incluyó individuos adultos, excluyéndose a las hembras preñadas, puesto que la preñez puede modificar las conductas defensivas (Bauwens y Thoen 1981, Braña 1993).

### *II. Sitios de estudio*

Las especies estudiadas se distribuyen, desde el nivel del mar hasta los 3500 msnm, y desde los 30 hasta los 37 °S (Veloso y Navarro 1988, Nuñez 1992). La elección de los sitios de trabajo fue hecha considerando que las poblaciones de lagartos tuvieran poco (o ningún) contacto con poblaciones humanas ya que los lagartos cambian

sus respuestas antidepredatorias, cuando coexisten con humanos (Soto *et al.* 1995, Labra y Leonard 1996b). Por otra parte, se eligieron sitios que fueran representativos del hábitat característico de cada especie. El área de trabajo en cada sitio fue elegida considerando la factibilidad de tener un control sobre un número adecuado de animales, de las distintas especies por sitio. Los sitios de trabajo fueron:

1. Fundo el Pangué. (Casablanca (37°17'S, 71°11'W; 600 msnm). En este sitio se colectó a L. tenuis y L. chiliensis. Esta última fue capturada asociada a arbustos de Rosa moschata, Chusquea cummingii, renoval de Populus sp. y Avena sp. Liolaemus tenuis fue encontrado asociado a troncos caídos y vivos de Cryptocaria alba, Peumus boldus y Persea lingue. Los predadores observados en este sitio fueron el rapaz Falco sparverius y la culebra Phyllodrias chamissonis. Área de trabajo: 0.05 Ha.
2. Alto del Naranjo (33°25'S, 70°22'W; 1868 msnm). Lugar ubicado en el camino a la cumbre del cerro Provincia (sitio decretado Reserva Ecológica en 1996). Las especies estudiadas en este sitio fueron: L. fuscus, L. lemniscatus, L. monticola y L. nitidus. La vegetación predominante del sector esta constituida por las siguientes especies arbustivas: Chusquea cummingii, Kageneckia oblonga, Kageneckia angustifolia, Quillaja saponaria y Colliguaja odorifera. Liolaemus nitidus fue capturado frecuentemente en rocas, asociadas a Chuquiraga oppositifolia. Las otras tres especies, fueron capturadas en rocas, salvo L. lemniscatus que también fue colectada frecuentemente en el suelo. Los potenciales predadores observados en el sector fueron Phyllodrias chamissonis, Callopistes palluma, Falco sparverius y Buteo polyosoma. No obstante también se observó a L. nitidus consumiendo un juvenil de

- Liolaemus sp, por lo que será incorporado como predador. Sin embargo, no se asumirá canibalismo, en la etapa de los análisis. Area de trabajo: 0.8 Ha.
3. Cumbre del Cerro Provincia (33°25'S, 70°25'W; 2750 msnm; Reserva Ecológica). En este sitio se estudió a Phymaturus flagellifer. Esta especie se encuentra asociada a rocas con cuevas, producidas por criofracturas (para mayores descripciones del hábitat ver Pereyra 1991). Los predadores avistados en la zona corresponden a: Buteo polyosoma, Geronoaetus melanoleucus y Falco sparverius. Area de trabajo: 0.12 Ha.
4. Farellones (33°20'S, 70°19'W; 2100 msnm) se colectaron las siguientes especies: L. belli, L. leopardinus y L. nigroviridis. La vegetación predominante de este sitio esta constituida por Chuquiraga oppositifolia y Anarthrophyllum elegans. Los potenciales predadores avistados en el sitio fueron: Buteo polyosoma, Geronoaetus melanoleucus y Falco sparverius. Area de trabajo: aprox. 0.25 Ha.

### ***III. Actividades de terreno***

a. Depredación - - Considerando que la presión de depredación es el factor que afecta la evolución de las coloraciones crípticas (Endler 1978), en condiciones de terreno se estimaron dos variables. Por una parte, se evaluó el riesgo de depredación, fundamentalmente a través de la determinación del número de predadores potenciales avistados en los distintos sitios, sin considerar las densidades de las distintas especies. Por otra parte, la intensidad de depredación fue evaluada usando el método de marcaje y recaptura, en asociación con la presencia de daño corporal (Medel et al. 1990). Los

individuos fueron marcados cortando falanges en combinaciones únicas. El número de individuos marcados por especie, está especificado en la Tabla 1. Estudios en otros lagartos indican que el corte de falanges no afecta la velocidad de arranque de las especies (Huey *et al.* 1990, Dodd 1993), por lo que se descarta la posibilidad de que esta técnica de marcaje hubiese aumentado la mortalidad de los individuos, por disminución en las capacidades de huida. Se dió por finalizado el marcaje, cuando nuevas capturas no implicaron nuevos individuos o cuando fue prácticamente imposible capturar a los animales, como fue el caso de *L. chiliensis*. La recaptura se realizó dos meses más tarde de la marcación, hacia comienzos del fin del período de actividad de los animales. El esfuerzo por sitio en cuanto a hora-trabajo/ind. fue similar en marcaje y recaptura (cada salida implicó aproximadamente 18 hr de trabajo, considerando que fueron realizadas por dos personas). En el marcaje se registraron los siguientes datos: Largo hocico-cloaca (cm): largo desde la punta de la cabeza hasta la cloaca del lagarto, largo de la cola: medida que va desde la cloaca hasta el extremo terminal de la cola (Nuñez y Sallaberry 1981) y largo de la cola no regenerada: segmento de la cola que no presentó evidencias de regeneración. Las dos últimas medidas permitieron determinar el porcentaje de colas cortadas o dañadas, en las distintas especies. Finalmente, se registró el sexo de los animales, en función de la presencia o ausencia de poros anales. Para determinar la intensidad de depredación, la variable daño corporal fue obtenida considerando el total de animales capturados por especie, no solo aquellos utilizados para el marcaje y recaptura.

b. Grado de Cripsis - - A todo lagarto capturado se le determinó inmediatamente su color, con el Sistema colorimétrico Munsell® (Color charts for plants tissues 1977, Soil color charts 1994), el cual permite hacer cuantificaciones de los colores (Zucker 1988, Burley *et al.* 1992, Heinen 1994a). Aun cuando, esta metodología tiene algunos problemas asociados, y su resolución es menor que la de un espectrofotómetro (Endler 1990, Bennett *et al.* 1994), el sistema Munsell® constituyó una buena alternativa para realizar cuantificaciones objetivas de coloración. Una vez determinado el color de los animales, se determinó el color del substrato donde fueron avistados los lagartos.

La ordenación de los colores en la tabla es tridimensional (Munsell 1976). La diferencia entre los colores del animal y de su substrato (C= Conspicuidad), fue determinada a través de la distancia Euclidiana entre las tres propiedades del color (Endler 1990):

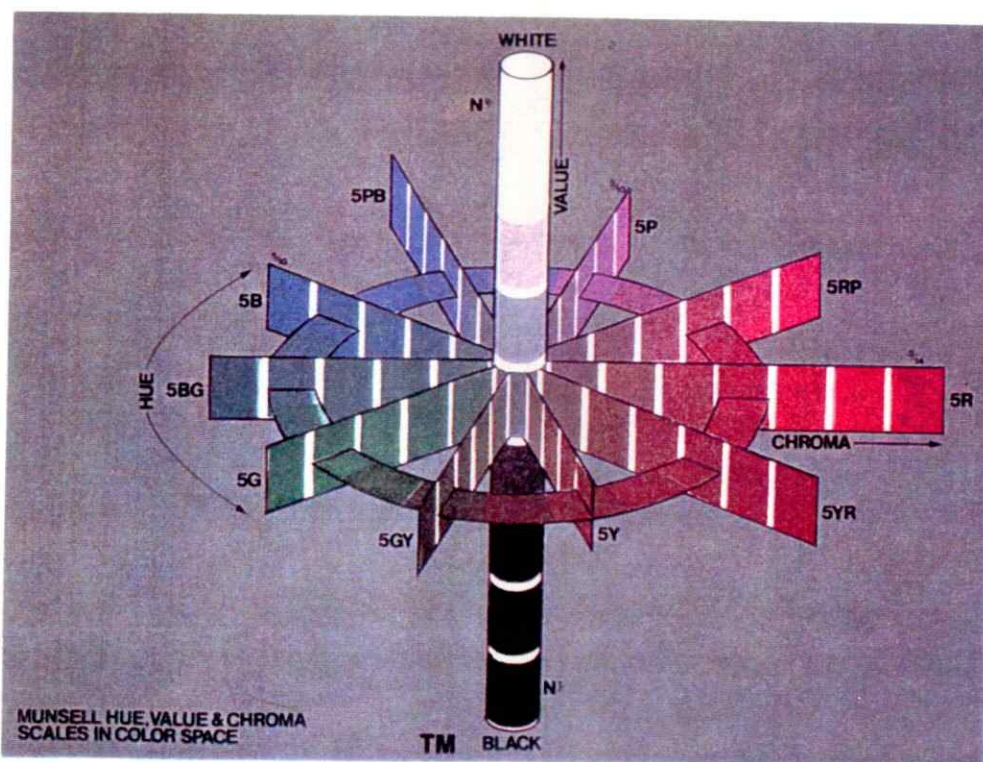
$$C = \sqrt{(\text{Color}_i - \text{color}_s)^2 + (\text{tono}_i - \text{tono}_s)^2 + (\text{croma}_i - \text{croma}_s)^2}$$

donde *i* hace referencia al individuo y *s* al substrato. El índice fluctúa entre 0 (cripsis total) y 22 (conspicuo máximo).

El sistema Munsell® descompone los colores en: color, tono (luminosidad) y croma (brillantez o saturación). En el caso de tono y croma las graduaciones van de 1 a 12 y el contraste de tales variables, no presenta mayores dificultades. La obtención del contraste del color requiere de otro procedimiento. Los colores básicos son 10 y cada uno de ellos tiene 4 divisiones (2.5, 5, 7.5 y 10), lo que hace un total de 40 posibles colores (Munsell 1976). En este caso para establecer la diferencia de color, se determinó

el número de divisiones entre uno y otro color. Dicho valor fue el que se utilizó posteriormente en la ecuación de conspicuidad. (Fig. 2).

Los colores fueron registrados a las horas en que los lagartos están activos (entre 9:00 y 19:00 aprox., dependiendo del sitio de estudio), ya que es cuando la coloración de los animales es relevante, puesto que los lagartos están expuestos a predadores visuales (Endler 1978). Por otra parte, ni los animales ni el substrato donde estos se encontraron, presentaron coloraciones uniformes. En ambos casos, para la determinación del color, se consideró aquel color que fuera el mas representativo, ya sea en el animal, o del parche donde fue encontrado el animal.



**Fig. 2 . Dimensiones de la Tabla Munsell.** (Modificado de Rock-color chart, Munsell 1991).

c. Distancia de Aproximación - - Una forma indirecta para establecer el grado de crisis de las especies con sus substratos, es a través del estudio la distancia de aproximación (DA) - máxima cercanía que soporta un lagarto a la aproximación de un predador antes de huir- (Bauwens y Thoen 1981). Los sitios fueron divididos en cuatro o cinco transectos paralelos de 100 a 200 m, separados por 8 m. Los transectos eran recorridos en direcciones opuestas, para minimizar la posibilidad de encontrar un mismo animal repetidamente. El procedimiento consistió en avistar los lagartos a distancia (aprox. 15 m), utilizando binoculares. Luego un experimentador (potencial predador) caminó enfrentando al lagarto avistado a un velocidad constante (cuando las condiciones de terreno lo permitieron), hasta que éste huyera. Luego con huincha métrica, se midió la distancia que permitió el lagarto que se acercase el predador hasta justo antes de huir. Las determinaciones de DA se facilitan en el caso de las especies estudiadas, considerando que estas emplean una estrategia de forrajeo de acecho -"sit and wait"- (Fuentes 1976), por lo que los lagartos inician sus escapes desde puntos estacionarios. Durante las mediciones se mantuvieron constantes las siguientes variables: persona que ejecutó la aproximación, velocidad de aproximación y la vestimenta utilizada, evitando modificar el estímulo, o la señal de peligro percibida por los animales (Evans et al. 1993, Burger y Gochfeld 1993). Dado que las mediciones de DA en los distintos sitios se realizaron por lo menos durante 5 días (espaciados por un mínimo de una semana), y abarcaron todo el período de actividad diaria de los lagartos, los datos obtenidos no estarían sesgados por la hora del día, y la temperatura corporal o ambiental a la cual fueron registradas estas distancias. Esto último es relevante, considerando que la

temperatura corporal afecta las respuestas defensivas (Rand 1964, Hertz et al. 1982, Crowley y Pietruszka 1983).

d. Color de los lagartos y depredación - - Con el fin de analizar en de terreno el efecto de la coloración de los animales sobre sus tasas de depredación, se construyeron modelos de lagartos con plasticina no tóxica. Los experimentos se desarrollaron en los alrededores del sitio de trabajo de Farellones. Los modelos simularon la coloración de L. belli (críptico) y L. nigroviridis (conspicuo); los colores definitivos de los modelos se lograron mezclando los colores originales de las plasticinas.

El tamaño de los modelos fue similar al de un adulto de L. nigroviridis (Largo hocico - cola= 19 cm). Los lagartos de plasticina fueron colocados en pares (críptico y conspicuo) separados por una distancia de 15 a 20 cm en rocas, simulando lagartos en termorregulación, de tal forma que fueran visibles para los predadores. Durante tres visitas a Farellones, se colocaron aleatoriamente un total 120 parejas, en áreas de 0.06 Ha y otra de 0.18. El protocolo fue: 20 parejas (27/02/1996), 50 parejas (21/03/1996) y finalmente 50 parejas (04/03/1997).

Para facilitar la ubicación posterior de los modelos, se colocó una cinta de color a unos 20 cm de las réplicas. Los modelos fueron retirados luego de 48 horas, registrándose si éstos habían sufrido algún ataque o estaban intactos. A través de las huellas dejadas en la plasticina se distinguió entre ataques realizados por rapaces u otros organismos. Esta última categoría se incluyen ataques de lagartos, ratones y aves pequeñas.



#### *IV. Actividades de laboratorio*

En los alrededores de los sitios de marcaje se capturaron lagartos de las distintas especies, siendo transportados al laboratorio, donde fueron mantenidos en terrarios con agua *ad-libitum*. El alimento (adultos y larvas de Tenebrio molitor y artrópodos de la fauna local) fue proporcionado día por medio. Los terrarios de mantención estuvieron expuestos directamente a la luz solar, lo cual permitió que los lagartos desplegaran sus conductas de termorregulación sin restricciones. De esta forma los animales se mantuvieron en buenas condiciones durante el periodo experimental y finalmente fue posible devolverlos a los sitios de captura.

En el laboratorio se determinó la respuesta conductual y fisiológica de los lagartos enfrentados a un predador. El número de individuos trabajados por especie, en los experimentos conductuales, se encuentra especificado en la Tabla 4. Como modelo de predador herpetófago de orientación visual, se utilizó la silueta del Cernícalo (Falco sparverius) puesto que es el rapaz más herpetófago de la zona central (Jaksic *et al.* 1982). Dicho modelo fue lo más similar a un individuo de F. sparverius, para evitar falsas interpretaciones de las respuestas observadas (Magurran y Girling 1986). La mayoría de los experimentos se realizaron en un plazo de no más de una semana después de la captura de los animales. Así mismo, los lagartos no fueron mantenidos en el laboratorio por más de un mes, considerando que el cautiverio puede afectar la conducta (Boice y Williams 1971). Los registros fueron realizados individualmente, y los lagartos fueron sometidos a los distintos experimentos solo una vez, a menos que fuera necesario repetir el experimento. Las mediciones se realizaron a las horas de

actividad normal de los animales en terreno (entre 8:30 y 19:00), en salas aisladas, con una temperatura ambiente de  $31 \pm 1^\circ \text{C}$ .

a. Respuestas conductuales - - Se construyó una arena experimental circular de un metro de diámetro, cuya base fue cubierta con una capa de tierra de aproximadamente 4 a 5 cm. En su interior se colocaron algunos elementos fundamentales para la actividad de los lagartos: un tronco (25 x 5 x 5 cm), un refugio de piedras, y para la actividad de termorregulación se colocó una piedra grande y una piedra caliente (conectada a la electricidad) permitiendo la termorregulación por conducción. La conducta de los animales se filmó con un sistema de TV de circuito cerrado, estando la cámara de filmación a 2.10 m sobre la arena experimental. A igual altura se colocó una lámpara halógena de 500 W, la cual ayudó a mantener la pieza a una temperatura de  $31^\circ\text{C}$ , y además sirvió de fuente calórica por radiación para la termorregulación de los lagartos.

Todas las mediciones se efectuaron individualmente, usando el siguiente protocolo: los animales fueron dejados 30 minutos para habituarse a la arena, y luego se filmó su conducta por 10 min. Luego, se hizo sobrevolar un modelo con la silueta del Cernícalo. Dado que el modelo rotaba por debajo del foco de luz, se generó una sombra con la silueta del rapaz. Esta sobrevoló la arena 10 veces a intervalos de 15 sec. por un período de 3:30 min. La sombra pasó por la arena durante 7 sec. La conducta de cada sujeto fue registrada por 10 min. adicionales después de la exposición a la sombra. En cada experimento se registraron las siguientes variables: 1. Tiempo de actividad pre-sombra (% Act Pre) = tiempo total que el sujeto de experimentación se movió antes de la sombra. 2. Conducta del sujeto enfrentado a la sombra, es decir, si presentó

inmovilidad o huyó (Huida %). Los minutos siguientes a la exposición a la sombra se registró: 3. Latencia= tiempo que transcurre desde que termina el paso de la sombra, hasta que el animal reanudó sus actividades. 4. Tiempo de actividad post-sombra (%Act Post) = tiempo total que el sujeto de experimentación se movió después de la sombra. Los tiempos de actividad pre y post-sombra fueron transformados a porcentajes de actividad, debido a variaciones en los tiempos de registro.

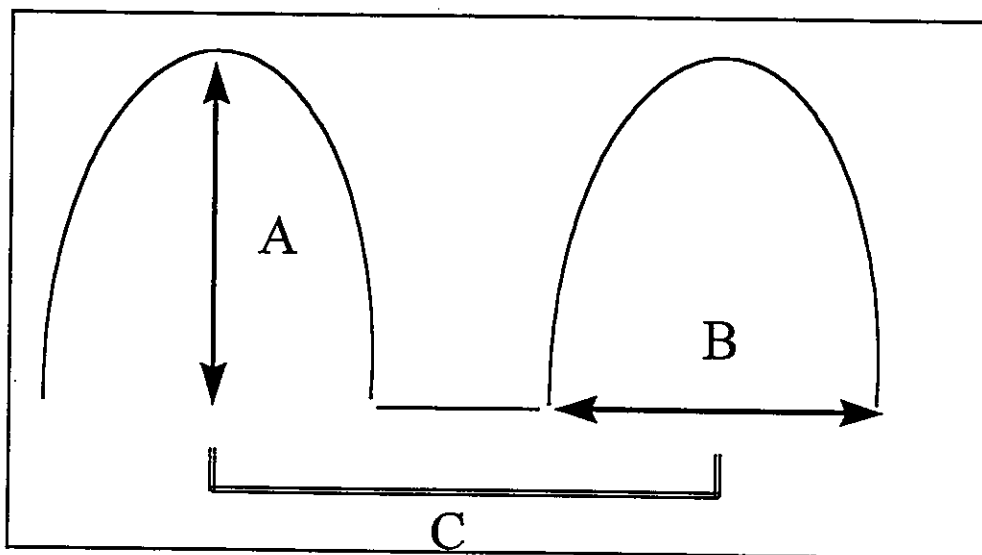
La temperatura corporal de los animales se registró antes y después de las mediciones. Considerando que los lagartos Liolaemus de la zona central de Chile tienen temperaturas corporales seleccionadas de 34-35 °C (Labra 1996), los animales fueron sometidos a experimentación teniendo temperaturas corporales entre 30-33 °C, con la finalidad de que realizaran actividades termorregulatorias, y por lo tanto que se expusieran a un predador. Se descartaron tanto aquellos experimentos en los cuales los animales disminuyeron su temperatura corporal por debajo de los 30 °C, así como aquellos en los cuales no se observó actividad ni antes ni después de la sombra, puesto que no aportaban información cuantitativa respecto al efecto del paso de la sombra, en la respuesta de defensa de los lagartos.

b. Respuesta Respiratoria - - Luego de tres a cuatro días de finalizadas las determinaciones conductuales, algunos individuos fueron utilizados para obtener datos fisiológicos. El número de individuos que fueron sometidos a esta experimentación, se especifica en la Tabla 5. Las respuestas respiratorias fueron medidas utilizando un Polígrafo Gilson. Los animales fueron implantados con electrodos construidos con agujas quirúrgicas de acero inoxidable Payr345/3 ®, las cuales fueron moldeadas como ganchos, para facilitar su inserción en los animales. Dos electrodos fueron colocados en

las axilas y un tercero en la parte superior de la base de la cola (electrodo de referencia). Los electrodos unidos a cables blindados finos fueron conectados a un pre-amplificador diferencial (basado en un amplificador 741), con una capacidad de amplificar de 500 veces. Este último fue conectado al polígrafo Gilson.

Los registros respiratorios se vieron dificultados por el movimiento de los animales implantados, por lo que no fue posible realizar las mediciones fisiológicas en las mismas condiciones que las determinaciones conductuales. Los animales fueron fijados a una bandeja metálica con cinta adhesiva en la región lumbar. La bandeja con el animal fue colocada en el interior de una caja metálica, lo cual permitió un aislamiento electromagnético. Los lagartos implantados tuvieron 20 min para habituarse a las condiciones experimentales, registrándose la actividad respiratoria durante los próximos 3 min. El tiempo de medición fue reducido a 1 minuto por etapa (Presombra, Sombra y Postsombra) debido a que los animales, aun cuando estaban fijos a la bandeja, no permanecían quietos por períodos muy largos. La metodología empleada para la presentación del rapaz fue similar a la utilizada en los experimentos conductuales antes descritos. Sin embargo, como el estímulo solo se presentó por 1 minuto, el rapaz sobrevoló la arena durante 7 seg, a intervalos de 8 seg. Las variables determinadas (Ver Fig. 3) fueron: frecuencia e intensidad de la respiración y duración del ciclo respiratorio (tiempo desde el inicio de la inspiración hasta el fin de la espiración), en las distintas etapas de experimentación: previo (Presombra), durante, y posterior a la sombra del rapaz (Post-sombra). Con la finalidad de determinar una posible habituación a corto plazo a la sombra, cada lagarto fue sometido en tres oportunidades consecutivas a estas determinaciones, con intervalos de 20 minutos.

Sobre la caja metálica se dispuso una ampolleta de 100w. No se utilizó el sistema de lámparas halógenas directas para evitar un sobre calentamiento de los lagartos, ya que éstos no tenían movilidad. Por otra parte, se controló la temperatura corporal de los animales antes de fijarlos a la bandeja y al terminar los experimentos. Cabe hacer notar, que la temperatura corporal final no sobrepasó los 33° C. No se intentó realizar los experimentos a mayor temperatura, porque implicaba una mayor actividad de los organismos, haciendo aún mas difícil mantenerlos quietos y poder realizar las mediciones fisiológicas.



**Fig. 3. Esquema de un registro respiratorio. Variables medidas**  
 A: Intensidad de la respiración. B: Duración del evento respiratorio. C: Frecuencia respiratoria= Número de respiraciones por minuto.

c. Selección de la coloración del substrato - - Con el fin de determinar si los lagartos son capaces de elegir la coloración del substrato, y por lo tanto, el grado de su cripsis, se

dispuso de una arena experimental circular con un metro de diámetro, la cual fue dividida en 5 sectores de igual tamaño con distintos colores azul, verde, gris, negro y blanco. Los tres primeros colores fueron elegidos considerando similitudes con el color de las distintas especies o de su habitat. Por otra parte, el negro semejó la condición de oscuridad y por lo tanto refugio, mientras que el blanco difiere a todo lo que las distintas especies pudieran encontrar en sus hábitats. Los colores fueron logrados mezclando arena y tierra de color, a excepción del blanco, el cual fue obtenido mezclando harina de trigo con arena. Los animales fueron dejados en el centro de la arena y cada hora se registró su ubicación (color o sector en el que estaban). Luego de cinco mediciones se hizo pasar la sombra de Falco sparverius por un minuto, sobrevolando la arena durante 7 seg, a intervalos de 8 seg. Posterior a la sombra, en las siguientes tres horas, se determinó cual fue la elección del substrato.

Se determinó que la temperatura de los distintos sectores no presentaba diferencias significativas, por lo que una posible elección de un substrato no estaría sesgada por factores térmicos.

#### ***V. Análisis de datos***

El análisis de los datos fue parcelado en tres etapas.

a. Comparaciones intraespecíficas - - La normalidad de los datos fue determinada con la prueba de Kolmogrov-Smirnov. Dentro de las pruebas estadísticas paramétricas utilizadas en las comparaciones se incluyen, prueba de t y Anova con prueba múltiple de Tukey. Los datos conductuales y fisiológicos determinados en el laboratorio, eran dependientes (i.e. comparaciones entre Presombra, durante y Postsombra) por lo que se

utilizaron pruebas de  $t$  o ANOVA para muestras dependientes, esta última seguida de prueba de Tukey para comparaciones múltiples (Zar 1984). Las pruebas para muestras dependientes, son indicadas en el texto como MD. Los datos fisiológicos y conductuales expresados como porcentajes, fueron modificados con transformación de arcoseno (Zar 1984), aplicándose posteriormente estadística paramétrica. Las intensidades respiratorias, se compararon utilizando un ANOVA, incluyendo la condición inicial, igual a cero.

Otras pruebas estadísticas usadas fueron correlaciones simples para establecer relaciones entre las distintas variables medidas. La elección de algún sector en la arena experimental, se comparó a través de la prueba de Chi-cuadrado las frecuencias observadas de permanencia en algún sitio, con las frecuencias esperadas. Estas, fueron calculadas asumiendo que los animales serían observados en igual proporción en cada uno de los distintos sectores (20%). Para determinar el efecto de la sombra en la utilización de los substratos se usó una prueba de múltiples comparaciones para proporciones, con una prueba múltiple tipo Tukey (Zar 1984). Por otra parte, cuando se determinó que el color negro fue utilizado preferentemente, se repitieron estos análisis con exclusión de este color. De esta forma, fue posible determinar si los otros sectores fueron utilizados diferencialmente.

b. Comparaciones Interespecíficas - - La depredación diferencial sobre los modelos de plasticina fue analizada con una Prueba de G.

Aun cuando todas las variables presentaron normalidad, las proporciones fueron sometidas a transformación arcoseno, y los datos de conspicuidad fueron sometidos a

transformación logarítmica. De esta forma, se aseguró tener una distribución normal, para realizar estadística paramétrica. Por otra parte, los datos fisiológicos obtenidos durante y después del paso de la sombra, fueron transformados a porcentaje de cambio, respecto a la condición inicial. Esto, debido a que existen diferencias interespecíficas en estas variables, resultando más relevante para efectos de los análisis, cuales fueron los cambios experimentos por las distintas especies, en las variables fisiológicas.

Las comparaciones interespecíficas se realizaron en dos etapas : 1- sin excluir el componente filogenético en los análisis. Básicamente se utilizaron correlaciones simples con el fin de establecer la asociación entre las distintas variables. Posteriormente, se realizaron Análisis de Componentes Principales, Análisis Discriminante y de Función Discriminante y análisis Conglomerados, utilizando UPGMA (Zar 1984). 2- Excluyendo el factor filogenético, lo cual requiere previamente de contar con la filogenia del grupo de estudio. En esta etapa se aplicaron dos procedimientos: por una parte, se generaron árboles filogenéticos aleatorios, procedimiento que se recomienda cuando la filogenia no existe (Martins 1996a). Se generaron 1000 árboles con el programa Randtree de COMPARE (Martins 1995) con la opción estándar. De cada uno de estos árboles, se obtuvieron los contrastes independientes (Felsenstein 1985) de las variables estudiadas, con Contrast del programa COMPARE. Se obtuvieron los coeficientes (parciales) de correlación basados en la regresión a través del origen, debido a que los promedios esperados de los contrastes estandarizados son cero (Martins y Garland 1991, Garland et al 1992). Para determinar si a través de la generación de árboles aleatorios, efectivamente existe relación entre dos variables, se determinó el número de correlaciones (por conjunto de comparaciones) que fueron significativas, considerando

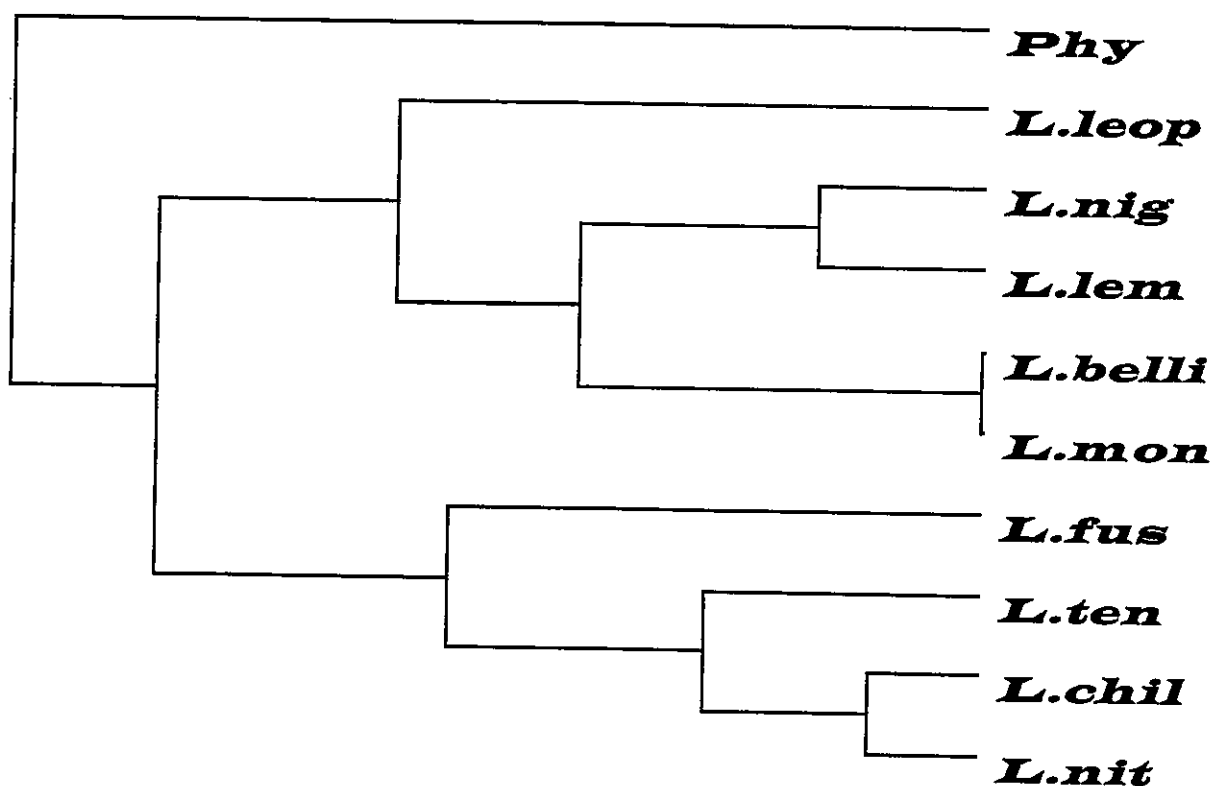


que fueron igual o mayor que el valor nominal de  $(- \text{ o } +) 0.6664$  para dos colas ( $n=9$ ). Luego este porcentaje fue comparado con un porcentaje esperado por azar (50%), probando con una sola cola, dado que se busca una relación mayor que el 50%, esperado por azar.

En la segunda parte de esta etapa, se utilizó la propuesta filogenética existente para Liolaemus (Veloso y Navarro, com. Pers), con la finalidad de realizar los análisis de contrastes independientes. Esta propuesta comprende 40 especies de Liolaemus y algunas de Phymaturus, la cual ha sido generada utilizando el criterio de parsimonia. Los caracteres utilizados en la reconstrucción son cromosómicos y morfológicos. A partir de esta filogenia, se extractó una propuesta que incluye a las 10 especies estudiadas en esta tesis (Fig. 4). El uso de contrastes independientes requiere además de la topología del árbol filogenético, el largo de las ramas, en unidades de varianza esperada de la evolución fenotípica (Felsenstein 1985). En este estudio, los largos de las ramas fueron creados arbitrariamente, estableciendo la distancia de entre los taxa, en función del largo de las ramas obtenidos del árbol de consenso para el total de las 40 especies. Los contrastes independientes fueron realizados con la opción Contrast del programa computacional COMPARE (Martins 1996). Se consideró el modelo de evolución gradual de los caracteres, el cual asume que el cambio esperado a la largo de una rama, es proporcional al largo de la rama en unidades de tiempo (Martins 1993), es decir, que la evolución del carácter es dependiente del tiempo de divergencia de la especies. Sin embargo, también se obtuvieron los contrastes independientes, asumiendo una evolución especiacional del cambio fenotípico. Este asume que la cantidad de cambio esperado a lo largo de cada rama del árbol es la misma, por lo que todas las

ramas del árbol, tienen valor de uno (Garland *et al.* 1992). En este caso, la evolución del carácter es dependiente de los eventos de especiación.

Posterior al establecimiento de los contrastes, se determinó si la estandarización fue correcta (Garland *et al.* 1992, Díaz-Uriarte y Garland 1996). Considerando que estos no fueron adecuados, lo cual produciría un aumento en el error tipo I, el largo de las ramas fue normalizado utilizando su raíz cuadrada (Garland *et al.* 1992). Esto permitió generar contrastes adecuadamente estandarizados, los cuales fueron utilizados en las correlaciones parciales, basadas en regresiones por el origen.



**Fig. 4.** Relaciones filogenéticas de las especies estudiadas en esta tesis. *Phy* = *Phymaturus flagellifer*, *L. belli*= *Liolaemus belli*, *L. chil*= *L. chiliensis*, *L. fus*=*L. fuscus*, *L. lem*= *L. lemniscatus*, *L. leop*= *L. leopardinus*, *L. mon*= *L. monticola*, *L. nig*= *L. nigroviridis*, *L. nit*= *L. nitidus*, *L. ten*= *L. tenuis*.

## RESULTADOS

### Parte I Análisis intraespecíficos

#### Aspectos generales

En la Tabla 1 se encuentran las fechas de marcaje y recaptura de los animales. La recaptura fue baja en las distintas especies, por lo que no se realizó un análisis del efecto que pudiera tener el tamaño, presencia de cola regenerada y sexo de los individuos, en sus sobrevivencias. En la Tabla 2 están los datos de tamaño corporal de las especies. Estos incluyen el total de individuos por especie utilizados para las distintas mediciones.

**Tabla 1** Marcaje y recapturas de las distintas especies estudiadas..

Especie	Nº M	Fechas Marcaje	Fechas de recaptura	Nº R	S (%)
<i>L. belli</i>	16	Cuatro días entre el 22/10/95 y 29/11/95.	Tres día entre el 12/2/96 y 15/3/96	4	25
<i>L. chiliensis</i>	1	Una salida 15/1/97	Una salida 25/3/97	1	100
<i>L. fuscus</i>	7	Tres días entre el 8/12/94 y 28/12/94	Cuatro días entre los días 6/2/95 y 1/4/95	2	28.6
<i>L. lemniscatus</i>	9	Tres días entre el 8/12/94 y 28/12/94	Cuatro días entre 6/2/95 y 1/4/95	3	33.3
<i>L. leopardinus</i>	14	Cuatro días entre el 22/10/95 y 29/11/95.	Tres días entre el 12/2/96 y 15/3/96	1	7.1
<i>L. monticola</i>	46	Tres días entre el 8/12/94 y 28/12/94	Cuatro días entre el 6/2/95 y 1/4/95	36	78.3
<i>L. nigroviridis</i>	50	Cuatro días entre el 22/10/95 y 29/11/95.	Tres días entre el 12/2/96 y 15/3/96	1	2
<i>L. nitidus</i>	6	Tres días entre el 8/12/94 y 28/12/94	Cuatro días entre los días 6/2/95 y 1/4/95	3	50.0
<i>L. tenuis</i>	8	Una salida 15/1/97	Una salida 25/3/96	1	12.5
<i>P. flagellifer</i>	7	Una salida el 2/1/97	Una salida el 3/3/97	3	42.9

NºM= Número de individuos marcados; NºR= Número de individuos recapturados. S(%)= Sobrevida (porcentaje de animales recapturados).

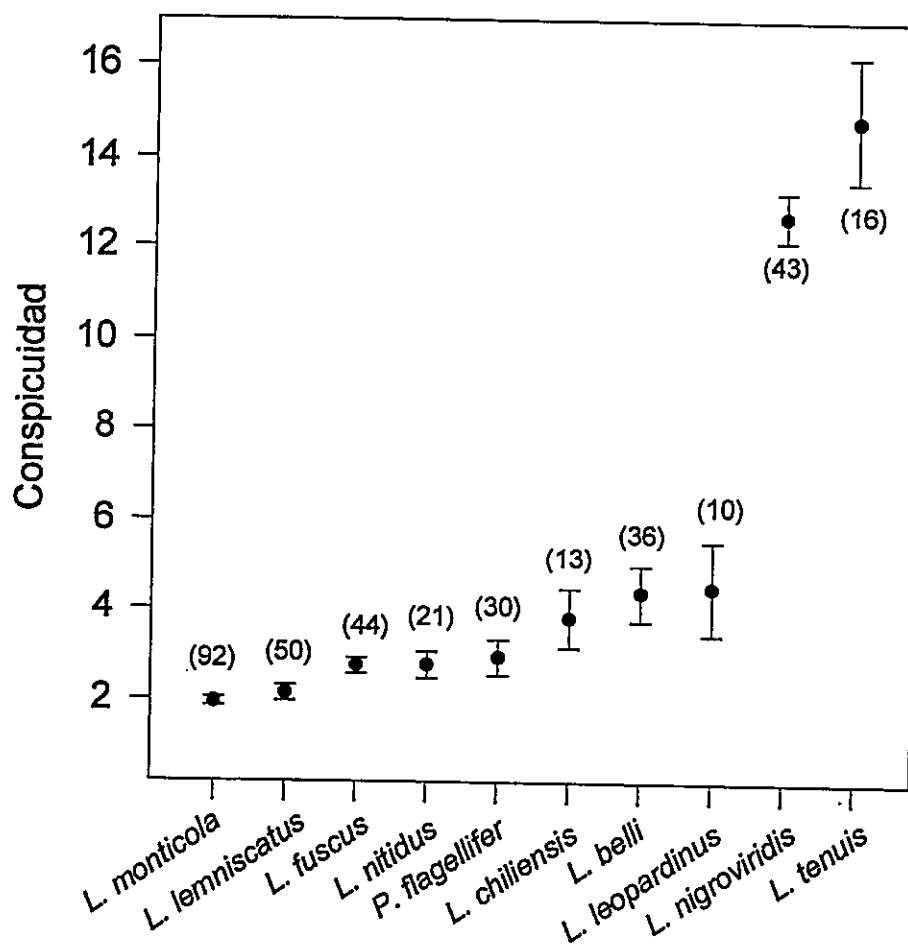
**Tabla 2** Tamaño corporal de las especies estudiadas. Los valores se entregan como promedio  $\pm$  1 error estándar (ee); (n) número de individuos medidos por especie.

Especie	LHC $\pm$ ee	(n)
<i>L. belli</i>	6.63 $\pm$ 0.11	(63)
<i>L. chiliensis</i>	7.85 $\pm$ 0.36	(13)
<i>L. fuscus</i>	4.54 $\pm$ 0.33	(104)
<i>L. lemniscatus</i>	4.51 $\pm$ 0.04	(149)
<i>L. leopardinus</i>	8.01 $\pm$ 0.22	(19)
<i>L. monticola</i>	5.5 $\pm$ 0.05	(216)
<i>L. nigroviridis</i>	7.08 $\pm$ 0.04	(93)
<i>L. nitidus</i>	7.49 $\pm$ 0.15	(50)
<i>L. tenuis</i>	5.42 $\pm$ 0.07	(21)
<i>P. flagellifer</i>	8.66 $\pm$ 0.17	(32)

(LHC= Largo Hocico-cloaca, cm)

Las especies *L. nigroviridis* y *L. tenuis* presentaron un marcado dimorfismo sexual. Los machos de ambas especies presentan tamaños corporales significativamente mayores que las hembras. Además, las coloraciones de machos y hembras fueron diferentes, siendo los machos más conspicuos que las hembras. Por estas razones, se trabajó solo con machos, y no con el promedio de los valores de machos y hembras, en ambas especies.

Los valores de las distancias de aproximación se encuentran en la Tabla 3, y el grado de contraste de la coloración de los animales con la de su substrato (conspicuidad) se muestra en la Fig. 4. Los datos de conspicuidad y de distancia de aproximación no requieren de análisis intraespecíficos, por lo tanto, no se hará un análisis más fino de estos datos en esta sección, y pasaré a analizar los datos obtenidos en el laboratorio para las distintas especies. Estos resultados se muestran en las Tablas 4 a la 8, los cuales constituyen la base de los análisis de la Parte II de resultados.



**Fig. 5. Conspicuidad de las especies.** Los puntos representan el promedio y las barras 1 error estándar. En parentesis el tamaño muestral.

**Tabla 3** Distancia de aproximación -DA- (m) medida para las distintas especies estudiadas. Los valores se entregan como promedio  $\pm$  1 error estándar (ee); (n) número de individuos medidos.

Especie	DA $\pm$ ee (n)
<i>L. belli</i>	3.03 $\pm$ 0.16 (42)
<i>L. chiliensis</i>	2.13 $\pm$ 0.26 (11)
<i>L. fuscus</i>	2.20 $\pm$ 0.38 (19)
<i>L. lemniscatus</i>	2.03 $\pm$ 0.16 (39)
<i>L. leopardinus</i>	3.47 $\pm$ 0.19 (3)
<i>L. monticola</i>	2.24 $\pm$ 0.18 (65)
<i>L. nigroviridis</i>	4.47 $\pm$ 0.24 (69)
<i>L. nitidus</i>	2.62 $\pm$ 0.28 (19)
<i>L. tenuis</i>	3.10 $\pm$ 0.27 (5)
<i>P. flagellifer</i>	4.35 $\pm$ 0.34 (14)

**Tabla 4** Respuestas conductuales de las distintas especies medidas en el laboratorio. Los valores se entregan como promedio  $\pm$  1 error estándar (ee); (n) número de mediciones.

Especie	% Act Pre $\pm$ ee (n)	Huida (%)	Latencia	% Act Post $\pm$ ee
<i>L. belli</i>	14.67 $\pm$ 2.50 (23)	26.1	4.16 $\pm$ 0.75	9.28 $\pm$ 2.24
<i>L. chiliensis</i>	10.52 $\pm$ 5.58 (12)	0.0	2.54 $\pm$ 0.42	11.70 $\pm$ 4.88
<i>L. fuscus</i>	14.10 $\pm$ 3.39 (22)	13.6	3.07 $\pm$ 0.62	13.78 $\pm$ 2.82
<i>L. lemniscatus</i>	16.39 $\pm$ 3.20 (27)	18.5	2.05 $\pm$ 0.38	16.41 $\pm$ 3.20
<i>L. leopardinus</i>	17.27 $\pm$ 4.60 (7)	28.6	4.46 $\pm$ 1.51	4.87 $\pm$ 1.65
<i>L. monticola</i>	21.81 $\pm$ 3.83 (32)	21.9	2.98 $\pm$ 0.52	15.55 $\pm$ 3.13
<i>L. nigroviridis</i>	9.15 $\pm$ 1.63 (34)	50.0	4.92 $\pm$ 0.64	6.13 $\pm$ 1.64
<i>L. nitidus</i>	17.12 $\pm$ 3.76 (30)	30.0	5.17 $\pm$ 0.7	11.77 $\pm$ 2.73
<i>L. tenuis</i>	8.41 $\pm$ 2.54 (15)	40.0	2.35 $\pm$ 0.40	8.20 $\pm$ 2.54
<i>P. flagellifer</i>	28.03 $\pm$ 4.55 (15)	0.0	1.81 $\pm$ 0.30	28.63 $\pm$ 3.65

% Act Pre= porcentaje de tiempo que los animales realizaron movimientos (actividad), antes de la sombra. Huida %= porcentaje de animales por especie que huyeron al paso de la sombra. Latencia (min)= tiempo transcurrido entre el fin de la sombra y la realización de alguna actividad por parte de los animales. % Act Post= porcentaje de tiempo que los animales tuvieron alguna actividad, posterior a la sombra.

Respecto a las mediciones fisiológicas, se determinó que ninguna de las especies mostró habituación a la sombra, es decir, no hubo diferencias entre los tres registros consecutivos a los cuales fueron sometidos los distintos animales. Esto se observó en la duración, frecuencia e intensidad de la respiración, por lo que los datos utilizados corresponden al promedio de los tres registros por individuo.

**Tabla 5** Duración del evento respiratorio (seg) medido para las distintas especies estudiadas. Los valores registrados en las tres etapas de medición, se entregan como promedio  $\pm$  1 error estándar (ee). N= Número de individuos medidos.

Especie	N	PreSom $\pm$ ee	Sombra $\pm$ ee	Postsom $\pm$ ee
<i>L. belli</i>	22	1.49 $\pm$ 0.078	1.66 $\pm$ 0.114	1.37 $\pm$ 0.090
<i>L. chiliensis</i>	12	2.30 $\pm$ 0.270	2.12 $\pm$ 0.156	2.05 $\pm$ 0.198
<i>L. fuscus</i>	8	1.81 $\pm$ 0.240	2.30 $\pm$ 0.270	2.06 $\pm$ 0.324
<i>L. lemniscatus</i>	7	1.32 $\pm$ 0.150	1.88 $\pm$ 0.282	1.31 $\pm$ 0.174
<i>L. leopardinus</i>	11	2.63 $\pm$ 0.156	2.56 $\pm$ 0.276	2.28 $\pm$ 0.156
<i>L. monticola</i>	13	2.23 $\pm$ 0.168	2.43 $\pm$ 0.162	2.18 $\pm$ 0.150
<i>L. nigroviridis</i>	10	1.40 $\pm$ 0.100	1.12 $\pm$ 0.078	1.12 $\pm$ 0.114
<i>L. nitidus</i>	7	1.70 $\pm$ 0.138	2.02 $\pm$ 0.342	1.76 $\pm$ 0.240
<i>L. tenuis</i>	11	1.31 $\pm$ 0.066	1.27 $\pm$ 0.120	1.07 $\pm$ 0.084
<i>P. flagellifer</i>	7	2.78 $\pm$ 0.276	3.22 $\pm$ 0.318	2.89 $\pm$ 0.228

**Tabla 6** Frecuencia respiratoria (Resp/min) de las distintas especies estudiadas.

Especie	Pre-som. $\pm$ ee	Sombra $\pm$ ee	Post-som. $\pm$ ee
<i>L. belli</i>	39.15 $\pm$ 2.11	30.91 $\pm$ 3.23	42.10 $\pm$ 2.67
<i>L. chiliensis</i>	27.77 $\pm$ 2.59	22.79 $\pm$ 3.14	28.75 $\pm$ 2.51
<i>L. fuscus</i>	31.59 $\pm$ 2.66	21.89 $\pm$ 2.62	29.46 $\pm$ 3.04
<i>L. lemniscatus</i>	44.84 $\pm$ 3.14	33.68 $\pm$ 5.34	46.09 $\pm$ 4.14
<i>L. leopardinus</i>	20.87 $\pm$ 1.05	14.86 $\pm$ 2.30	23.21 $\pm$ 1.49
<i>L. monticola</i>	26.69 $\pm$ 1.83	18.21 $\pm$ 1.88	26.75 $\pm$ 2.02
<i>L. nigroviridis</i>	40.61 $\pm$ 2.62	40.50 $\pm$ 2.65	55.42 $\pm$ 7.70
<i>L. nitidus</i>	33.32 $\pm$ 3.01	17.89 $\pm$ 2.77	35.73 $\pm$ 6.78
<i>L. tenuis</i>	43.62 $\pm$ 2.26	46.31 $\pm$ 4.39	56.72 $\pm$ 4.71
<i>P. flagellifer</i>	21.46 $\pm$ 1.85	13.99 $\pm$ 1.59	18.38 $\pm$ 1.36

El número de individuos medidos está indicado en la Tabla 5.

**Tabla 7** Intensidad del ciclo respiratorio medido en las distintas especies estudiadas.

Especie	Sombra $\pm$ ee	Post-som. $\pm$ ee
<i>L. belli</i>	-19.07 $\pm$ 5.20	-21.71 $\pm$ 7.54
<i>L. chiliensis</i>	-9.32 $\pm$ 9.56	-6.40 $\pm$ 8.54
<i>L. fuscus</i>	-5.43 $\pm$ 11.78	-0.07 $\pm$ 16.49
<i>L. lemniscatus</i>	3.53 $\pm$ 15.97	-0.10 $\pm$ 13.24
<i>L. leopardinus</i>	-16.00 $\pm$ 7.82	-9.41 $\pm$ 4.66
<i>L. monticola</i>	9.37 $\pm$ 10.77	15.87 $\pm$ 11.14
<i>L. nigroviridis</i>	-28.34 $\pm$ 11.28	-25.78 $\pm$ 12.59
<i>L. nitidus</i>	-5.93 $\pm$ 5.91	-3.68 $\pm$ 6.04
<i>L. tenuis</i>	-35.89 $\pm$ 6.83	-30.86 $\pm$ 6.09
<i>P. flagellifer</i>	-0.09 $\pm$ 0.07	0.20 $\pm$ 0.16

Valores expresados como porcentaje del valor inicial (Presombra). Valores negativos indican que la intensidad de la respiración fue menor que la condición inicial. El número de individuos medidos está indicado en la Tabla 5.

**Tabla 8** Uso porcentual de los distintos sectores coloreados realizado por las distintas especies.

Especie	Negro			Gris			Verde			Azul			Blanco		
	T	Pr	Ps	T	Pr	Ps	T	Pr	Ps	T	Pr	Ps	T	Pr	Ps
<i>L. belli</i>	40.53	40.60	40.30	10.19	11.41	7.46	13.66	13.09	14.93	25.94	24.50	29.10	9.73	10.40	8.21
<i>L. chiliensis</i>	29.31	24.56	38.33	23.56	23.68	23.33	15.52	14.91	16.67	14.94	14.04	16.67	16.67	22.81	5.0
<i>L. fuscus</i>	31.25	22.58	47.06	12.50	19.90	11.76	27.08	32.26	17.65	6.45	6.45	5.88	22.92	25.81	17.65
<i>L. lemniscatus</i>	31.10	21.78	46.03	12.20	13.86	9.52	21.34	27.72	11.11	21.95	22.77	20.63	13.41	13.86	12.70
<i>L. leopardinus</i>	38.53	42.37	34.00	15.59	16.95	14.00	13.76	22.03	4.0	23.85	10.17	40.0	8.26	8.47	8.0
<i>L. monticola</i>	25.48	22.73	31.33	16.60	17.05	15.67	20.85	18.18	26.51	21.62	24.43	15.67	15.44	17.61	10.84
<i>L. nigroviridis</i>	35.62	39.07	29.27	9.44	9.93	8.54	14.16	15.23	12.20	33.48	27.81	43.90	7.30	7.95	6.10
<i>L. nitidus</i>	36.84	33.33	42.86	18.42	27.78	2.38	23.68	23.61	23.81	16.67	12.50	23.81	4.39	2.78	7.14
<i>L. tenuis</i>	44.48	38.16	60.56	12.56	15.13	7.04	17.04	20.39	9.86	16.59	16.45	16.90	8.52	9.87	5.63
<i>P. flagellifer</i>	23.97	32.88	10.42	12.40	16.44	6.25	33.88	16.44	60.42	14.88	20.55	6.25	14.88	13.70	16.67

(T) Porcentaje de uso considerando el total de los datos, (Pr) solo aquellos registrados antes de la sombra y (Ps) posterior al paso de la sombra



## Aspectos específicos

A continuación se caracterizan conductual y fisiológicamente, cada una de las especies estudiadas.

### *1. Liolaemus belli*

#### a. Conducta

Los resultados de las conductas registradas en las arenas experimentales se muestran en la Tabla 4. Se observa que la actividad disminuye significativamente después de la sombra (MD  $t=2.23$ ;  $gl=23$ ;  $P=0.035$ ). Por otra parte, la actividad post-sombra se correlacionó con la actividad pre-sombra ( $r=0.42$ ;  $P=0.041$ ) y con la latencia ( $r=-0.68$ ;  $P<<0.05$ ).

#### b. Fisiología

Los datos fisiológicos se presentan en las Tablas 5, 6 y 7. Existen diferencias en la duración del evento respiratorio entre las etapas de medición (Anova MD  $F_{(2,42)}=8.24$ ;  $P<<0.05$ ), la cual fue mayor durante la sombra. La frecuencia respiratoria también difirió entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,42)}=16.45$ ;  $P<<<0.05$ ), siendo menor durante el paso de la sombra. La intensidad de la respiración también presentó diferencias entre las etapas experimentales (Anova MD  $F_{(2,42)}=8.761$ ;  $P<<0.05$ ), la cual fue significativamente menor durante y después de la sombra. En la Tabla 9 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

**Tabla 9** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en L. belli.

	DPre	DSom	DPost	FrecPre	FrecSom	FrecPost	IntSom
DSom	0.8 P<<0.05						
DPost	0.69 P<<0.05	0.74 P<<0.05					
FrecPre	-0.87 P<<0.05	-0.72 P<<0.05	-0.59 P=0.004				
Fresom	-0.8 P<<0.05	-0.71 P<<0.05	-0.55 P=0.007	0.84 P<<0.05			
Frepost	-0.65 P=0.001	-0.71 P<<0.05	-0.86 P<<0.05	0.65 P=0.001			
IntSom	-0.47 P=0.029			0.61 P=0.003			
IntPost	-0.44 P=0.042			0.66 P=0.001	0.48 P=0.025		0.76 P<<0.05
LHC		0.43 P=0.043	0.45 P=0.037			-0.50 P=0.018	

En los recuadros esta el valor de la correlación, seguido del valor de la probabilidad, P. Variables: DPre, DSom y DPost= Duración del evento respiratorio en pre-sombra, sombra y después de la sombra, respectivamente. FrecPre, FrecSom y FrecPost= Frecuencia respiratoria pre-sombra, durante y post-sombra. IntSom e IntPost= Intensidad respiratoria durante y después de la sombra; LHC= Tamaño corporal de los individuos.

### c. Uso del substrato

Los datos se presentan en la Tabla 8. Considerando tanto el total de los datos, como aquellos registrados antes del paso de la sombra, se observan diferencias significativas en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=34.93$ ;  $P<<0.05$  y  $\chi^2_{(4)}=32.92$ ;  $P<<0.05$ , respectivamente), siendo mayor el uso del sector negro. Después de la sombra, también existe diferencia en la permanencia en los sectores ( $\chi^2_{(4)}=40.84$ ;  $P<<0.05$ ), debido no solo al mayor uso del sector negro, sino que además se registró menor uso de los sectores gris y blanco. La prueba de proporciones múltiples indica que la sombra tuvo un efecto sobre el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=18.68$ ;  $P<<0.05$ ), explicado principalmente por una disminución en la permanencia en el blanco, después de la sombra. Excluyendo el uso del sector negro, se observa que existen diferencias en el uso de los sectores,

debido al mayor uso del azul, esto considerando el total de los datos ( $\chi^2_{(3)}=19.46$ ,  $P \ll 0.05$ ), como aquellos de antes ( $\chi^2_{(3)}=14.49$ ,  $P \ll 0.05$ ) y después de la sombra ( $\chi^2_{(3)}=33.87$ ,  $P \ll 0.05$ ). Sin embargo, después de la sombra además de existir mayor uso del azul, también hubo una menor permanencia en el blanco. No obstante, la prueba de múltiples comparaciones no reveló un efecto de la sombra en el uso de los substratos ( $\chi^2_{(3)}=3.75$ ;  $P > 0.05$ ).

## ***2. Liolaemus chiliensis***

### **a. Conducta**

Los datos de las respuestas conductuales se muestran en la Tabla 4. Las actividades pre-sombra y post-sombra no difirieron (MD  $t=0.755$ ;  $gl=11$ ;  $P=0.466$ ).

### **b. Fisiología**

La duración del evento respiratorio (Tabla 5) no presentó diferencias entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,22)}=0.97$ ;  $P=0.39$ ), al igual que la intensidad de la respiración (Tabla 7) (Anova MD  $F_{(2,22)}=0.611$ ;  $P=0.552$ ). Sin embargo, la frecuencia respiratoria (Tabla 6) difirió entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,22)}=4.8004$ ;  $P=0.019$ ); ésta fue menor durante la sombra, en comparación con la condición post-sombra. La frecuencia respiratoria pre-sombra sólo se aproxima a ser mayor que la registrada durante la sombra ( $P=0.06$ ). En la Tabla 10 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

**Tabla 10** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en L. chiliensis.

	DPre	DSom	DPost	FrecPre	FrecSom	IntSom
Dsom	0.81 P=0.001					
DPost	0.60 P=0.039					
FrecPre	-0.95 P<<0.05	-0.75 P=0.005	-0.75 P=0.005			
FrecSom	-0.75 P=0.005	-0.76 P=0.004	-0.57 P=0.054	0.74 P=0.006		
FrecPost	-0.612 P=0.035	-0.60 P=0.038	-0.95 P<<0.05	0.75 P=0.005	0.71 P=0.009	
IntPost						0.811 P=0.001

Significado de las variables y otras especificaciones, sigue a lo indicado en la Tabla 9.

### c. Uso de substrato

En la Tabla 8 se encuentran los datos de uso de substrato. No se observaron diferencias en uso de los sectores considerando el total de los datos ( $\chi^2_{(4)}=7.81$ ;  $P=0.099$ ), así como considerando los datos antes de la sombra ( $\chi^2_{(4)}=5.18$ ;  $P=0.27$ ). Después de la sombra existen diferencias en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=29.73$ ;  $P<<0.05$ ), siendo mayor el uso del sector negro y menor del blanco. La sombra produce cambios en la utilización de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=10.32$ ;  $P=0.099$ ), disminuyendo el uso del blanco después de ésta. Repitiendo los análisis, excluyendo el uso del sector negro, se observa que no existe selección de los substratos, tanto incluyendo todos los datos ( $\chi^2_{(3)}=3.82$ ;  $P=0.28$ ) como considerando aquellos antes de la sombra ( $\chi^2_{(3)}=5.47$ ;  $P=0.14$ ). Después de la sombra existen diferencias en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(3)}=14.34$ ;  $P<<0.05$ ), con un menor uso del blanco. La prueba de múltiples comparaciones para proporciones, mostró que el uso de los substratos no es

independiente del paso de la sombra ( $\chi^2_{(3)}=23.24$ ;  $P \ll 0.05$ ), debido a que después de ésta disminuye el uso del blanco.

### 3. *Liolaemus fuscus*

#### a. Conducta

Los datos de conducta están en la Tabla 4. Las actividades pre-sombra y post-sombra no difirieron (MD  $t=0.38$ ;  $gl=21$ ;  $P=0.71$ ). La actividad post-sombra se correlacionó con la actividad pre-sombra ( $r=0.67$ ;  $P=0.001$ ) y con la latencia ( $r=-0.69$ ;  $P \ll 0.05$ ).

#### b. Fisiología

Los datos de las respuestas fisiológicas se encuentran en las Tabla 5, 6 y 7. No existen diferencias entre las etapas experimentales ni en la duración de la respiración (Anova MD  $F_{(2,14)}=2.21$ ;  $P=0.15$ ), así como en la intensidad de la respiración (Anova MD  $F_{(2,14)}=0.19$ ;  $P=0.83$ ). Contrariamente, la frecuencia respiratoria presentó diferencias entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,14)}=7.53$ ;  $P=0.006$ ), siendo menor la frecuencia durante el paso de la sombra. En la Tabla 11 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

#### c. Uso del substrato

Los datos se encuentran en la Tabla 8. Analizando el total de datos, se observan diferencias en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=21.53$ ;  $P=0.0003$ ), debido al menor uso del azul y mayor del negro, que lo esperado. Solo considerando los datos anteriores a la sombra, existen diferencias en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=21.24$ ;  $P \ll 0.05$ ), debido a

una mayor permanencia en el sector verde y menor en el azul. Después de la sombra, las diferencias en el uso de los substratos ( $\chi^2_{(4)} = 50.53$ ;  $P << 0.05$ ), se debieron a la mayor permanencia en el negro, y menor en el azul. Sin embargo, las comparaciones múltiples para proporciones no indicaron que el uso de los substratos se afectara por el paso de la sombra ( $\chi^2_{(4)} = 3.32$ ;  $P > 0.05$ ). Repitiendo los análisis con exclusión del sector negro, considerando el total de los datos ( $\chi^2_{(3)} = 23.04$ ;  $P << 0.05$ ), y aquellos de antes ( $\chi^2_{(3)} = 27.79$ ;  $P << 0.05$ ) y después de la sombra ( $\chi^2_{(3)} = 13.57$ ;  $P << 0.05$ ), se observa que existe un uso diferencial de los sectores. En todos los casos existió un menor uso del azul y mayor del verde. La prueba de múltiples comparaciones para proporciones no indicó un efecto del paso de la sombra, en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(3)} = 2.58$ ;  $P > 0.05$ ).

**Tabla 11** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en L. fuscus.

	DPre	DSom	DPost	FrecSom	FrecPost	IntSom
DPost		0.77 P=0.027				
FrecPre	-0.72 P=0.046		-0.75 P=0.033		0.72 P=0.044	
Fresom.		-0.77 P=0.026				
FrecPost		-0.85 P=0.008	-0.96 P<<0.05			
IntPost			0.78 P=0.023		0.73 P=0.039	0.83 P=0.011
LHC		-0.86 P=0.005		0.82 P=0.012		

Significado de las variables y otras especificaciones, sigue a lo indicado en la Tabla 9.

#### 4. *Liolaemus lemniscatus*

##### a. Conducta

Los datos conductuales se encuentran en la Tabla 4. No existen diferencias en la actividad pre-sombra y post-sombra (MD  $t=0.11$ ; gl 26;  $P=0.906$ ). La actividad pre-sombra se correlacionó con la hora de inicio de los experimentos ( $r=0.60$ ;  $P=0.001$ ) y la actividad post-sombra ( $r=0.5$ ;  $P=0.008$ ). La actividad post-sombra se correlacionó negativamente con la latencia ( $r=-0.44$ ;  $P=0.021$ ).

##### b. Fisiología

La duración del evento respiratorio (Tabla 5) difirió entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,12)}=9.57$ ;  $P=0.003$ ), siendo mayor durante el paso de la sombra. La frecuencia respiratoria (Tabla 6) también presentó diferencias entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,12)}=6.59$ ;  $P=0.0117$ ), siendo menor durante el paso de la sombra. La intensidad de la respiración (Tabla 7) no tuvo cambios significativos entre las distintas etapas experimentales (Anova MD  $F_{(2,12)}=0.39$ ;  $P=0.962$ ). En la Tabla 12 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

##### c. Uso del Substrato

Los datos de uso de substrato se encuentran en la Tabla 8. El análisis con la totalidad de los datos, indica que existen diferencias significativas en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=11.65$ ;  $P=0.02$ ), existiendo mayor permanencia en el substrato negro y menor en el gris y blanco. El análisis de los datos registrados antes de la sombra no reveló diferencias de uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=7.29$ ;  $P=0.12$ ), mientras que después de la sombra sí existió un uso diferencial de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=17.76$ ;  $P=0.001$ ), siendo

mayor la frecuencia de utilización del sector negro y menor en el blanco. Comparaciones múltiples para proporciones indicaron que existe un efecto de la sombra sobre el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=13.04$ ;  $P<0.05$ ); después ésta aumentó el uso del negro y disminuyó el uso del azul. Con la exclusión el uso del substrato negro, se observó que al considerar todos los datos, el uso de los sectores estuvo próximo a presentar diferencias significativas ( $\chi^2_{(3)}=6.67$ ;  $P=0.08$ ). El análisis parcializado antes de la sombra indicó diferencias significativas en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(3)}=9.28$ ;  $P=0.026$ ), con mayor permanencia en el verde y azul. Después de la sombra también hubo diferencias en el uso de los colores ( $\chi^2_{(3)}=10.04$ ;  $P=0.018$ ), con mayor permanencia en el azul y menor en el gris. La prueba de comparaciones múltiples no indicó un efecto de la sombra en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(3)}=2.73$ ;  $P>0.05$ ).

**Tabla 12** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en L. lemniscatus.

	DPre	DSom	DPost	FrecPre
DSom	0.77 P=0.042			
DPost	0.96 P<<0.05	0.82 P=0.022		
FrecPre	-0.97 P<<0.05	-0.77 P=0.044	-0.91 P=0.005	
FrecSom		-0.89 P=0.007		
FrecPost	-0.92 P=0.003		-0.91 P=0.005	0.85 P=0.015
LHC				0.77 P=0.041

El significado de las variables y otras especificaciones, sigue a lo indicado en la Tabla 9.



## 5. *Liolaemus leopardinus*

### a. Conducta

Los datos de la conducta se muestran en la Tabla 4. La actividad disminuye significativamente después del paso de la sombra (MD  $t=2.72$ ;  $gl=6$ ;  $P=0.034$ ).

### b. Fisiología

La duración del evento respiratorio (Tabla 5) no difirió entre las etapas (Anova MD  $F_{(2, 20)} = 1.6093$ ;  $P=0.225$ ). Sin embargo, hubo diferencias en la frecuencia respiratoria (Anova MD  $F_{(2, 20)} = 9.38$ ;  $P=0.0013$ ), la cual fue menor durante el paso de la sombra (Tabla 6). La intensidad de la respiración también difirió (Anova MD  $F_{(2,20)} = 3.56$ ;  $P=0.048$ ), siendo menor durante el paso de la sombra en relación a la condición inicial (Tabla 7). La situación post-sombra no difiere de la condición inicial. En la Tabla 13 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

**Tabla 13** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en *L. leopardinus*.

	DPre	DSom	Dpost
FrecPre	-0.81 p=0.003		
FrecPost			-0.85 P=0.001
LHC		0.62 P=0.042	

El significado de las variables y otras especificaciones, sigue a lo indicado en la Tabla 9.

### c. Uso del Substrato

Los datos se presentan en la Tabla 8. Existen diferencias en el uso de los sectores considerando tanto la totalidad de los datos ( $\chi^2_{(4)}=27.22$ ;  $P \ll 0.05$ ), como los datos del uso de los sectores antes de la sombra ( $\chi^2_{(4)}=37.17$ ;  $P \ll 0.05$ ), existiendo mayor uso del negro y menor del blanco. Después de la sombra, también existen diferencias ( $\chi^2_{(4)}=51.6$ ;  $P \ll 0.05$ ), con un aumento en el uso del azul y negro y una disminución del uso del verde. Comparaciones múltiples indican que el paso de la sombra afecta el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=17.16$ ;  $P < 0.05$ ). Después de la sombra aumentó el uso del azul y disminuyó el uso del negro y verde. Repitiendo los análisis con exclusión del negro, se observó que existen diferencias en el uso total de los sectores ( $\chi^2_{(3)}=13.26$ ;  $P=0.004$ ), siendo mayor el uso del azul y menor el del blanco. Antes de la sombra, hubo diferencias en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(3)}=14.19$ ;  $P=0.003$ ), con mayor permanencia en el verde y menor en el blanco. Después de la sombra las diferencias en la permanencia en los distintos sectores ( $\chi^2_{(3)}=72.28$ ;  $P \ll 0.005$ ), se debió a un mayor uso del azul y menor del verde y blanco. La prueba de múltiples comparaciones indicó un efecto significativo de la sombra en la elección de los substratos ( $\chi^2_{(3)}=18.85$ ;  $P \ll 0.05$ ), debido a un aumento en el uso del azul y disminución del verde.

## 6. *Liolaemus monticola*

### a. Conducta

Las actividades pre-sombra y post-sombra (Tabla 4) no presentaron diferencias (MD  $t=1.46$ ;  $gl=31$ ;  $P=0.15$ ). La actividad post-sombra se correlacionó positivamente

con la actividad pre-sombra ( $r=0.35$ ,  $P=0.048$ ) y negativamente con la latencia ( $r=-0.54$ ;  $P=0.002$ ).

### b. Fisiología

Tanto la duración de la respiración (Anova MD  $F_{(2,24)}=1.39$ ;  $P=0.27$ ), como la intensidad de la respiración (Anova MD  $F_{(2,24)}=0.45$ ;  $P=0.64$ ) no presentaron diferencias entre las etapas de medición (Tablas 5 y 7, respectivamente). Sin embargo, la frecuencia respiratoria si presentó diferencias entre las etapas de experimentación (Anova MD  $F_{(2,24)}=12.07$ ;  $P=0.0002$ ); esta fue menor durante el paso de la sombra (Tabla 6). En la Tabla 14 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

**Tabla 14** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en L. monticola.

	DPre	DPost	FrecPre	IntPost
DPost	0.66 $P=0.014$			
FrecPre	-0.91 $P<<0.05$	-0.60 $P=0.03$		
FrecPost	-0.58 $P=0.039$	-0.90 $P<<0.05$	0.61 $P=0.027$	
LHC				-0.65 $P=0.017$

El significado de las variables y otras especificaciones, sigue a lo indicado en la Tabla 9.

### c. Uso del Substrato

Los datos de uso de substrato se encuentran en la Tabla 8. Considerando el total de los datos así como los registrados antes de la sombra, se observa que no existen diferencias en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=3.29$ ;  $P=0.51$  y  $\chi^2_{(4)}=2.24$ ;  $P=0.69$ , respectivamente). Después del paso de la sombra existen diferencias en la permanencia

de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=14.62$ ;  $P=0.006$ ), con un aumento en el uso del negro y una disminución en el uso del blanco. No obstante, la prueba de comparaciones múltiples no reveló un efecto significativo del paso de la sombra en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=7.25$ ;  $P>0.05$ ).

## ***7. Liolaemus nigroviridis***

### **a. Conducta**

Los datos conductuales se encuentran en la Tabla 4. La actividad disminuyó después del paso de la sombra (MD  $t=2.03$ ;  $gl=33$ ;  $P=0.046$ ). Por otra parte, la actividad post-sombra se correlaciono positivamente con la actividad pre-sombra ( $r=0.39$ ;  $P=0.022$ ) y, negativamente con la latencia ( $r=-0.68$ ;  $P<<0.05$ ).

### **b. Fisiología**

La duración del evento respiratorio (Tabla 5) fue diferente entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,18)}= 5.27$ ;  $P=0.016$ ), siendo mayor la duración antes de la sombra. La frecuencia respiratoria (Tabla 6) también fue diferente entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,18)}=3.78$ ;  $P=0.042$ ), siendo mayor después de la sombra. Finalmente la intensidad de la respiración (Tabla 7) también presentó diferencias significativas entre los eventos (Anova MD  $F_{(2,18)}=3.72$ ;  $P=0.044$ ). No obstante, la prueba de Tukey indica que la disminución durante y después de la sombra solo se aproximan a ser significativamente distintas de la condición inicial ( $P=0.068$  y  $P=0.08$ , respectivamente). En la Tabla 15 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

### c. Uso del Substrato

Los datos de uso del substrato están en la Tabla 8. Considerando el total de los datos, existen diferencias en la permanencia en los distintos substratos ( $\chi^2_{(4)}= 36.63$ ;  $P<<0.05$ ), siendo mayor la permanencia en los substratos negro y azul, y menor en el blanco. Antes de la sombra las diferencias en el uso de los substratos ( $\chi^2_{(4)}= 34.70$ ;  $P<<0.05$ ), se debieron a la mayor ocupación del negro y menor del blanco. Después de la sombra las diferencias de uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}= 52.13$ ;  $P<<0.05$ ), se explican por una mayor permanencia en el sector azul y menor en el blanco. Sin embargo, la prueba de múltiples comparaciones no reveló un efecto de la sombra en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}= 6.25$ ;  $P>0.05$ ). Repitiendo las pruebas, con exclusión del uso del substrato negro, la tendencia es al mayor uso del azul y menor del blanco, considerando el total de los datos ( $\chi^2_{(3)}= 41.26$ ;  $P<<0.05$ ), como aquellas de antes ( $\chi^2_{(3)}= 25.81$ ;  $P<<0.05$ ) y después de la sombra ( $\chi^2_{(3)}= 74.79$ ;  $P<<0.05$ ). La prueba de comparaciones múltiples no reveló efecto de la sombra en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(3)}= 3.87$ ;  $P>0.05$ ).

**Tabla 15** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en L. nigroviridis.

	DPre	DPost	IntSom
FrecPre	-0.94 P<<0.05		
FrecPost		-0.91 P<<0.05	
IntSom	-0.66 P=0.04		
IntPost	-0.66 P=0.04		0.92 P<<0.05

El significado de las variables y otras especificaciones, sigue a lo indicado en la Tabla 9.

## 8. *Liolaemus nitidus*

### a. Conducta

Los datos de las variables conductuales están en la Tabla 4. Existe la tendencia a disminuir la actividad después de la sombra (MS  $t=1.812$ ;  $gl=29$ ;  $P=0.08$ ). La actividad post-sombra se correlacionó con la actividad pre-sombra ( $r=0.381$ ;  $P=0.045$ ) así como con la latencia ( $r=-0.828$ ;  $P<<0.05$ ).

### b. Fisiología

La duración del ciclo respiratorio (Tabla 5) no difirió entre las etapas experimentales (Anova MD  $F_{(2,12)}=0.700$ ;  $P=0.52$ ). Sin embargo, existen diferencias entre las etapas en la frecuencia respiratoria (Anova MD  $F_{(2,12)}=9.434$ ;  $P=0.003$ ), la cual fue menor durante el paso de la sombra, siendo similares las frecuencias pre-sombra y post-sombra (Tabla 6). La intensidad de la respiración (Tabla 7) no presentó diferencias entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,12)}=0.565$ ;  $P=0.58$ ). En la Tabla 16 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

**Tabla 16** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en L. nitidus.

	DPre	DPost	FrecPre	Fresom
FrecPre	-0.84 P=0.018	-0.91 P=0.004		
FrePost	-0.77 P=0.042	-0.93 P=0.002	0.91 P=0.005	
IntSom				-0.87 P=0.011

El significado de las variables y otras especificaciones, sigue a lo indicado en la Tabla 9.

c. Uso del substrato

Los datos de uso del substrato están en la Tabla 8. Existen diferencias en el uso de los sectores, considerando la totalidad de los datos ( $\chi^2_{(4)}=27.72$ ;  $P \ll 0.05$ ), antes ( $\chi^2_{(4)}=50.20$ ;  $P \ll 0.05$ ) y después de la sombra ( $\chi^2_{(4)}=51.37$ ;  $P \ll 0.05$ ). En todos los casos existió una mayor permanencia en el sector negro y menor en el blanco. Después de la sombra, también se registró una disminución en el uso del gris. La prueba de comparaciones múltiples mostró que el uso de los sectores no es independiente del paso de la sombra ( $\chi^2_{(4)}=12.58$ ;  $P \ll 0.05$ ). Existió una marcada disminución del sector gris después de la sombra. Repitiendo los análisis con exclusión del negro, existen diferencia en el uso de los sectores considerando el total de los datos ( $\chi^2_{(3)}=20.07$ ;  $P \ll 0.05$ ), debido a una mayor ocupación del sector verde y menor del blanco. Antes de la sombra, también se registraron diferencias en el uso de los substratos ( $\chi^2_{(3)}=34.38$ ;  $P \ll 0.05$ ), con mayor permanencia en el gris y menor de lo esperado en el blanco. Después de la sombra, existe un uso diferencial de los sectores ( $\chi^2_{(3)}=45.84$ ;  $P \ll 0.05$ ), con mayor permanencia en los sectores verde y azul, y menor en el gris y blanco. La prueba de múltiples comparaciones para proporciones indicó que el paso de la sombra afectó el uso de los substratos ( $\chi^2_{(3)}=25.82$ ;  $P \ll 0.05$ ), debido a la disminución en el uso del sector gris.

## 9. *Liolaemus tenuis*

### a. Conducta

En la Tabla 4 se encuentran los resultados de las conductas registradas. No se observó diferencia entre la actividad pre-sombra y post-sombra ( $t=0.151$ ;  $gl=14$ ;  $P=0.88$ ). La actividad pre-sombra se correlacionó tanto con el tamaño corporal ( $r=-0.65$ ;  $P=0.009$ ) como con el peso ( $r=0.51$ ;  $P=0.048$ ).

### b. Fisiología

La duración del evento respiratorio (Tabla 5) no difirió entre las etapas de medición (Anova MD  $F_{(2,20)}=2.43$ ;  $P=0.114$ , ver). Por otra parte, la frecuencia respiratoria (Tabla 6) difirió entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,20)}=3.623$ ;  $P=0.045$ ), siendo la frecuencia después del paso de la sombra significativamente mayor que la registrada en pre-sombra. La intensidad de la respiración (Tabla 7) también presentó diferencias entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,20)}=26.58$ ;  $P<<0.05$ ), siendo menor la intensidad durante y después de la sombra. En la Tabla 17 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

**Tabla 17** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en *L. tenuis*.

	DPre	DSom	DPost	FrecPre	IntPost
DPost	0.64 P=0.033				
FrecPre	-0.89 P<<0.05				
FrecSom		-0.93 P<<0.05			
FrecPost			-0.95 P<<0.05	0.63 P=0.04	
IntSom					0.76 P=0.007

El significado de las variables y otras especificaciones, sigue a lo indicado en la Tabla 9.



### c. Uso del Substrato

Los registros de uso del substrato están en la Tabla 8. Considerando el total de los datos, existió un mayor uso del substrato negro y menor del blanco, ( $\chi^2_{(4)}= 40.34$ ;  $P \ll 0.05$ ), aquellos registrados antes ( $\chi^2_{(4)}= 23.44$ ;  $P \ll 0.05$ ) y después de la sombra ( $\chi^2_{(4)}= 106.34$ ;  $P \ll 0.05$ ). La prueba de múltiples comparaciones indicó un efecto de la sombra en el uso de los substratos ( $\chi^2_{(4)}= 12.02$ ;  $P \ll 0.05$ ), debido a una disminución en el uso del verde, después de la sombra. Repitiendo los análisis, excluyendo el uso del sector negro, no existe un uso diferencial de los substratos considerando tanto el total de los datos ( $\chi^2_{(3)}= 6.37$ ;  $P=0.09$ ), como los obtenidos antes de la sombra ( $\chi^2_{(3)}= 5.93$ ;  $P=0.115$ ). Después de la sombra existen diferencia en el uso de los substratos ( $\chi^2_{(3)}= 19.39$ ;  $P=0.0002$ ), debido al mayor uso del azul y menor uso del blanco. Sin embargo, la prueba de múltiples comparaciones no reveló un efecto de la sombra, en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(3)}= 2.77$ ;  $P > 0.05$ ).

## 10. *Phymaturus flagellifer*

### a. Conducta

No existe diferencia significativa en la actividad pre-sombra y post-sombra (MD  $t=0.38$ ;  $gl=14$ ;  $P=0.71$ ).

### b. Fisiología

La duración del evento respiratorio (Tabla 5) fue diferente entre las etapas experimentales (Anova MD  $F_{(2,14)}= 4.43$ ;  $P=0.036$ ), siendo mayor la duración de la respiración durante el paso de la sombra que la registrada en pre-sombra. La frecuencia

respiratoria (Tabla 6) también presentó diferencias entre las etapas (Anova MD  $F_{(2,14)}=11.78$ ;  $P=0.0015$ ), siendo menor durante y después del paso de la sombra. Finalmente, la intensidad respiratoria (Tabla 7) no presentó diferencias significativas entre los eventos (Anova MD  $F_{(2,14)}=1.012$ ;  $P=0.39$ ). En la Tabla 18 se indican las correlaciones significativas observadas entre las distintas variables fisiológicas.

**Tabla 18** Correlaciones de variables fisiológicas observadas en Phymaturus flagellifer.

	DPre	DSom	FrecPre	FrecSom
DSom	0.85 P=0.014			
DPost	0.05 P=0.017	0.91 P=0.004	-0.79 P=0.036	
FrecPost	-0.75 P=0.054	-0.76 P=0.049		
LHC				-0.85 P=0.016

El significado de las variables y otras especificaciones, sigue a lo indicado en la Tabla 9.

### c. Uso del Substrato

Los resultados de uso de los sustratos están en la Tabla 8. Considerando todos los datos, se determinó que existen diferencias en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=27.50$ ;  $P \ll 0.05$ ), siendo mayor la permanencia en el verde. El uso de los sectores antes de la sombra, también presentó diferencias significativas ( $\chi^2_{(4)}=13.45$ ;  $P=0.009$ ), utilizándose con mayor frecuencia el blanco. Después de la sombra la permanencia en los distintos sectores fue diferente ( $\chi^2_{(4)}=51.40$ ;  $P \ll 0.05$ ), incrementándose el uso del sustrato verde, disminuyéndose la permanencia en el gris y azul. El paso de la sombra tuvo un efecto significativo en el uso de los sectores ( $\chi^2_{(4)}=30.003$ ;  $P \ll 0.05$ ), explicado por un aumento en el uso del verde, con disminuciones en el uso del negro, gris y azul.

## PARTE II: Análisis interespecíficos sin excluir el factor filogenético

### Aspectos Generales

El tamaño corporal no mostró una relación significativa con ninguna de las variables estudiadas.

### Aspectos Específicos

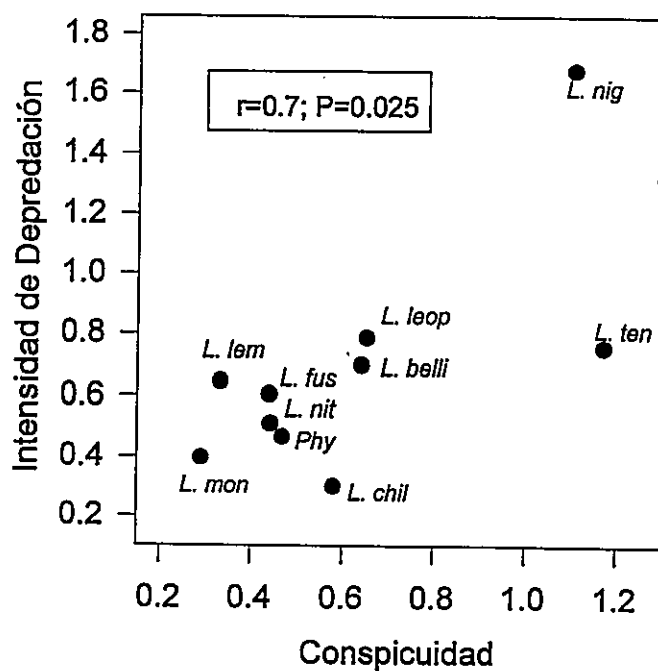
#### 1. Relación entre el color de las especies en sus intensidades y riesgo de depredación

La intensidad de depredación (Tabla 19) calculada de acuerdo a los datos sobrevida (Tabla 1) y la frecuencia de daño en la cola (considerando el total de animales utilizados en la tesis), presentó una relación positiva con la conspicuidad de las especies ( $r=0.70$ ;  $P=0.03$ . Ver Fig. 6). Sin embargo, esta relación está dada fundamentalmente por L. nigroviridis. Su exclusión lleva a la conclusión de que no existe relación entre ambas variables ( $r=0.52$ ;  $P=0.16$ ), incluso excluyendo tanto a L. tenuis como a L. nigroviridis ( $r=0.36$ ;  $P=0.39$ ). Se observa que la conspicuidad no se correlacionó ni con la frecuencia de colas dañada ( $r=0.40$  ;  $P= 0.25$ ), ni con la sobrevida ( $r=-0.54$  ;  $P=0.11$ ). Sin embargo, sí presentó una correlación con el número de potenciales predadores de cada especie ( $r=-0.702$ ;  $P=0.024$ ), considerado como el riesgo de depredación.

**Tabla 19** Intensidad de depredación (I.D.) sufrida por las distintas especies estudiadas.

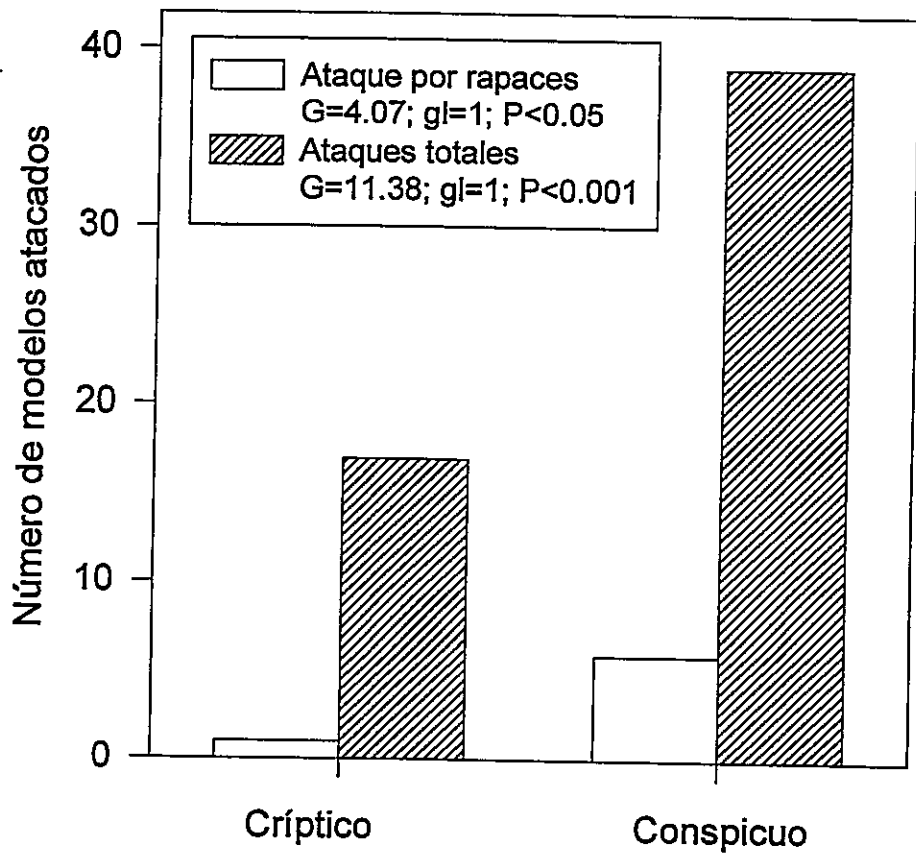
Especie	I. D.	Daño Cola	Sobrevida %
<i>L. belli</i>	3.01	0.54 (63)	25.0
<i>L. chiliensis</i>	0.0	0.39 (13)	100.0
<i>L. fuscus</i>	4.04	0.69 (104)	28.6
<i>L. lemniscatus</i>	2.44	0.55 (149)	33.3
<i>L. leopardinus</i>	4.13	0.26 (19)	7.1
<i>L. monticola</i>	0.49	0.50 (216)	78.3
<i>L. nigroviridis</i>	45.49	0.91 (93)	2.0
<i>L. nitidus</i>	1.24	0.44 (50)	50.0
<i>L. tenuis</i>	3.71	0.44 (21)	12.5
<i>P. flagellifer</i>	0.94	0.10 (32)	42.9

Número de animales utilizados en la determinación de la frecuencia de daño en la cola, se encuentra en paréntesis.



**Fig. 6.** Intensidad de depredación (log) en función de la conspicuidad de las especies (log). Simbología de las especies, igual a Fig. 4

La Fig. 7 muestra los resultados de los experimentos de depredación sobre los modelos de plasticina en la localidad de Farellones. Como se muestra en la gráfica, existen diferencias significativas entre los ataques sufridos por ambos tipos de modelos. Los lagartos conspicuos fueron significativamente más atacados que los crípticos. Esta relación se mantiene al hacer el análisis considerando todos los ataques sufridos por los modelos (lagartos, ratones, aves pequeñas).



**Fig. 7.** Ataque a modelos de plasticina. Se muestra el ataque por rapaces, y los ataques totales sufridos por ambos tipos de modelos.

## 2- Relación entre la conspicuidad y los aspectos conductuales y fisiológicos medidos

### a. Conducta

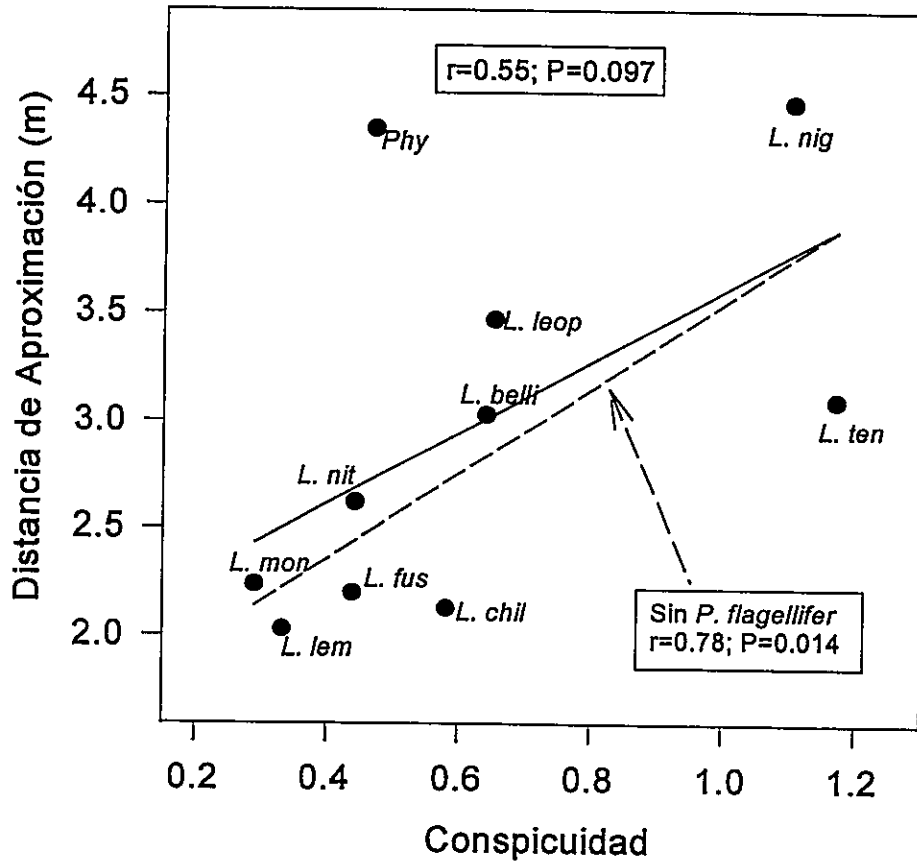
La distancia de aproximación no presentó una relación significativa con la conspicuidad de las especies (Fig. 8). Sin embargo, al excluir a P. flagellifer, se encontró una relación positiva entre ambas variables ( $r=0.78$ ;  $P=0.0014$ ).

En relación a las variables conductuales medidas en condiciones de laboratorio, se encontró que aquellas especies más conspicuas tuvieron menor actividad en la arena experimental antes del paso de la sombra (Fig. 9), relación que aumenta de manera significativa cuando se elimina a P. flagellifer del análisis ( $r= -0.84$ ;  $P=0.005$ ). La frecuencia con que los animales huyeron en el momento en que el modelo del rapaz sobrevoló la arena experimental, presentó una correlación próxima a la significancia con la conspicuidad de la especie (Fig. 10). En este caso excluyendo del análisis tanto a P. flagellifer como a L. chiliensis, especies que presentaron una frecuencia de huida de cero, la relación se hace significativa ( $r=0.86$ ;  $P=0.006$ ). Posterior al paso de la sombra, la latencia no tuvo relación con la conspicuidad de las especies ( $r=0.22$ ;  $P=0.53$ ), ni siquiera al eliminar a P. flagellifer del análisis ( $r=0.17$ ;  $P=0.66$ ). Respecto a la actividad después del paso de la sombra, se observó una relación negativa con la conspicuidad de las especies ( $r= -0.61$ ;  $P=0.062$ ). Esta significancia aumenta cuando se elimina a P. flagellifer del análisis ( $r= -0.75$ ;  $P=0.02$ ). Por otra parte, la coloración no se correlacionó con el cambio en la actividad después de la sombra, considerando la condición pre-sombra como la condición basal ( $r=-0.16$ ;  $P=0.67$ ), ni aun eliminando a P. flagellifer de análisis ( $r=-0.101$ ;  $P=0.796$ ), se observa un efecto significativo. Las actividades Pre y Pot-sombra se correlacionaron positivamente ( $r=0.724$ ;  $P= 0.018$ ). Estos resultados indican

que la relación entre la actividad después de la sombra y la coloración de las especies sería consecuencia de que las especies conspicuas siempre presentaron una menor actividad. La frecuencia de huida no se relacionó con la actividad Pre-sombra ( $r = -0.491$ ;  $P = 0.15$ ); sin embargo, si presentó una relación significativa con la actividad Post-Sombra ( $r = 0.72$ ;  $P = 0.018$ ).

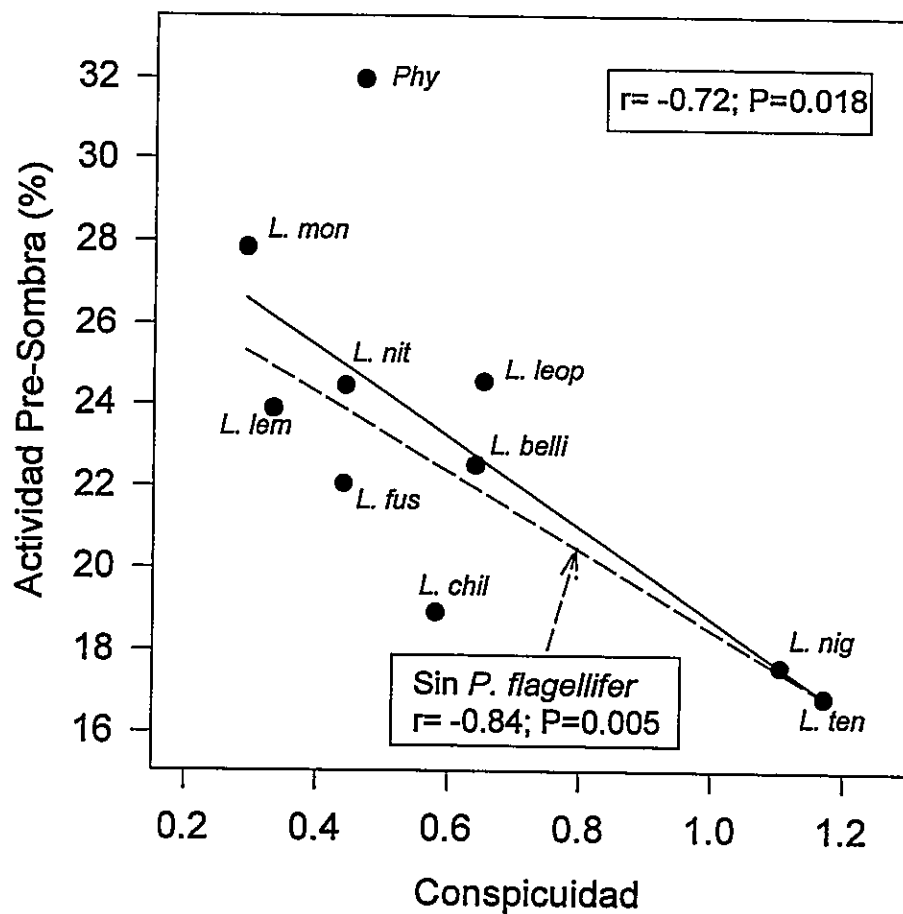
De los resultados del uso de los distintos substratos, la única conducta que presentó una tendencia clara fue el uso total del sector negro, lo cual sería un indicador de la necesidad de refugio de las especies. En la Fig. 11 se muestra la relación entre la conspicuidad de las especies y el uso total del substrato negro. Considerando sólo los datos del uso del substrato negro antes de la sombra, también se encuentra una relación significativa con la conspicuidad de la especie ( $r = 0.67$ ;  $P = 0.034$ ). El uso del substrato blanco, tuvo una baja preferencia por todas las especies. Sin embargo, no se encontró una relación entre la conspicuidad y el uso de este substrato considerando el total de los datos ( $r = -0.46$ ;  $P = 0.18$ ). El uso del substrato blanco después de la sombra la correlación fue próxima a la significancia ( $r = -0.61$ ;  $P = 0.063$ ).

El uso del substrato negro se correlacionó negativamente con la actividad Pre-sombra ( $r = -0.65$ ;  $P = 0.043$ ), y positivamente con la frecuencia de huida de las especies enfrentadas al predador ( $r = 0.72$ ;  $P = 0.018$ ). Aquellas especies que usaron en mayor frecuencia el substrato negro, tuvieron menor actividad antes de la sombra, y huyeron con mayor frecuencia.

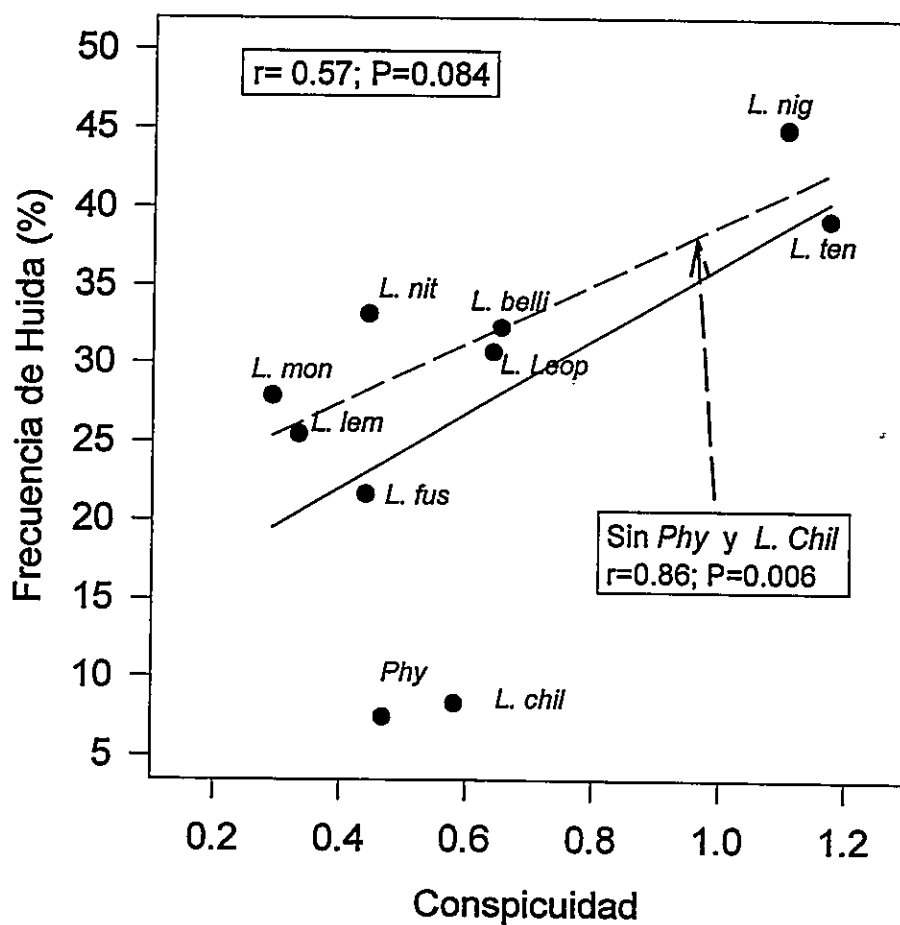


**Fig. 8.** Relación entre la conspicuidad de las especies (log) y la distancia de aproximación. Se indica además en la figura, la relación entre ambas variables excluyendo a *P. flagellifer*. Simbología de las especies igual que en Fig. 4.

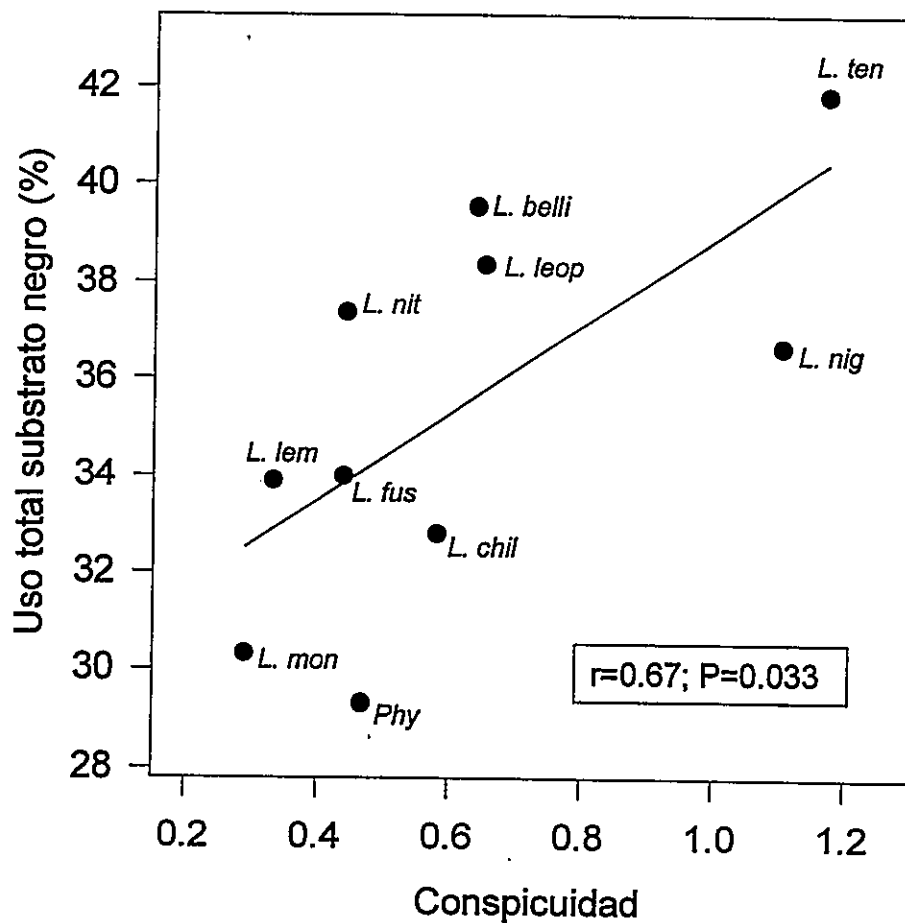




**Fig. 9.** Relación entre la conspicuidad de las especies (log) y el porcentaje de actividad (arcoseno) antes de la sombra del rapaz. Se indica la correlación entre ambas variables, cuando se excluye a *P. flagellifer*. Simbología de las especies, igual a Fig. 4.



**Fig.10.** Relación entre la conspicuidad de las especies (log) y la frecuencia de huida (arcoseno), durante la presencia del depredador aéreo. Se indica además la relación entre ambas variables, cuando se excluyó del análisis a *P. flagellifer* y *L. chiliensis*. Simbología de las especies igual a Fig. 4.



**Fig. 11.** Relación entre la coloración de las especies (log) y el porcentaje de utilización del substrato negro (arcoseno) en la arena experimental. Simbología de las especies según Fig. 4.

## b. Fisiología

Estos análisis se realizaron utilizando el porcentaje de cambio respecto a la condición inicial de las distintas variables, durante y después del paso de la sombra. La Fig. 12 muestra la relación entre la conspicuidad de las especies y el cambio de la frecuencia respiratoria durante y después de la sombra. Durante el paso de la sombra, a mayor conspicuidad, menor fue la disminución en la frecuencia respiratoria, en relación con la condición inicial. Por otra parte, después de la sombra aquellas especies más conspicuas tuvieron los mayores aumentos en la frecuencia respiratoria.

La Fig. 13 muestra los cambios en la duración del evento respiratorio, durante y después de la sombra. Se observa que ambas variables tuvieron una relación negativa con la conspicuidad de las especies. Esto implica que durante y después de la sombra, las especies más conspicuas tienden a disminuir la duración de los eventos respiratorios. Finalmente, en la Fig. 14 se muestra la relación entre la conspicuidad y el cambio en la intensidad de la respiración, durante y después de la sombra. En ambos casos se observa una relación negativa entre las variables, lo cual implica que las especies más conspicuas presentan mayores disminuciones de la intensidad de la respiración.

La Fig. 15 muestra la relación tridimensional comparativa entre la conspicuidad, el cambio en la frecuencia respiratoria y la frecuencia de huida durante el paso de la sombra. Se establecen dos grupos de especies, por una parte, *L. tenuis* y *L. nigroviridis*, son especies conspicuas que no disminuyen su frecuencia respiratoria y presentaron una mayor frecuencia de huida durante la sombra. La otra agrupación, en la cual está el resto de las especies, muestra el patrón inverso de coloración, conducta y fisiología.

Correlaciones entre las variables conductuales y fisiológicas, muestran que la frecuencia de huida durante la sombra, se relacionó con el cambio de la frecuencia respiratoria después de la sombra ( $r=0.80$ ;  $P=0.006$ ). Por otra parte, la actividad Pre-sombra se relacionó con el cambio en la frecuencia respiratoria durante la sombra ( $r= -0.74$ ;  $P=0.014$ ).

Finalmente en la Fig. 16, se muestra un resumen con las principales relaciones encontradas entre la coloración de los animales y distintas variables, dividida en las distintas etapas de la cadena conductual de un predador.

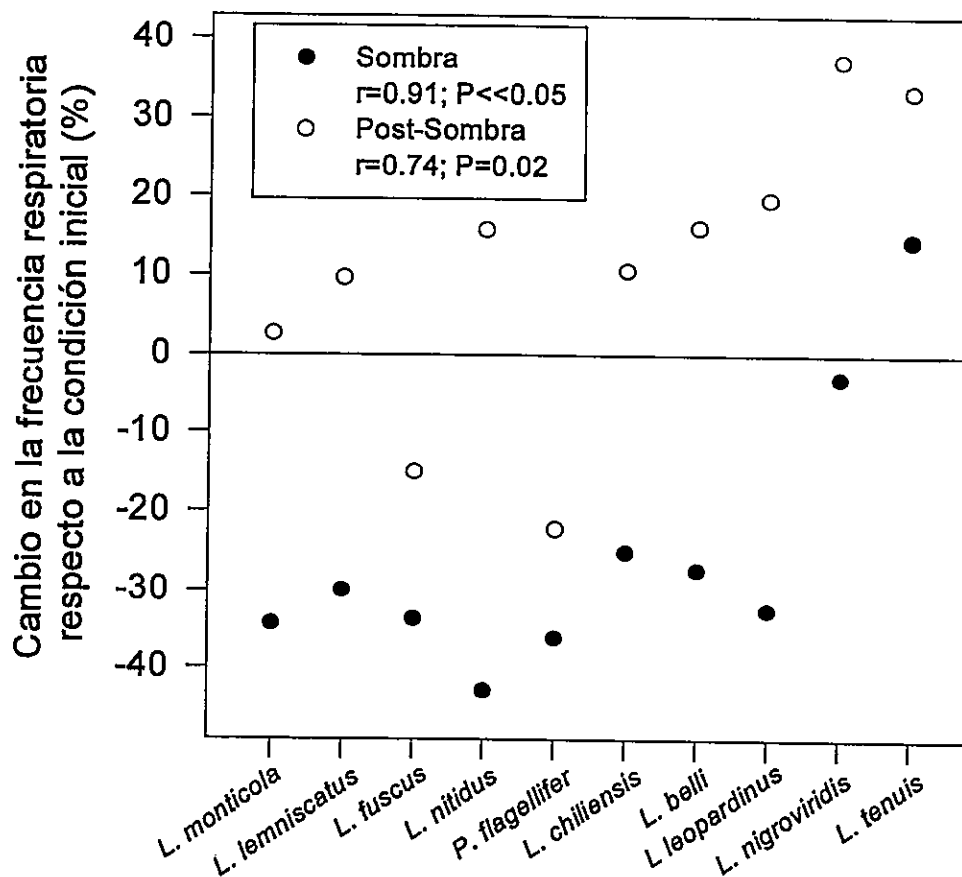
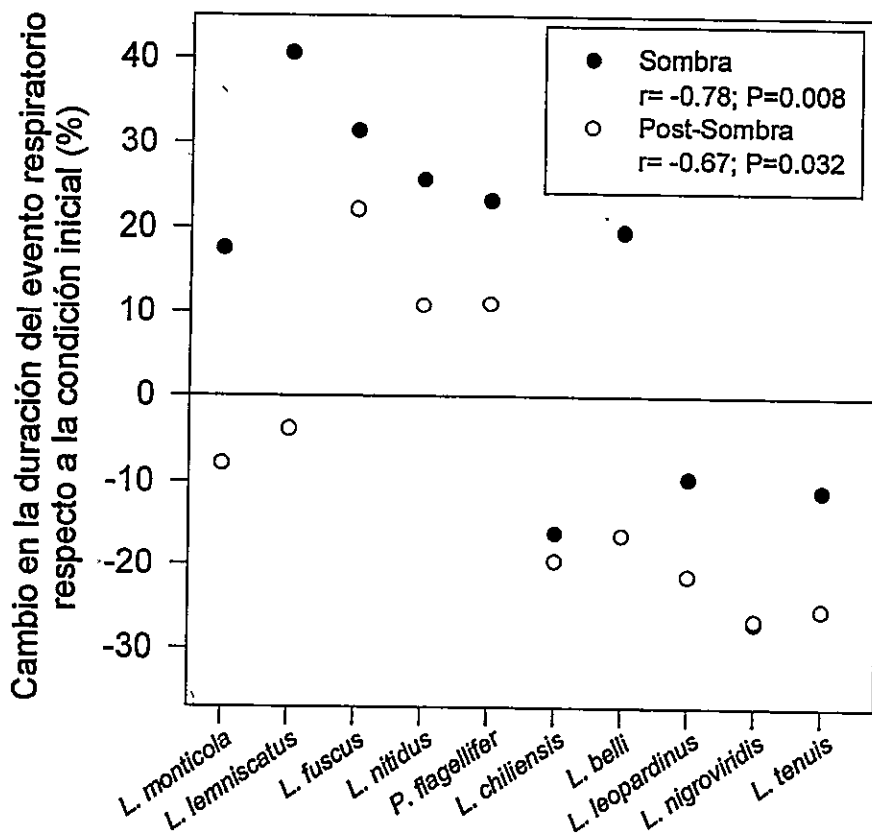
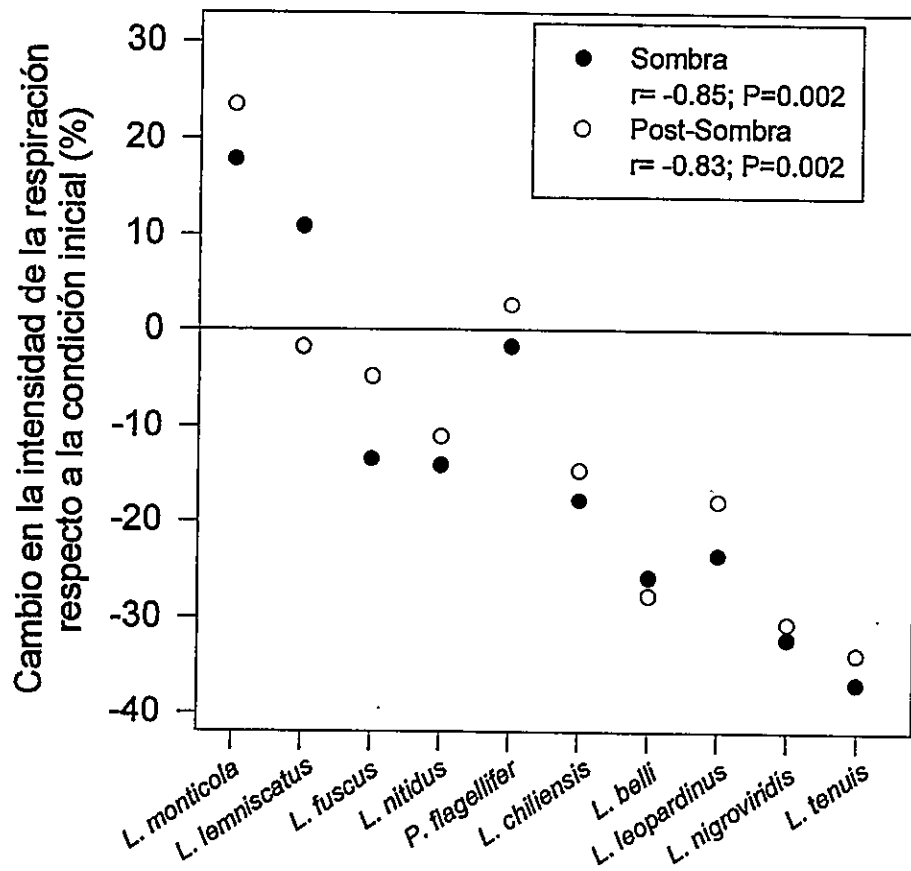


Fig. 12. Cambio porcentual de la frecuencia respiratoria (arcoseno), respecto a la condición inicial (Pre-Sombra), durante y después de la sombra (Post-Sombra). Los valores de las correlaciones corresponden a la relación de cada variable y la conspicuidad (log) de las especies. Las especies están ordenadas en forma creciente de conspicuidad.

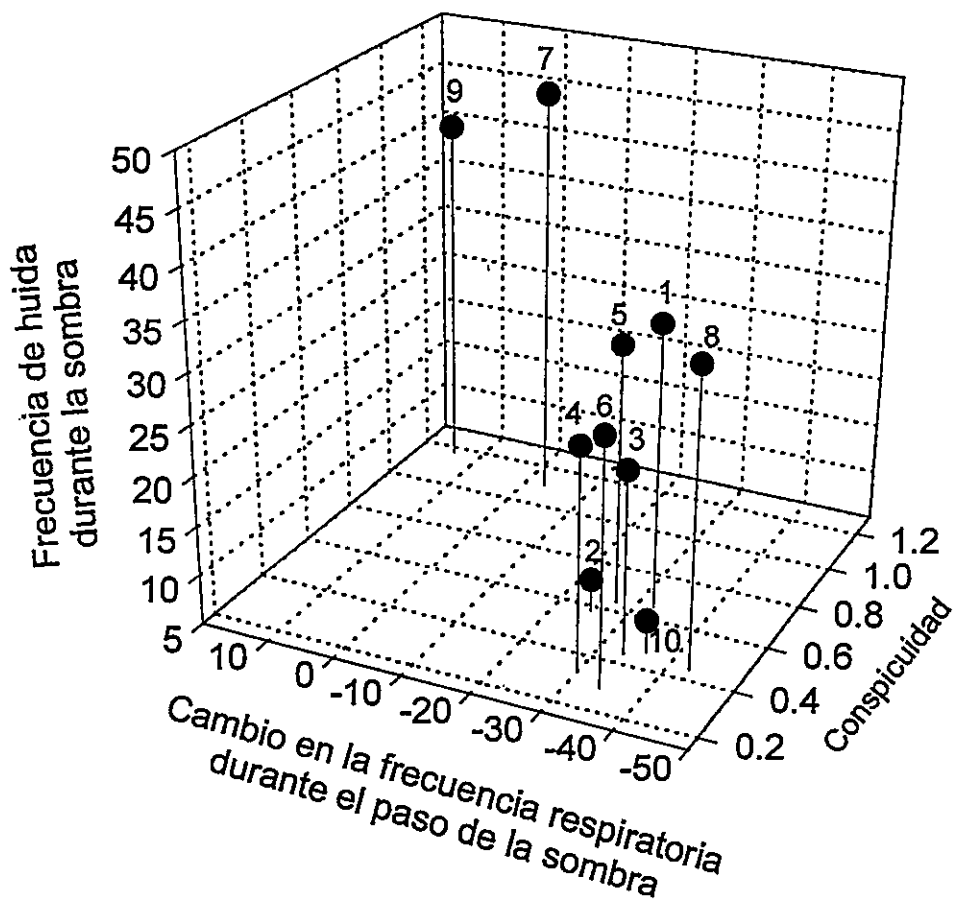


**Fig. 13.** Cambio porcentual de la duración del evento respiratorio (arcoseno), respecto a la condición inicial (Pre-Sombra), durante y después del paso de la sombra (Post-Sombra). Los valores de las correlaciones corresponden a la relación entre cada variable y la conspicuidad (log) de las especies. Las especies están ordenada en forma de conspicuidad creciente.

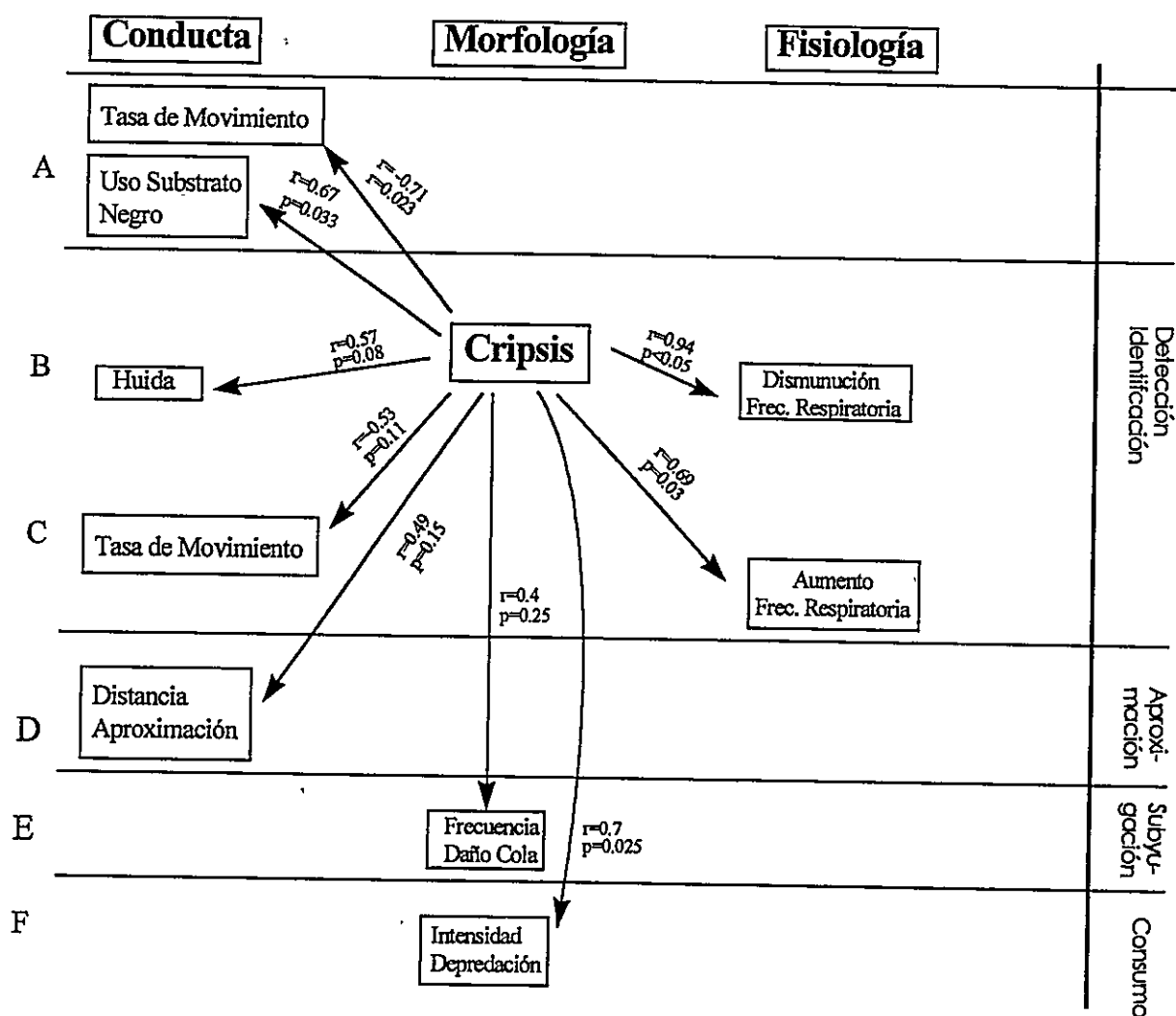


**Fig. 14.** Cambio porcentual de la intensidad de la respiración (arcoseno), respecto a la condición inicial (Pre-Sombra), durante y después del paso de la sombra (Post-Sombra). Los valores de las correlaciones corresponden a la relación de cada variable y la conspicuidad (log) de las especies. Las especies están ordenadas en forma creciente de conspicuidad.



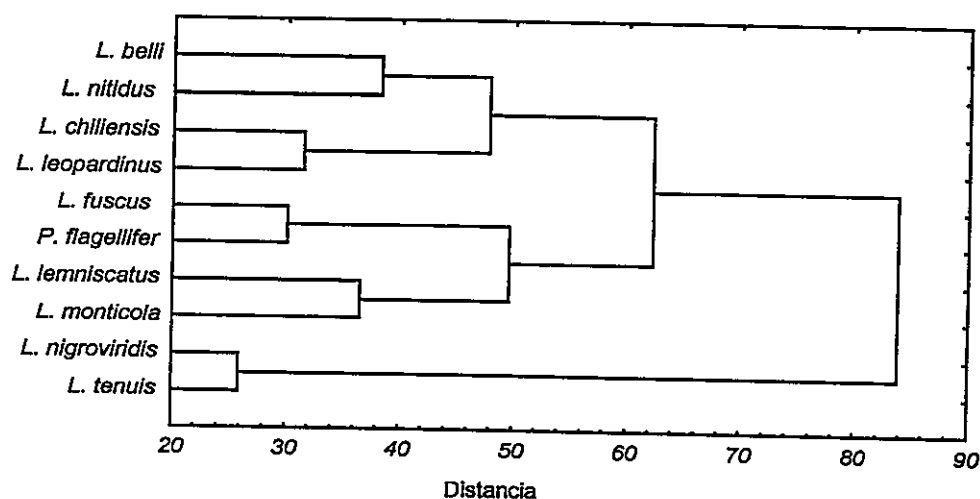


**Fig. 16.** Relación entre la coloración de las especies, y su respuesta fisiológica y conductual durante el vuelo del predador simulado. Los números asociados a los puntos, indican las especies estudiadas: 1. *L. belli*, 2. *L. chiliensis*, 3. *L. fuscus*, 4. *L. lemniscatus*, 5. *L. leopardinus*, 6. *L. monticola*, 7. *L. nigroviridis*, 8. *L. nitidus*, 9. *L. tenuis*, 10. *P. flagellifer*.



**Fig. 16.** Relaciones entre la coloración de las especies y distintas variables conductuales y fisiológicas estimadas en distintas etapas de la cadena conductual de un predador. Se indica el valor de la correlación y su probabilidad. A. Etapa previa a la presencia de un predador. B. Respuestas durante la presencia del predador, detección e identificación. C. Respuesta post-predador. D. Respuesta conductual en la etapa de aproximación. E. Frecuencia de daño en la cola, asociado a la etapa de subyugación de la presa. F. Sobrevida de los animales, relacionada con la etapa de consumo de la presa.

Un análisis de Componentes principales, utilizando solo las variables que tienen que ver con las etapas de detección e identificación, excluyendo las variables distancia de aproximación, intensidad de depredación y latencia, indicó que dos factores explicaron el 79% de variación (Tabla 20). Como se aprecia, existe una alta asociación entre la variables. Un análisis función lineal discriminante, considerando dos grupos de coloración (1- críptico y 2- conspicuo) fue significativo (Wilks' $\lambda$ =0.35,  $F_{(2,7)}=5.31$ ;  $P=0.04$ ), siendo la clasificación de los grupos de un 100%. Haciendo un análisis discriminante, estableciendo tres grupos de coloración (1- *L. fuscus*, *L. lemniscatus*, *L. monticola*, *L. nitidus* y *P. flagellifer*; 2- *L. belli*, *L. chiliensis* y *L. leopardinus*; 3- *L. nigroviridis* y *L. tenuis*), se observa una alta discriminación de los grupos (Wilks' $\lambda$ =0.035,  $F_{(4,12)}=13.40$ ;  $P<0.0002$ ), siendo la matriz de clasificación de un 100%. En la Fig. 17 se muestra el análisis de conglomerados, con UPGMA utilizando distancia Euclidiana. Se observa que *L. nigroviridis* y *L. tenuis* constituyen un grupo que tiene una distancia al resto de las especies estudiadas de más de un 70%.



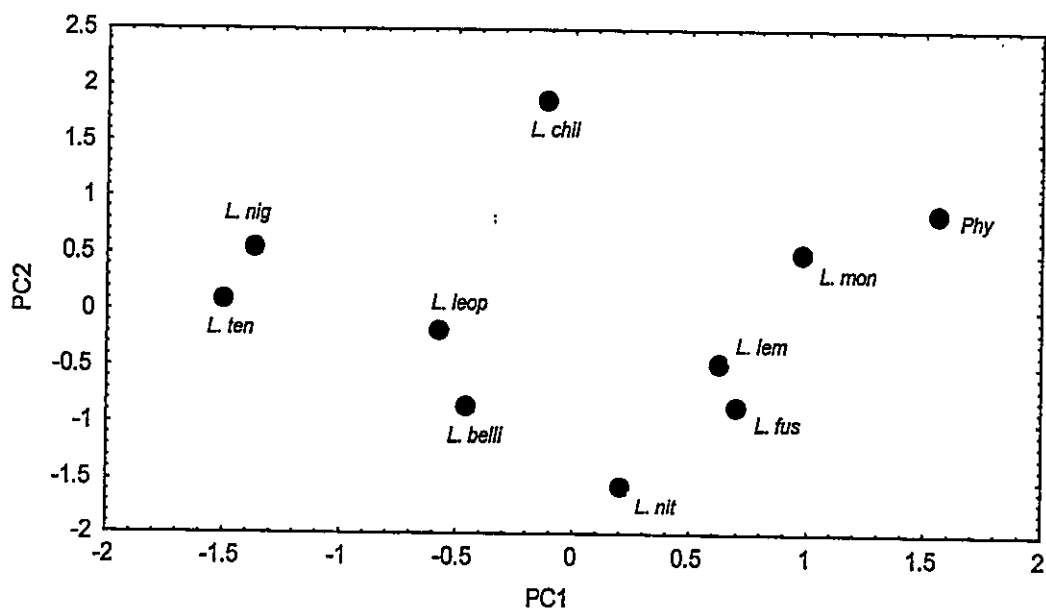
**Fig. 17.** Distancia Euclidiana de las especies utilizando UPGMA. Se utilizaron las variables que intervienen en la etapas de detección e identificación.

**Tabla 20. Componentes principales** A considerando solo las variables que están directamente involucradas en las etapas de detección e identificación de la presa. B. Considerando todas las variables incluidas en este estudio.

	<i>A</i>		<i>B</i>	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Color			-0.917	-0.2075
% Act Pre	0.847	-0.067	0.795	-0.267
Huida	-0.722	-0.448	-0.652	0.509
% Act Post	0.876	0.171	0.802	-0.397
CmFrecSom	-0.787	0.272	-0.800	-0.096
CmFrePost	-0.917	-0.042	-0.864	0.295
CmDSom	0.755	-0.566	0.783	0.338
CmDPost	0.785	-0.418	0.774	0.063
CmInSom	0.850	-0.020	0.864	0.146
CmInPost	0.880	-0.074	0.881	0.052
Usoneg	-0.83	0.459	-0.792	0.357
DA			-0.374	-0.650
Nuped			0.679	0.594

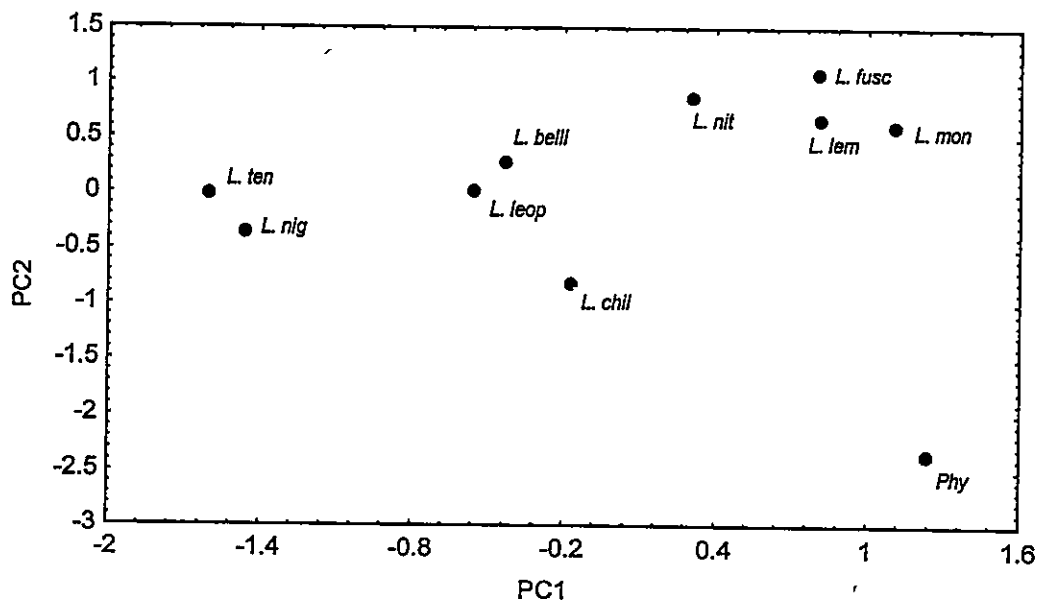
Color= Conspicuidad de las especies. % Act Pre y % Act Post = Porcentaje del tiempo que los animales permanecieron en actividad antes y después de la sombra en la arena experimental. Huida= Frecuencia de animales por especie que huyeron cuando paso la sombra del predador. De las variables fisiológicas, Cm indica cambio en relación a la condición inicial en: frecuencia respiratoria (Frec.), duración (D) e intensidad de la respiración, durante (Som) y después (Post) Usoneg.= Porcentaje de uso total que hicieron los animales en la arena experimental con cinco colores. DA= Distancia de aproximación. Nuped= Número de predadores en el sitio.

La Fig. 18 muestra la posición de las especies considerando los dos ejes de los componentes principales. Las respuestas conductuales y fisiológicas, son suficientes para separar a las especies por su coloración.



**Fig. 18.** Distribución de las especies estudiadas, basadas en los factores de los primeros ejes de los componentes principales. Solo se incluyeron las variables conductuales y fisiológicas medidas en el laboratorio. La simbología de las especies esta en la Fig. 4.

Se repitió el análisis de componentes principales, incluyendo casi todas las variables utilizadas en este estudio. Dos componentes dieron cuenta del 73.5 % de la variación (Tabla 20). En la Fig. 19. Se muestra la relación entre los dos ejes de los componentes principales. Se observa que la separación entre la especies es más clara. Por otra parte, es interesante notar, que de las especies reconocidas como crípticas, *P. flagellifer* aparece muy diferente del resto.



**Fig. 19.** Distribución de las especies estudiadas, basadas en los factores de los dos primeros ejes de los componentes principales. Se incluyen las variables indicadas en la Tabla 20B. La simbología de las especies esta en la Fig. 4.

### **Parte III Comparaciones Interespecíficas Excluyendo el Factor Filogenético**

#### **A. Utilización de simulaciones de árboles filogenéticos**

En una primera etapa se crearon 1000 árboles aleatorios. Utilizando cada uno de estos árboles se establecieron los contrastes independientes estandarizados de las variables medidas en esta tesis (ver Tabla 21). Se obtuvieron las correlaciones entre el color y el resto de las variables mencionadas. Las correlaciones fueron forzadas a pasar por cero, debido a que el promedio de la varianza esperada de los contrastes estandarizados es cero (Martins y Garland 1991). De cada árbol se obtuvo un coeficiente de correlación para las distintas variables. Para determinar si al incorporar la filogenia de las especies, las relaciones obtenidas en la Parte II de resultados se mantenían, y por lo tanto, establecer la robustez de los datos, se procedió a determinar el número de veces (por comparación) en que la correlación fue significativa. Se computó la frecuencia observada de coeficientes de correlaciones que fueron significativas ( $\leq$  a un  $\alpha = 0.05$ ), el cual es normalmente utilizado para probar hipótesis. Este valor fue comparado con una prueba de Z, contra una frecuencia esperada de 0.5, con una cola. Si la frecuencia de correlaciones que son significativas al 5%, es significativamente mayor que una frecuencia de 0.5, indicaría que a pesar de eliminar el efecto que producen las relaciones filogenéticas, las variables presentan una asociación. Por otra parte, si la frecuencia observada de correlaciones que no presento significancia al 5%, fue significativamente mas baja que una frecuencia de 0.5, la prueba estadística también muestra significancia. Esto indica que la probabilidad de obtener una asociación entre las

variables, una vez eliminado el efecto que podrían producir las relaciones de ancestro, tiende a cero. Los resultados de la simulaciones están en la Tabla 21

**Tabla 21** Número de correlaciones que tuvieron significancia al 5% (N° C), al establecer la relación entre cada variable y la conspicuidad de las especies. Se utilizaron 1000 árboles filogenéticos generados aleatoriamente.

	Signo	N° C	P
% Act Pre	-	676	<<0.05
Huida	+	461	0.041
% Act Post	-	504	0.429
Cambio Act	+	93	<<0.05
Latencia	+	110	<<0.05
Usoneg	+	600	<<0.05
DA	+	381	<<0.05
CmFrecSom	+	914	<<0.05
CmFrecPost	+	736	<<0.05
CmDSom	-	742	<<0.05
CmDPost	-	573	<<0.05
CmIntSom	-	943	<<0.05
CmIntPost	-	979	<<0.05
Daño Cola	+	211	<<0.05
Sobrevivencia	-	396	<<0.05
ID	+	604	<<0.05
Nuped	+	629	<<0.05

Signo = Muestra si la asociación entre las variables y la conspicuidad de la especies fue positiva o negativa. Se entrega la significancia de la comparación del número de veces que se observo significancia y un esperado de 50%. Simbología de las variables esta en la lista de abreviaturas.

De los 17 grupos de simulaciones, se observa que en 10 de ellos (ennegrecidos), el número de correlaciones que fueron significativas a 5%, fue mayor que lo esperado por azar. Por otra parte, de las correlaciones entre conspicuidad y las variables sobrevivencia, distancia de aproximación, latencia, daño en la cola, cambio de actividad y huida, se observa que estas relaciones presentaron un bajo número de correlaciones



significativas al 5%. Finalmente, el número de correlaciones entre la conspicuidad y la actividad Postsombra, no difiere de lo esperado, 50%.

## B. Utilizando la filogenia de las especies

En la etapa final se realizaron las comparaciones interespecíficas incluyendo análisis de contrastes independientes, incorporando la propuesta filogenética (Fig. 4). Los resultados de la correlaciones entre la conspicuidad y la distintas variables están en la Tabla 22. Se muestran los resultados obtenidos usando los modelos de evolución de cambio fenotípico gradual y especiacional.

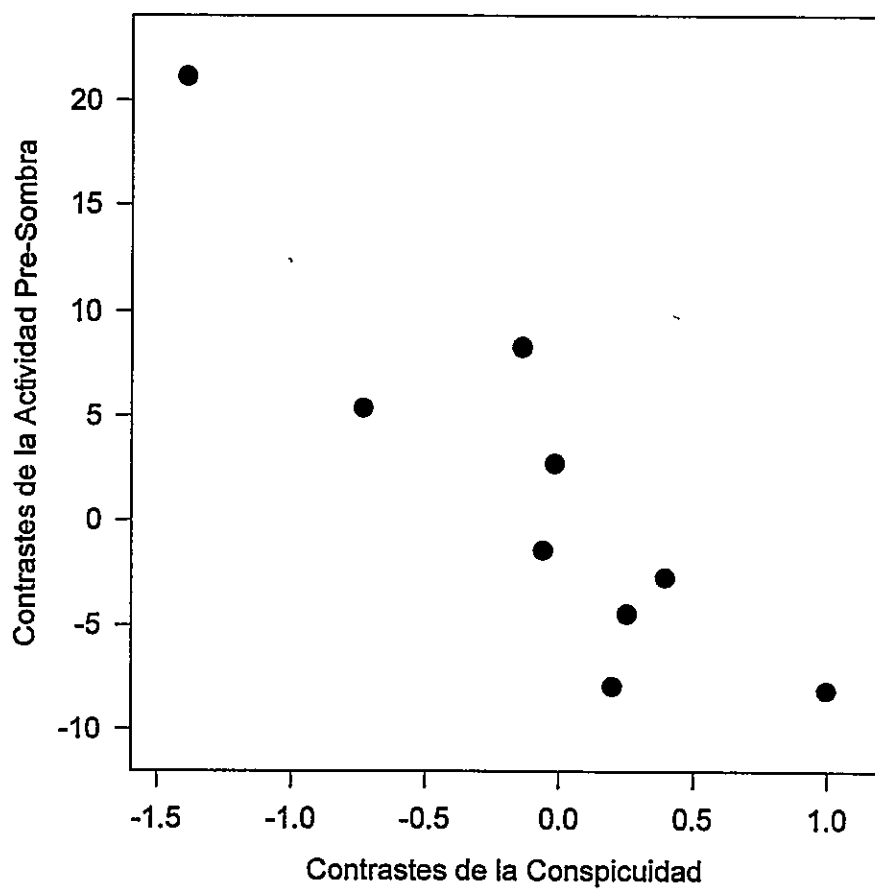
Considerando el modelo de evolución gradual del cambio de los caracteres, las variables que no tuvieron relación con la conspicuidad de las especies fueron: daño en la cola, latencia, cambio en la actividad (post-sombra en relación a la pre-sombra), cambio en la duración de la respiración durante la sombra y huida. La relación entre la conspicuidad de las especies y la actividad Pre-Sombra se muestra en la Fig. 20. La relación entre la conspicuidad y la frecuencia de huida durante el paso de un predador, se muestra en la Fig. 21. Como se aprecia existe un contraste que causa la no-significancia entre las variables, el cual corresponde al contraste entre L. chiliensis y L. nitidus. Al repetir este análisis excluyendo este contraste, la correlación se hace significativa ( $r=0.806$ ;  $P=0.016$ ). Situación similar ocurre cuando se analiza la relación entre conspicuidad y latencia (Fig. 22). Al eliminar el contraste de L. chiliensis y L. nitidus, la correlación se hace significativa ( $r=0.737$ ;  $P=0.037$ ). Finalmente, al excluir este

contraste, la relación entre la frecuencia de huida y el cambio en la frecuencia respiratoria durante la sombra, es significativa ( $r=0.88$ ;  $P=0.004$ ).

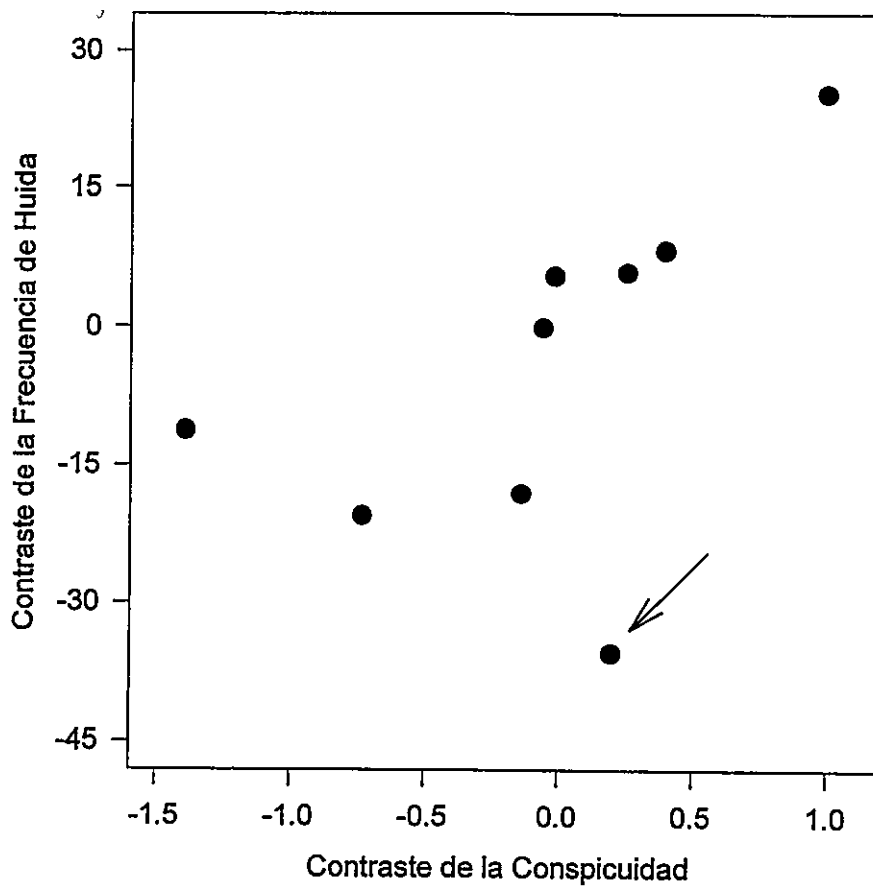
**Tabla 22** Correlaciones entre la conspicuidad de las especies y las distintas variables conductuales y fisiológicas medidas, utilizando contrastes independientes. A. Utilizando un modelo de evolución gradual de los caracteres. B. Utilizando un modelo especiacional de cambio evolutivo de los caracteres.

	A		B	
	r	P	r	P
% Act Pre	-0.90	0.001	-0.77	0.014
Huida	0.53	0.138	0.61	0.080
% Act Post	-0.87	0.03	-0.69	0.042
Cambio actividad	-0.3	0.433	-0.27	0.480
Latencia	0.58	0.10	0.31	0.420
Usoneg	0.82	0.007	0.67	0.050
Usoblan PS	-0.82	0.007	-0.73	0.027
DA	0.86	0.03	0.73	0.026
CmFrecSom	0.85	0.04	0.90	0.001
CmFrecPost	0.89	0.001	0.82	0.007
CmDSom	-0.53	0.142	-0.79	0.011
CmDPost	-0.77	0.02	-0.76	0.018
CmIntSom	-0.90	0.001	-0.88	0.017
CmIntPost	-0.86	0.003	0.82	0.007
Daño Cola	0.50	0.17	0.51	0.166
Sobrevida	-0.78	0.01	-0.59	0.09
I D	0.89	0.002	0.82	0.007
Nuped	-0.89	0.001	-0.78	0.013

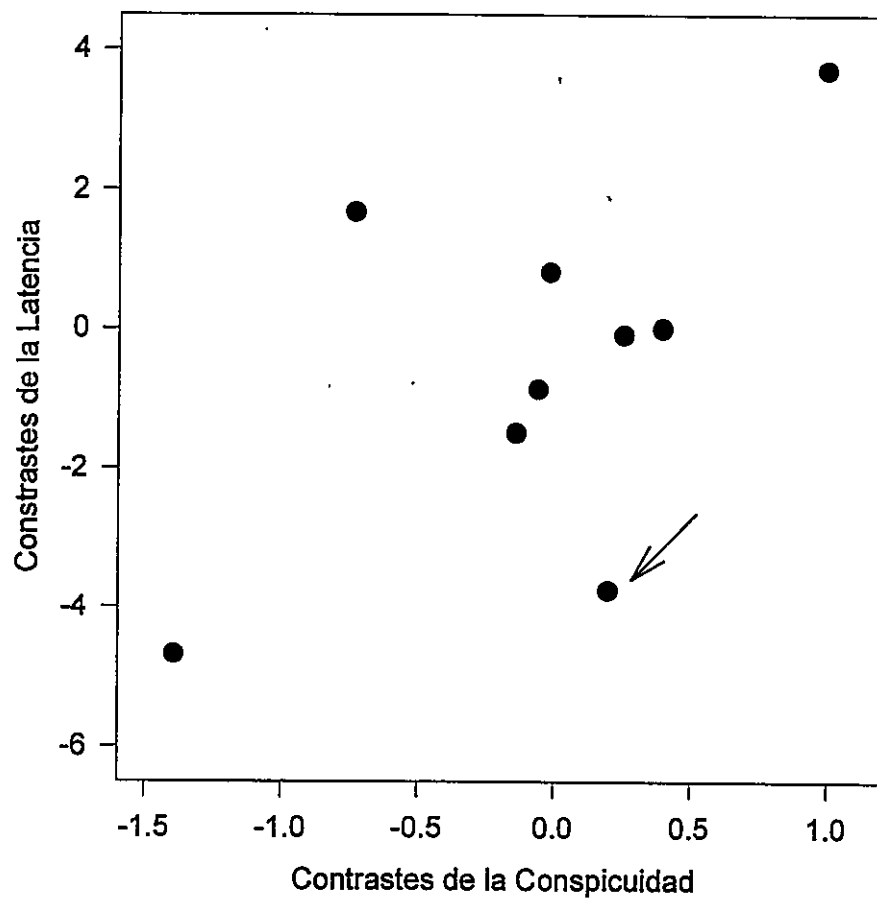
Especificaciones respecto a las variables, igual que en las Tablas 20 y 21.



**Fig. 20.** Relación entre la conspicuidad de las especies y la actividad Pre-Sombra, utilizando contrastes independientes (modelo de evolución gradual de los caracteres).

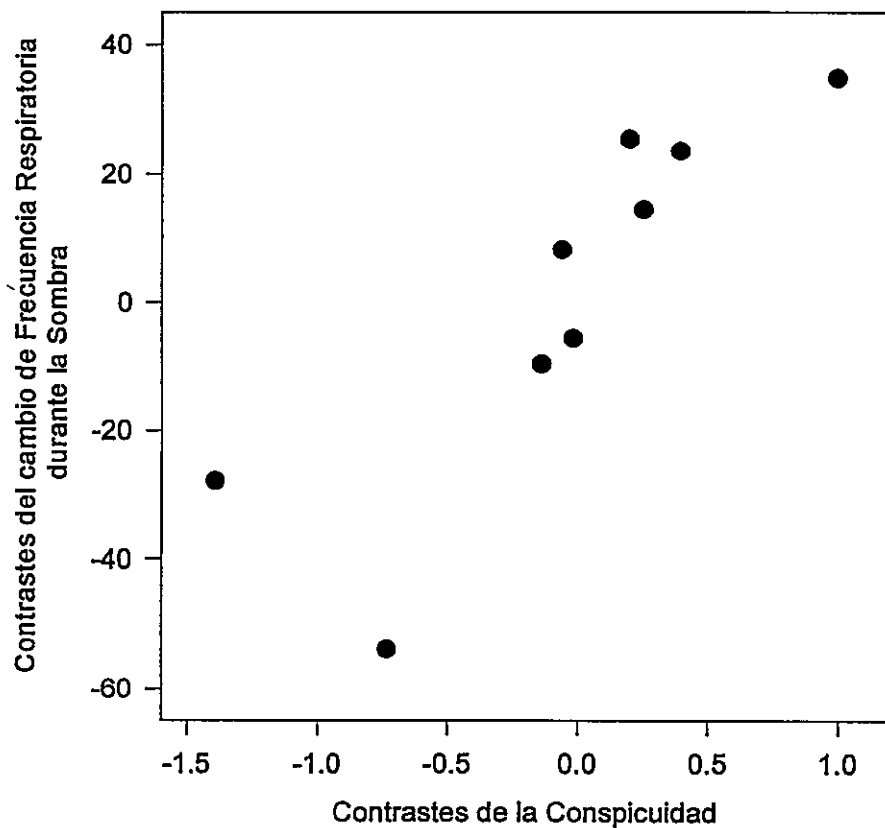


**Fig. 21.** Relación entre la conspicuidad de las especies y frecuencia de huida de las especies durante el paso del predador aéreo, utilizando contrastes independientes (modelo de evolución gradual de los caracteres). La flecha indica el contraste correspondiente a L. chiliensis y L. nitidus.

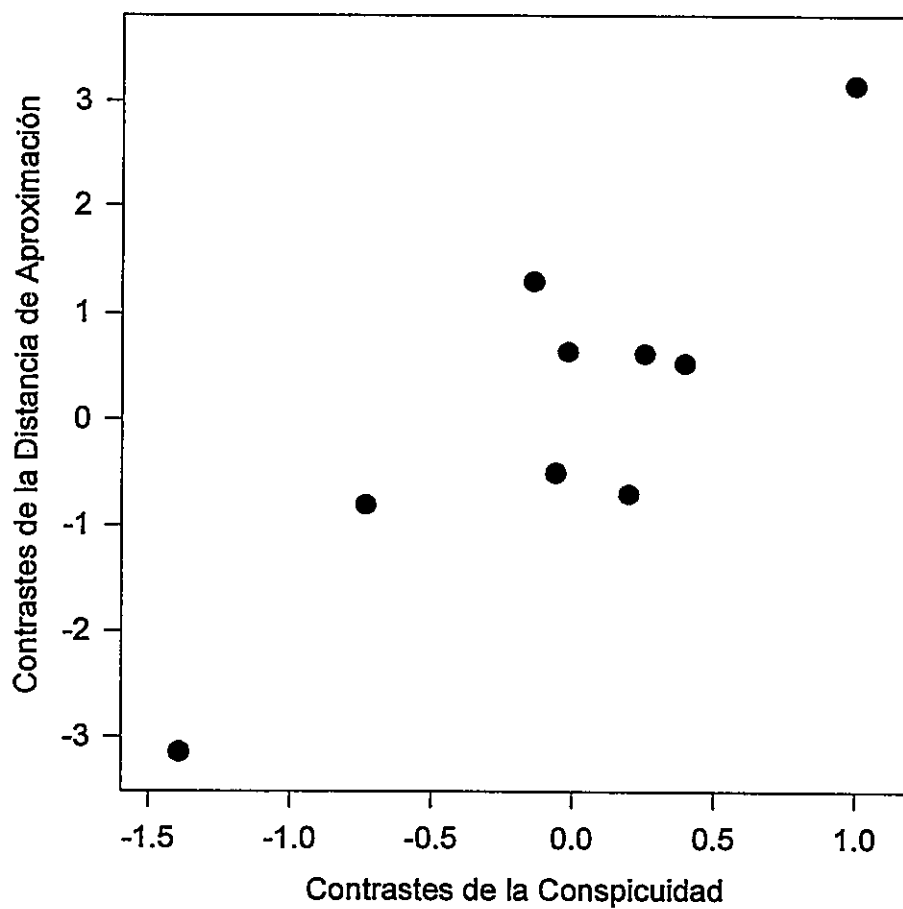


**Fig. 22.** Relación entre la conspicuidad de las especies y latencia registrada después del paso del predador aéreo, utilizando contrastes independientes (modelo de evolución gradual de los caracteres). La flecha indica el contraste correspondiente a L. chilensis y L. nitidus.

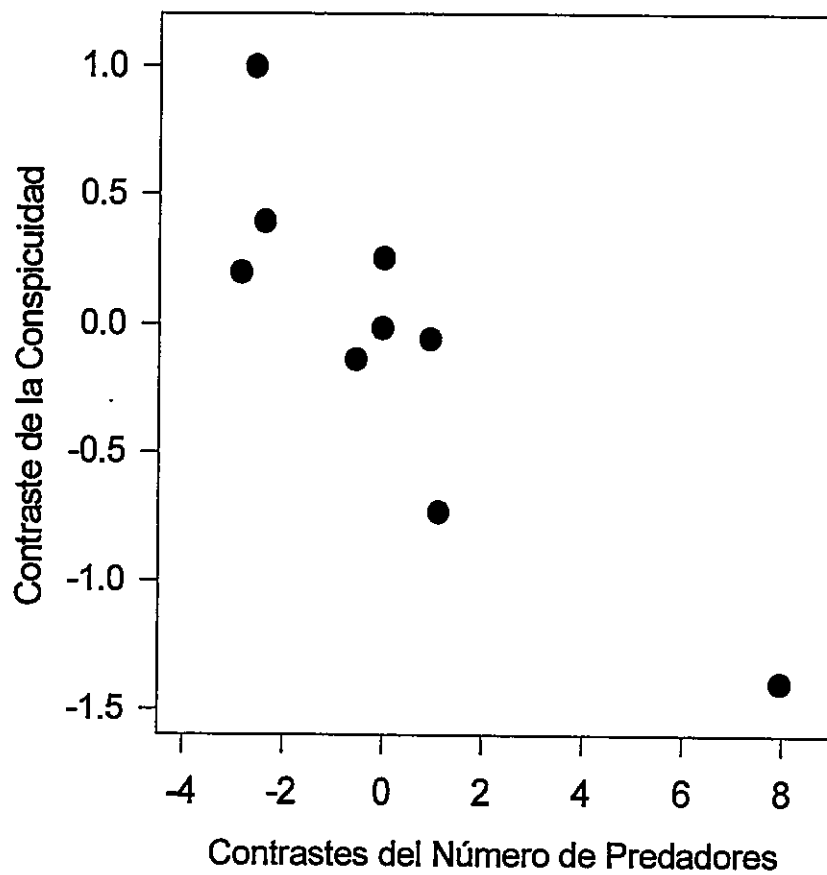
En las Fig. 23 a 25 se muestran la relación entre la conspicuidad de las especies y el cambio de la frecuencia respiratoria durante el paso del predador aéreo, la distancia de aproximación y el número de predadores potenciales que tendría cada especie.



**Fig. 23.** Relación entre la conspicuidad de las especies y el cambio de la frecuencia respiratoria durante el paso del predador aéreo (respecto a la condición inicial), utilizando contrastes independientes (modelo de evolución gradual de los caracteres).



**Fig. 24.** Relación entre la conspicuidad de las especies y la distancia de aproximación, utilizando contrastes independientes (modelo de evolución gradual de los caracteres).



**Fig. 25.** Relación entre la conspicuidad de las especies y el número de potenciales predadores que tendría cada especie, utilizando contrastes independientes (modelo de evolución gradual de los caracteres).



Asumiendo un modelo especiacional de cambio evolutivo fenotípico, la tendencia en cuanto a la significancia de las relaciones entre conspicuidad y las distintas variables es la misma, con excepción de la huida.

Considerando los resultados con la eliminación del efecto filogenético, se concluye que existen asociaciones que presentan una alta robustez, es decir, independiente de la metodología y de los supuestos de cambio evolutivo de los caracteres, se observan altas correlaciones. Estas fueron la relación entre la conspicuidad de la especie y a: los cambios en la frecuencia e intensidad de la respiración (respecto a la condición inicial), durante y después de la sombra, b- cambio en la duración de la respiración después de la sombra, c- actividad pre y post sombra, d- uso total del substrato negro y e- intensidad de depredación y número de predadores. Por otra parte, ambos métodos no revelaron asociación entre la conspicuidad y las variables latencia, frecuencia de daño en la cola, cambio de actividad. Las relaciones que no fueron consistentes entre los distintos tipos de análisis excluyendo el efecto filogenético, fueron las correlaciones entre conspicuidad y las variables duración de la respiración durante la sombra y distancia de aproximación. Por otra parte, como ya se explico más arriba la frecuencia de huida resultó ser significativa cuando se elimina un contraste del análisis (L. chiliensis y L. nitidus).

## DISCUSION

La depredación es una de las interacciones bióticas que ocurren en las comunidades. Esta interacción está definida como: un organismo (presa) es consumido por otro organismo (predador), estando la presa viva al momento en que el predador la ataca por primera vez (Begon *et al.* 1990). En términos generales los predadores afectan la distribución y abundancia de sus presas, y vice versa, efectos que son de importancia central en ecología (Begon *et al.* 1990). De hecho, la depredación puede ser un factor importante de selección natural de las especies presas (Endler 1986), siendo considerada como una fuerza selectiva importante en la evolución de distintos caracteres conductuales de las presas (Lima y Dial 1990, Grill y Juliano 1996).

La conducta de un predador frente a su presa puede ser dividida en cinco etapas sucesivas: detección, identificación, aproximación, subyugación y consumo (Endler 1986). Las presas responden evolutivamente a la presión de depredación, ya sea utilizando con mayor frecuencia hábitats donde no forrajean sus predadores -mecanismo de evasión del predador-, o reduciendo la probabilidad de una depredación exitosa, cuando ellos están dentro del campo perceptual del predador -mecanismo antidepredatorio- (Brodie *et al.* 1991). Los mecanismos antidepredatorios interrumpen la cadena de depredación, en alguna de sus etapas, aun cuando los mecanismos de evasión al predador, pueden ser considerados como parte de los mecanismos antidepredatorios, de la fase de detección (ver Endler 1986). Esta tesis se ha centrado básicamente en aquellos mecanismos antidepredatorios relevantes en las etapas iniciales de la cadena de

depredación, esto es, detección e identificación de la presa, los que serán discutidos a continuación.

Cabe mencionar que esta tesis no se centra en las variaciones locales de las distintas variables analizadas, las cuales por cierto son reales. De hecho en Chile, existen antecedentes en lagartos, respecto a variaciones intraespecíficas en la frecuencia de daño en la cola (Medel *et al.* 1990) y en respuestas fisiológicas y conductuales (Labra y Leonard 1996b). Estas variaciones han sido asociadas a diferencias en las tasas o riesgo de depredación.

### **I. Análisis intraespecífico de las respuestas antidepredatorias.**

Los aspectos más relevantes de los resultados intraespecíficos son discutidos en forma integral en la sección siguiente. Estos básicamente fueron presentados para mostrar el comportamiento de cada especie, y la discusión fundamental puede ser extrapolada de la discusión de los resultados interespecíficos. Por tal razón, estos resultados no serán discutidos en mayor extensión. Sin embargo, cabe destacar que las distintas especies mostraron grados variables de correlación entre las diversas variables medidas, en condiciones de laboratorio. Por ejemplo, solo algunas especies mostraron una correlación significativa entre la actividad post-sombra medida en la arena experimental y la latencia, correlaciones que resultaron ser significativas en los análisis interespecíficos.

## II. Comparaciones Interespecíficas

### 1. Efecto del tipo de análisis en las conclusiones

Los distintos análisis interespecíficos (sin exclusión del efecto filogenético, con generación de árboles aleatorios y utilizando una propuesta filogenética) arrojan resultados similares. Esto indica una alta robustez de las relaciones que aquí se presentan. En los últimos años se ha producido un fuerte debate en la literatura, respecto a la forma adecuada de realizar las comparaciones interespecíficas (i.e Martins y Hansen 1996), estableciéndose la necesidad de realizar estas comparaciones incluyendo alguna metodología que asegure que los patrones adaptativos de los caracteres bajo análisis, no se deban a que los taxa estudiados presentan similitudes, debido a que comparten un ancestro común (i.e Díaz-Uriarte y Garland 1996). Sin embargo, también se ha discutido si las comparaciones interespecíficas que incorporan la filogenia de los taxa en estudio, realmente mejora la conclusiones adaptativas. Esto, considerando que algunos estudios no encuentran diferencias entre los resultados finales, cuando se analizan los datos crudos o utilizando contrastes independientes (Ricklefs y Starck 1996).

En este estudio, centrándose en los análisis en los cuales se excluyo el efecto de la filogenia (con una propuesta filogenética y con árboles aleatorios), se observa que existe una asociación entre las distintas variables y la conspicuidad de las especies. Por otra parte, la propuesta filogenética utilizada carecía de tiempos de divergencia, y por lo tanto, existe incertidumbre respecto al largo de las ramas del árbol filogenético. Sin embargo, utilizando dicha propuesta, y asumiendo tanto una evolución gradual como especiación de cambio de los caracteres (Martins 1993), los resultados son similares, aun cuando, los valores de las correlaciones utilizando un modelo de evolución

especiación de cambio fenotípico, son levemente más bajos, que los obtenidos con el modelo de evolución gradual. Las diferencias fundamentales se observan en los resultados de la relación de la coloración de las especies y el cambio en la duración de la respiración durante la sombra, así como en la relación con la frecuencia de huida durante el paso del predador. Respecto a esta última asociación, como ya se hizo notar en los resultados, resulta significativa al eliminar un contraste del análisis. En este caso específico, esto sería un indicador de que otras variables, no consideradas en este estudio, que serían relevantes en la conducta de huida, como por ejemplo la estructura del hábitat. Esto será discutido nuevamente en la sección correspondiente (Bii).

Por otra parte, comparando los resultados de la generación de árboles aleatorios y utilizando contrastes independientes asumiendo una evolución gradual, la discrepancia fundamental se observa en la relación entre la coloración de la especie y la distancia de aproximación. A pesar de estas diferencias relativamente menores, en la discusión se asume básicamente que la propuesta filogenética es correcta, con una evolución gradual de los caracteres estudiados en esta tesis.

## **2. Asociación entre la coloración de las especies y distintas variables**

La coloración como defensa, es un mecanismo que actúa en las etapas iniciales de la cadena depredatoria -detección e identificación- (Endler 1986) y puede ser de dos tipos, aposemáticas y crípticas. Las coloraciones aposemáticas o llamativas, hacen que las presas sean evidentes para un predador de orientación visual (Pough 1988). Tales coloraciones actúan como un freno de la cadena depredatoria debido a que están asociadas, directa o indirectamente, con un cierto grado de toxicidad (o mal sabor) de la

presas. La asociación indirecta es conocida como mimetismo Batesiano (Pough 1988), en la cual una especie no tóxica presenta la coloración de alguna especie tóxica. Las coloraciones defensivas opuestas, corresponden a las coloraciones crípticas, las que le permiten a la presa confundirse con el hábitat que ocupan (Endler 1978), disminuyendo la probabilidad de que un predador de orientación visual, detecte a la presa.

Las 10 especies a las que se les determinó el contraste de su coloración con el substrato donde fueron avistadas, pueden separarse en dos grupos: conspicuas (L. nigroviridis y L. tenuis) y crípticas (L. belli, L. chiliensis, L. fuscus, L. lemniscatus, L. leopardinus, L. monticola, L. nitidus y P. flagellifer). Sin embargo, dentro del grupo de especies consideradas crípticas, es posible hacer una subdivisión: a- altamente crípticas (L. fuscus, L. lemniscatus, L. monticola, L. nitidus y P. flagellifer) y b- crípticas (L. belli, L. chiliensis y L. leopardinus). Hasta ahora en Chile solo se había descrito que algunas especies del género Liolaemus, presentan coloraciones crípticas (Donoso-Barros 1966, Jaksic y Nuñez 1979), sin que existiera una cuantificación de la cripticidad de las especies. No obstante, estos antecedentes constituían un indicador de que dichas especies estarían sometidas a una cierta presión de depredación por parte de predadores visuales (Endler 1978). Por otra parte, existen antecedentes de que los patrones de coloración pueden representar un balance entre la selección por cripsis (por predadores) y selección por conspicuidad (por hembras) (Endler 1987). De hecho, dos de las 10 especies estudiadas en esta tesis, L. nigroviridis y L. tenuis, presentaron dimorfismo sexual; los machos de estas especies presentan coloraciones más conspicuas y mayores tamaños corporales, que las hembras. Por esta razón, solo se trabajó con los machos, aun cuando, existen antecedentes de que a lo menos machos y hembras de L.

nigroviridis, no presentan diferencias fundamentales en sus respuestas conductuales y fisiológicas, medidas en el laboratorio (Labra y Leonard 1996).

Debido a que las tablas Munsell han sido diseñadas para la visión humana, Bennett *et al.* (1994) critican su uso para la determinación del color de los animales, cuando se intentan hacer proposiciones respecto a la relevancia de los patrones de coloración, como caracteres involucrados en procesos de selección natural o sexual. La visión humana puede presentar importantes diferencias con el espectro visual de otros animales (tales como los agentes selectivos de las coloraciones estudiadas), siendo que además los humanos, no tienen la capacidad de reconocer el espectro UV. Debido a esto, se recomienda el uso de un espectrofotómetro (Endler 1990), aun cuando por ejemplo, Zuk y Decruyen (1994) obtienen resultados similares cuando analizan el éxito reproductivo en aves, en función de su coloración, utilizando mediciones obtenidas con espectrofotómetro y tablas Munsell. Por otra parte, Zuker (1988), argumenta que el uso de tales tablas, constituye un método rápido y preciso para documentar cambios de coloración. En este estudio, a pesar de los sesgos que pudieran tener las determinaciones de la coloración de los animales y sus substratos, utilizando las tablas Munsell, los patrones conductuales y fisiológicos muestran una fuerte asociación con la conspicuidad de las especies, medida con estas tablas. En lo que se refiere a cripsis e identificación de la presa, es probable que el componente UV del espectro de emisión de las superficies medidas, sea poco significativo.

## 2.1 Tasas de depredación

### A. Modelos de Plasticina

Las interacciones predador-presa son difíciles de observar en condiciones naturales. Debido a esto, la efectividad de los mecanismos antidepredatorios de las presas es comúnmente estudiada en arenas experimentales simples (i.e. Medel *et al.* 1988), manipulando los atributos de las presas (i.e. Götmark y Olsson 1997) o utilizando modelos que semejen a los organismos en estudio (i.e. Castilla y Labra 1998). Dentro de esta última metodología, el uso de modelos de plasticina que simulen a las presas ha permitido analizar el efecto que tendrían distintos atributos de las presas en sus tasas de depredación, como por ejemplo los patrones de coloración de las presas (Brodie 1993, Brodie y Janzen 1995, Brodie y Moore 1995, Janzen y Brodie 1995). En este trabajo se compararon las tasas de depredación de lagartijas de plasticina de coloraciones crípticas y conspicuas. Estas simulaban las coloraciones de *L. nigroviridis* y *L. belli*, en la localidad de Farellones (hábitat de ambas especies), donde solo existen predadores de orientación visual (rapaces). A pesar de que las tasas de depredación sufridas por ambos tipos de modelos fueron bajas, aquellos modelos de coloraciones conspicuas fueron más atacados, tanto por rapaces como por otros organismos.

Los modelos de plasticina, a diferencia de los lagartos, obviamente no tienen un componente conductual que les permita el escape, y por lo tanto, no tienen la capacidad de reducir sus tasas de depredación. Esto implica que los resultados de ataques por rapaces a los modelos de plasticina, son un indicador de la tasa máxima relativa de depredación, que tendrían ambos morfós en el sitio donde fueron realizados los experimentos. El hecho de que los modelos conspicuos y similares a *L. nigroviridis*,



fueran más atacados por rapaces indica que en este sitio L. nigroviridis sería más depredada que L. belli, en función de su coloración, sin considerar sus conductas antidepredatorias. Esto se reafirma con las mayores intensidades de depredación registradas para L. nigroviridis (ver más adelante).

De las observaciones hechas de Buteo polyosoma en esta zona de estudio, en una de ellas se observó a un individuo transportando en sus patas a un ejemplar de L. nigroviridis. Esto hace descartar la posibilidad de que los modelos conspicuos hubiesen sufrido más ataques, solo por ser elementos llamativos en el terreno, y por tanto, que solo se estuviese registrando una conducta de "curiosidad" por parte de las rapaces. Además, dado que las rapaces son predadores de orientación visual, se descarta la posibilidad de que el ataque diferencial a los modelos, sea producto de diferencias en la composición química de las plasticinas, y por lo tanto, que estas hubiesen sido atractores diferenciales para las rapaces. En cuanto a los ataques totales sufridos por ambos modelos, estos también fueron mayores en los modelos de plasticina conspicuos. Sin embargo, considerando que lagartos y ratones tienen orientación química además de la visual, no es posible descartar completamente que el mayor número de ataques hechos por estos animales (no-rapaces) a los modelos conspicuos no se deba además, a diferencias en la composición química de los pigmentos de ambos modelos. Por otra parte, este ataque diferencial sobre los modelos de plasticina, indica que distintos taxa están percibiendo como conspicuos, aquellos colores que reconocí como tales, durante las etapas de estimación de la conspicuidad de los lagartos.

**Se concluye** que los lagartos de coloraciones conspicuas tendrían mayores tasas y riesgo reales de depredación, a lo menos por parte de predadores visuales.

## B. Intensidades de depredación de las especies

La intensidad de depredación de las distintas especies fue calculada usando los datos de la frecuencia de daño en la cola y la sobrevivencia de las especies, estimada a partir del porcentaje de animales recapturados, respecto al total de animales marcados (Schoener 1979, Medel *et al.* 1990). Considerando los análisis hechos utilizando los contrastes independientes y por tanto, descontando el efecto que pudiera producir la filogenia en las relaciones entre las distintas variables, el grado de conspicuidad se correlacionó positivamente con la intensidad de depredación. Esto indica que efectivamente, como se analizó a través del uso de los modelos, las especies conspicuas tendrían mayores tasas de depredación, es decir, mayores riesgos reales de depredación. Esto se avala por diferentes estudios que indican que predadores de distintos taxa, seleccionan presas con mayor grado de conspicuidad (Smith y Watson 1972, Slagsvold *et al.* 1995, Götmark y Olsson 1997). No obstante, algunos trabajos experimentales no han detectado diferencias en las tasas de depredación de morfos con distintos colores (Simon y Barbara 1983, Olsson 1993).

El grado de la conspicuidad de las especies se relacionó positivamente con la diversidad de predadores avistados en el sitio. Endler (1978) propone que el grado de crípsis o calidad de correspondencia de un organismo con su substrato, será proporcional a la intensidad de depredación, por parte de un predador visual. Con estos antecedentes, se establece que las especies crípticas tendrían mayor riesgo potencial de depredación. Esto es relevante puesto que en este estudio solo se incluyó el efecto del número de predadores. Probablemente un índice que incorpore, diversidad, densidad y

eficiencia de depredación de cada uno de los predadores, reflejaría de una forma más adecuada, la relación entre depredación y la conspicuidad de las especies.

Otro aspecto que no fue medido en terreno, fue la complejidad de los distintos hábitats. Sin embargo, es interesante notar que la aparición de las coloraciones conspicuas ocurre en hábitats que presentan no solo menor número de predadores, sino que además tienen mayor densidad vegetal, como en El Pangué, lugar donde se colectó a *L. chiliensis* y *L. tenuis*. Estas especies normalmente son encontradas en asociación con arbustos y árboles, respectivamente (Donoso-Barros 1966). Por otra parte, en la localidad de Farellones, habitan *L. belli*, *L. leopardinus* y *L. nigroviridis*, las otras especies que presentaron grados mayores de conspicuidad. Este hábitat aun cuando no tiene una cobertura vegetal importante, presenta una alta complejidad debido a que existen numerosas piedras sueltas, lo que finalmente redundó, en un incremento en el número de refugios para estas especies. Los antecedentes indican que en hábitats más complejos se reduce la probabilidad de encuentros con predadores y por tanto también se reduce la tasa de mortalidad de las presas (Babbitt y Jordan 1996), debido a que la cobertura: a- aumenta la disponibilidad de refugios para las presas (Stein y Magnuson 1976), b- aumenta la dificultad para el desplazamiento del predador o c- disminuye la visibilidad del predador (Werner et al. 1983). En este caso, esto implica que la intensidad de selección por un depredador de orientación visual, no solo sería dependiente de la diversidad de los predadores presentes, sino que además, la complejidad del hábitat se perfila como un factor modulador de la presencia de predador. Medel et al. (1990) proponen que en lagartos *Liolaemus* no solo los atributos de las presas darían cuenta sus intensidades de depredación, sino que las características

del hábitat también serían importantes en explicar las tasas de depredación diferencial de las especies. Ambos factores, características del hábitat y a lo menos diversidad de predadores, estarían interactuando en la evolución de las coloraciones como mecanismos antidepredatorios. Un bajo número de predadores y/o una alta complejidad del hábitat, permitiría la evolución de las coloraciones conspicuas.

La evolución de coloraciones altamente conspicuas en los machos de las especies *L. tenuis* y *L. nigroviridis*, solo sería posible bajo condiciones en las cuales la presión de depredación se reduce, y probablemente, asociado a un aumento en la selección sexual por parte de las hembras. Por otra parte, las coloraciones de estas especies tienen predominio de colores azules y verde-azules. Se ha propuesto que estas coloraciones serían adaptativas, debido a que son conspicuas a corta distancia, pero mucho menos visibles a mayores distancias, esto, en comparación con colores rojos y amarillos (Arnold 1988). Nótese que los machos de algunas de las especies de *Liolaemus* estudiadas (*L. monticola*, *L. lemniscatus* y *L. nitidus*), presentan durante la época reproductiva, coloraciones rojizas en los flancos (Obs. Pers.). Estas especies cohabitan con un alto número de potenciales depredadores, por lo que la aparición de coloraciones llamativas, se restringiría a secciones específicas del cuerpo de los animales, exhibidas en las interacciones sociales. De esta forma se minimizaría la posibilidad de ser conspicuo para un depredador aéreo y visual.

Una de las variables que incorpora el índice de intensidad de depredación, es la frecuencia de daño en la cola. Algunos autores han propuesto el uso de la frecuencia de daño en la cola como un estimador de la intensidad de depredación (Schall y Pianka 1980). Bajo el supuesto de que todas las especies estudiadas en esta tesis, tienen la

misma capacidad para perder la cola (sin embargo ver Arnold 1988), es esperable una relación entre el grado de conspicuidad de las especies y la frecuencia de daño en la cola, relación que no fue encontrada. El único patrón claro es la alta frecuencia de daño en la cola observada en L. nigroviridis (91.4%). Sin embargo, L. fuscus, una especie críptica, también presenta una alta frecuencia de colas cortadas (69%). Observaciones de terreno indican que esta especie tiene una alta facilidad para perder la cola. Esto implica que la ausencia de relación entre coloración de las especies y daño en la cola es atribuible entre otras, a que no todas las especies tienen igual capacidad para perder la cola. No obstante, no es posible olvidar que el daño en la cola no solo puede ser atribuido a depredación; éste también puede ser observado a raíz de interacciones sociales (ver Arnold 1988). Finalmente, la frecuencia de colas cortadas estaría más relacionada con la ineficiencia de los predadores en la captura y consumo de una presa, teniendo los distintos predadores, distintas eficiencias de captura (Jaksic y Greene 1984, Medel et al. 1988). Por lo tanto, dado que las distintas especies no cohabitan con las mismas especies de predadores, no es posible, obtener una relación clara entre ambas variables.

La conspicuidad de las especies presentó una relación significativa con la sobrevivencia de las especies, estimadas a partir de la proporción de individuos recapturados. En Chile no existen estudios de tablas de vida de las distintas especies, con análisis de sus longevidades ni de sus tasas de mortalidad. Sin embargo, es muy probable que las distintas especies tengan distintas longevidades, y por lo tanto presenten distintas tasas de mortalidad, no atribuibles directamente a factores de depredación. Si la probabilidad de muerte después de la época de reproducción difiere

entre las especies, y considerando que las recapturas en este estudio se hicieron hacia fines de la estación de actividad, es posible que la sobrevivencia registrada esté sobrestimando el efecto de la depredación. Otro aspecto no considerado en el estudio de marcaje y recaptura, es la capacidad de migración de los individuos (o poblaciones). Los sitios no estuvieron cerrados al movimiento de los animales, y es probable que las especies tengan distintas capacidades de desplazamiento. Esto implica que animales marcados no serían recapturados, no porque hubiesen muerto por efecto de la depredación, sino que simplemente por que se hubiesen desplazado a sitios aledaños. De hecho, en la etapa de marcaje en L. nigroviridis se dio por concluida, cuando no se reclutaron nuevos individuos. Como se observa en la Tabla 1 de recaptura, pocos individuos fueron recapturados, existiendo una alta captura de nuevos individuos en la etapa de recaptura.

El análisis de la relación entre coloración e intensidad de depredación sin excluir el efecto de la filogenia, eliminando a L. nigroviridis del análisis, no mostró una correlación entre ambas variables. Con los antecedentes presentados, se pone en duda la utilidad del índice de intensidad de depredación, aun cuando los análisis filogenéticos si muestren un efecto. Probablemente, experimentos en los cuales se cierre la posibilidad de migraciones de los lagartos o se utilicen transmisores, podrían dar una mejor resolución de la intensidad real de depredación de las distintas especies.

Los resultados aquí presentados de intensidad de depredación distan bastante de las estimaciones realizadas por Medel et al. (1990). Estos autores obtuvieron comparativamente menores intensidades de depredación, que las registradas en este estudio, básicamente debido a que obtuvieron un mayor porcentaje de recaptura, y por

lo tanto, mayores sobrevivencias. Las explicaciones a estas diferencias no son claras. Sin embargo, estas podrían ser atribuidas a que Medel *et al.* (1990), utilizaron períodos más extensos de marcaje y recaptura, lo cual pudo incidir directamente en que ellos aumentaran la probabilidad de recaptura, y por lo tanto, la obtención de mayores tasas de sobrevivencia, con la consiguiente estimación de menores índices de intensidad de depredación. Considerando los valores de intensidad de depredación obtenidos por Medel *et al.* (1990) de cinco de las 10 especies estudiadas en esta tesis (*L. fuscus*, *L. lemniscatus*, *L. monticola*, *L. leopardinus* y *L. belli*), no se encontró correlación (sin exclusión del factor filogenético) de esta variable, con el color de los animales ( $r=-0.49$ ,  $P=0.44$ ). Sin embargo, Medel *et al.* (1990) no incluyeron ni a *L. tenuis* ni a *L. nigroviridis*, que son las especies que presentaron mayor conspicuidad.

Se concluye que las especies más crípticas, tienen menores intensidades de depredación, aún cuando, se discute la efectividad de este índice como evaluador real de la intensidad de depredación. Por otra parte, un mayor riesgo de depredación (número de predadores con los que cohabitan las distintas especies) se traduce en un aumento en la frecuencia de especies con coloraciones crípticas.

***¿Son comidas las lagartijas en Chile?, ¿Discriminarían los predadores a los lagartos en función de sus coloraciones ?***

Dentro del gremio de los predadores de lagartos chilenos de la zona central, se encuentran otros reptiles (*Callopistes palluma*, *Philodryas chamissonis* y *Tachymenis chilensis*), aves rapaces y el zorro *Pseudalopex culpaeus* (Donoso-Barros 1966, Jaksic *et al.* 1981, 1982). De las rapaces que consumen en mayor frecuencia lagartos destaca

Falco sparverius, con frecuencias de consumo de lagartos que van entre un 8.2% a un 29.1% (Jaksic et al. 1981, Simonetti et al. 1982, Figuera y Corales 1996). Como ya se explicó esta fue la razón por la cual en los experimentos conductuales y fisiológicos se utilizó la silueta de este rapaz.

Tanto el zorro como las aves rapaces son predadores de orientación visual teniendo visión en colores (Jacobs 1993, Bennett et al. 1994), lo cual implica que las coloraciones de los lagartos podrían ser relevantes como mecanismos antidepredatorios. Por otra parte, los antecedentes indican que tanto las rapaces como el zorro en Chile, incorporan a los lagartos en sus dietas en un bajo porcentaje (Jaksic et al. 1982). Jaksic et al. 1982 plantean que los lagartos en Chile en comparación con otros países Mediterráneos, no son consumidos en función de su abundancia, puesto que la abundancia de micromamíferos sería lo suficientemente alta como para que las rapaces consumieran preferentemente estas presas antes que lagartos. Sin embargo, es posible postular que además los mecanismos antidepredatorios de estos lagartos, estarían siendo eficientes en detener tempranamente la cadena de depredación.

Probablemente las aves sean los predadores más importantes de los reptiles (Greene 1988, Martín y López 1990, 1996), afectando la evolución de sus mecanismos antidepredatorios, debido a que son cazadores básicamente de orientación visual. Mas aún, estos predadores tendrían un mayor impacto en las poblaciones presas de reptiles, a pesar de que estos puedan constituir una pequeña fracción de la dieta, dado que tienen mayores requerimientos energéticos, en comparación con un herpetófago ectotermos (Greene 1988). Esto implica que aún cuando los antecedentes indiquen que en nuestro país las rapaces incorporan en un bajo porcentaje a los lagartos en su dieta (Jaksic et



al.1981), esto no significa que estos predadores, no constituyan una fuerza de selección importante para la evolución de mecanismos antidepredatorios en lagartos, contra predadores visuales. De hecho, bajo condiciones experimentales, en un estudio comparativo de la eficiencia en la captura de tres predadores de lagartos en Chile (Falco sparverius, Phyllodryas chamissonis y Callopistes palluma), indica que el rapaz resultó ser el predador más eficiente de los tres, capturando el 100% de las presas (lagartos) ofrecidas (Medel et al.1988). Por otra parte, el hecho de que algunos de los predadores de lagartos en Chile sean ineficientes, resulta ventajoso puesto que justamente una depredación no exitosa es la que sería necesaria para la evolución de los caracteres de los mecanismos antidepredatorios (Sih 1985).

Respecto a la dieta de las culebras Phyllodryas chamissonis y Tachymesis chilensis, ambas especies pertenecientes a la familia Colubridae, se sabe que P. chamissonis consume más lagartos que T. chiliensis (Greene y Jaksic 1992). Estudios realizados en otros Colubridos indican que aun cuando estas especies tienen orientación química para el reconocimiento de la presa, utilizan preferentemente la visión para cazar (Chiszar et al. 1981, En: Heinen 1994b, Drummond 1985, Teather 1991, Heinen 1994b), o que el reconocimiento visual es importante para el aprendizaje químico (Terrick et al. 1995). Apoyándome en la proposición de que miembros de una misma familia tendrían similitud en ciertos caracteres, es posible postular, que las culebras chilenas de la familia Colubridae, también usarían preferentemente la visión para cazar. Con estos antecedentes y considerando que P. chamissonis es el ofidio que incorpora en mayor proporción lagartos en su dieta, se realizaron algunos experimentos preliminares, tendientes a analizar si esta especie seleccionaría a su presa en función de la coloración.

El diseño consistió en colocar en un terrario un ejemplar de P. chamissonis y en forma simultánea (aunque inicialmente separados por una barrera) un macho de L. tenuis (conspicuo) y otro de L. monticola (altamente críptico). Luego de un período de habituación al terrario, se permitió el enfrentamiento del predador y sus presas, las cuales no tenían la posibilidad de refugiarse, ni de escapar. Se observó que de un total de seis experimentos, en cinco de estos la culebra atacó y consumió al macho de L. tenuis. En primera instancia estos datos indicarían que efectivamente P. chamissonis seleccionaría a su presa, en función de su coloración, y que la coloración críptica de L. monticola, sería un mecanismo antidepredatorio efectivo en reducir su depredación, en comparación con una presa conspicua como L. tenuis. Sin embargo, en estos experimentos no se cuantificó la tasa de movimientos de ambas especies, estímulo visual que también es importante en la detección de la presa (ver más adelante). Por lo tanto, si L. tenuis presentó una mayor tasa de movimientos que L. monticola, es posible que esta especie hubiese sido más atacada por la percepción de los movimientos, antes que por el color.

Los antecedentes de la dieta del Teido Callopistes palluma, otro reptil propuesto como herpetófago, son variables. Donoso-Barros (1966) lo señala como comedor de lagartos pequeños e insectos. Fuentes (1976) sugiere que sería principalmente herbívoro. Por otra parte, se ha reportado que C. palluma consume en un alto porcentaje roedores (Mellado 1982) o carroña de roedores (Simonetti y Yáñez 1984) y, finalmente Castro et al. (1991) señalan que este Teido consume básicamente insectos. En conjunto, estos antecedentes indican que C. palluma no podría ser considerado como un predador importante de lagartos. No obstante, permanece la pregunta de si podría discriminar a

sus presas por su coloración. Es decir, si las coloraciones crípticas de los lagartos podrían ser también un mecanismo antidepredatorio contra C. palluma. La única evidencia indirecta es que el Teido Cnemidophorus tigris, tiene la capacidad de discriminar colores (Benes 1969). A la luz de estos antecedentes es posible postular que aun cuando C. palluma, no incorpore con una frecuencia importante lagartos en su dieta, podrían seleccionar estas y otras presas, en función de sus coloraciones.

**En conclusión**, los antecedentes indican que los distintos predadores de los lagartos estudiados en esta tesis, podrían discriminarlos en función de sus coloraciones. Esto implica que las coloraciones de estas presas efectivamente podrían tener alguna incidencia en sus tasas de depredación.

## 2.2. Conducta

### *A- ¿Seleccionan las especies la coloración del substrato ?*

Las presas pueden minimizar el riesgo de depredación si seleccionan substratos donde se maximice la probabilidad de que un predador no las descubra. De hecho, en distintos taxa se ha reportado que las presas seleccionan substratos, donde serían menos conspicuas (i.e Gillis 1982, Mercurio *et al.* 1985, Annett 1989, Feltmate y Williams 1989, Heinen 1994b). Probablemente el estudio más clásico de la relación entre substrato utilizado y tasa de depredación de las presas, sea el ejemplo de melanismo industrial, en la mariposa Biston betularia (Kettlewell 1955, en Alcock 1993).

Supuestamente los lagartos tienen capacidad de discriminar colores (Cooper y Greenberg 1992). Además, muchos lagartos se caracterizan por presentar parches de coloraciones brillantes los que son exhibidos durante interacciones sociales (Cooper y

Greenberg 1992, Rebolledo *et al.* 1997), lo cual reafirma la proposición de visión cromática en estos organismos (Cooper y Greenberg 1992). Considerando estos antecedentes, se diseñó una arena experimental para determinar si las especies eran capaces de seleccionar algún color en particular, que les permitiera ser más crípticas. De estos resultados, se observó una asociación entre el grado de conspicuidad de las especies y la frecuencia con que estos utilizaron los substratos de coloración negra, tanto considerando el total de los datos, como aquellos registrados antes del paso de la sombra. Un substrato oscuro, específicamente el negro, puede ser visto por un lagarto como un sitio sin luz, y por lo tanto, un refugio. Estos resultados reafirman la propuesta de que las especies más conspicuas perciben mayor riesgo real de depredación. Sin embargo, después del paso de la sombra, no se observó una relación entre ambas variables. Esto puede explicarse, por el hecho de que algunas especies, como *L. nigroviridis*, *L. leopardinus* y *L. belli* seleccionaron el color azul. Estos resultados son poco claros, y solo es posible proponer que *L. nigroviridis*, selecciona un substrato similar a su propia coloración. Sin embargo, no existe una explicación de porque las otras especies también seleccionaron un substrato azul.

Por otra parte, el substrato blanco tuvo una baja frecuencia de ocupación por las distintas especies, aun cuando se observó una relación negativa entre el uso de este substrato y la conspicuidad de la especie. Estos resultados reafirman el planteamiento de que las especies de coloraciones conspicuas perciben mayor riesgo real de depredación, evitando con mayor frecuencia el uso de substratos que aumenten su conspicuidad. Posterior al paso de la sombra, también existe una relación entre la conspicuidad de las especies y el uso de este sector, incrementándose la relación entre

las variables. Sin embargo, los resultados de uso del negro y blanco, son los únicos aspectos claros respecto a la selección de substratos. Por otra parte, éstos son los únicos antecedentes respecto a la capacidad de discriminar colores, en las especies aquí estudiadas. Existen algunas evidencias de que a lo menos en los machos de *L. tenuis* la coloración del parche gular es reconocida por los conespecíficos, lo cual afectaría las interacciones entre los machos (Rebolledo *et al.* 1997).

***B- Tasas de movimientos: i- ¿Existe una relación entre la tasa de movimiento (locomoción) de las especie, antes de la presencia del predador y sus coloraciones ?***

La conspicuidad de las especies presentó una correlación positiva con la proporción de tiempo que los animales estuvieron en movimiento, antes de la exposición al predador. Esta relación se cumple con y sin exclusión del factor filogenético. Esto implica que aquellos animales más conspicuos, tienen menor actividad en una arena experimental desconocida. Los predadores no solo utilizan la coloración de las presas como un estímulo visual. El movimiento pareciera ser un gatillo aún mas importante para la selección de la presa (Synder 1975, Smith y Watson 1972, Burghardt y Denny 1983, Gluesing 1983, Heinen 1994b, Grill y Juliano 1996), ya que éste haría aumentar la conspicuidad de la presa, y por lo tanto la probabilidad de su captura (Lima y Dial 1990, Lefcort 1996). En este estudio la relación directa entre conspicuidad y movimiento indica que las especies conspicuas estarían contrarrestando el efecto de su coloración, a través de la disminución de la tasa de movimientos, a lo menos, en un "hábitat" desconocido. En otras palabras, las especies más conspicuas presentarían un mayor

grado de "preocupación" en un "hábitat" desconocido, dado que tienen mayor riesgo real de depredación.

### *ii- En presencia de un predador*

El análisis de la respuesta de las especies enfrentadas a un predador, considerando el factor filogenético, no muestra una relación significativa con la conspicuidad de las especies. Sin embargo, la eliminación de un contraste independiente, muestra claramente, que las especies con coloraciones conspicuas presenten mayor frecuencia de huida que aquellas especies de coloraciones crípticas. El contraste independiente entre *L. chiliensis* y *L. nitidus* (especies hermanas, ver Fig. 4), es el que causa que la relación entre ambas variables no sea significativa. La razón fundamental se debería a que *L. chiliensis* no huye en presencia del predador. Considerando los valores de conspicuidad de esta especie, lo esperable era que presentará mayores frecuencias de huida. Probablemente la inclusión de otros factores no medidos en esta tesis, como el tipo de hábitat donde reside *L. chiliensis*, ayudaría a entender estos resultados. Esta especie es la que presenta la mayor asociación con la cobertura vegetal. Es posible entonces que en condiciones naturales perciba menor riesgo de depredación, por la estructura de su hábitat. Bajo estas condiciones, si el hábitat es un buen refugio, y si el predador no se aproxima a los individuos, los individuos no necesitarían huir.

Por otra parte, la relación entre conspicuidad y huida muestra un efecto importante, del tipo de modelo de cambio evolutivo, dado que la significancia aumenta al utilizar el modelo de evolución especiacional. Por otra parte, utilizando árboles aleatorios, se observa que de 1000 árboles, solo 461 presentaron correlaciones

significativas al 5%, lo cual es menor de lo esperado por azar. Esto implica que en la asociación entre estas variables existe además un efecto importante de relaciones filogenéticas entre las especies. Esto podría constituir un indicador de que la asociación coloración-conducta, sea débil debido a la mayor plasticidad de la conducta.

Las especies de coloraciones conspicuas tienen mayor riesgo real de depredación, y en ausencia de un predador, en una arena experimental desconocida, estas especies seleccionan substratos-refugios, y presentan menores tasas de movimientos. Sin embargo, cuando la presencia del predador es inminente, su coloración sería lo suficientemente llamativa para que ésta *per se*, sea atractiva para los predadores. Considerando que la sobrevivencia de una presa enfrentada a un predador depende de la correcta elección de su conducta (Ducey y Brodie 1983, Lima y Dill 1990), bajo las condiciones experimentales, la huida y búsqueda de un refugio constituiría una mejor estrategia de escape para las presas conspicuas. Por otra parte, se ha planteado que una especie con coloración críptica puede "confiarse" de su coloración, pero adicionalmente deben aumentar su condición de crípsis con la inmovilidad (Lima y Dill 1990). Esta disminución de la actividad en presencia de un predador es conocida como inmovilidad, respuesta que se caracteriza por ser de corta duración, en la cual el animal permanece inmóvil cuando recibe estímulos no táctiles (presencia de un objeto extraño, llamados de advertencia de otros animales o por la aproximación de un predador). Estos estados de inmovilidad, no constituirían estados de no-respuesta, es decir, los organismos serían capaces de responder a ciertos estímulos (Greene 1988). Por otra parte, esta respuesta no debe confundirse con inmovilidad tónica, la cual se logra manipulando a los animales (Rosenmann y Morrison 1974, Boissy 1995).

### *iii- Conducta de las presas después de la presencia del predador*

Las respuestas registradas en las distintas especies posterior al paso del predador fueron, latencia y porcentaje de actividad post-sombra. La latencia constituye el tiempo que tarda la presa en reanudar su actividad en la arena experimental después del paso del predador. Utilizando los contrastes independientes y asumiendo una evolución gradual de los caracteres, se observa que no existe una asociación entre ambas variables. No obstante, al eliminar el contraste entre L. chiliensis y L. nitidus, la relación se hace positiva. En este caso, nuevamente L. chiliensis presenta una menor latencia de lo esperado en función de su coloración. Cabe hacer notar que esta relación no se encontró ni cuando los datos fueron analizados sin exclusión de la filogenia ni cuando se asumió una evolución especiacional. Si se asume una evolución gradual con la salvedad del contraste L. chiliensis y L. nitidus, la relación entre coloración y latencia, implica que aquellas especies que perciben mayor riesgo real de depredación, tardan más en recuperar su actividad. Esta propuesta concuerda con estudios que reportan que el tiempo de recuperación aumenta cuando el riesgo de depredación es mayor (Sih 1992), incluso en animales sometidos a inmovilidad tónica (Gallup 1973, Burghardt y Greene 1988, Johansson y Englund 1995). En ratas la duración del congelamiento depende de la historia previa de los animales; aquellos animales sometidos previamente a mayor estrés de depredación presentan mayor duración del congelamiento (Williams y Scott 1989).

Las presas tienden a disminuir sus movimientos en presencia del predador (Heinen 1994b, Winkelman 1996) y la disminución de la actividad puede estar en directa relación con el número de predadores (Anholt *et al.* 1996). La actividad post-sombra también presenta una relación con la coloración de las especies. Sin excluir el efecto



filogenético, la relación es próxima a la significancia, relación que cambia al eliminar a P. flagellifer del análisis. Los contrastes estandarizados, asumiendo una evolución gradual indican que existe relación entre las variables. Esto resulta interesante puesto que los primeros análisis dan cuenta de un posible efecto de las relaciones filogenéticas de los taxa. Por otra parte, con la generación de árboles aleatorios, la frecuencia de correlaciones, que fue mayor o igual al valor nominal, no difiere de lo esperado por azar. Estos resultados dejan de manifiesto la importancia de la filogenia, en el análisis de estas variables. Por otra parte, son un indicador de que las variables conductuales presentarían un grado importante de plasticidad, considerando que las relaciones posibles de encontrar, son dependientes del tipo de análisis filogenético.

El porcentaje de cambio de la actividad, no se relaciona con la coloración de las especies; esto debido a que aquellas especies mas conspicuas tuvieron siempre una menor actividad que las especies crípticas. Esto implicaría que la relación entre la actividad post-sombra y la coloración de la especie, es solo consecuencia de que las especies mas conspicuas presentaron, bajo estas condiciones experimentales tuvieron menores tasas de movimientos.

Estudios de comparaciones interpoblacionales de L. monticola, en que la variable en estudio era densidad de la población humana (potenciales predadores) demuestran que aquella que habita con una alta densidad humana, presentó una mayor frecuencia de huida frente a la sombra, tuvo mayor latencia y además una menor tasa de movimiento post-sombra. Esto fue interpretado como que la población que cohabita con humanos "percibe" mayor riesgo de depredación (Labra y Leonard 1996b). Esta interpretación es consistente con las comparaciones interespecíficas aquí presentadas.

En conclusión, las respuestas conductuales registradas en el laboratorio, considerando los análisis con exclusión del efecto filogenético, indican que hay una asociación evolutiva entre la coloración de las especies y sus respuestas conductuales. En las etapas de detección e identificación existen dos mecanismos antidepredatorios en función de la coloración de las especies: Conspicuo-huida y Crípsis-congelamiento. Las especies más conspicuas presentan menores tasas de movimientos, tienen mayor latencia, usan con mayor frecuencia substrato-refugio (color negro), y evitan con mayor frecuencia el uso de substratos que aumentan la conspicuidad (color blanco). Los resultados obtenidos antes y después de la presencia del predador indican que las especies conspicuas perciben mayor riesgo real de depredación.

#### *D- Respuesta conductual en la etapa de aproximación*

En la etapa de aproximación del predador, se observa que a mayor conspicuidad de las especies, la distancia de aproximación es mayor. Esta relación se cumple sin excluir el factor filogenético pero eliminado a *P. flagellifer* (grupo externo dentro de las especies estudiadas), o realizando los análisis con los contrastes independientes. Se ha documentado que la distancia de aproximación aumenta cuando aumenta el riesgo de depredación (Burger *et al.* 1991, Burger y Gochfeld 1993, Bulova 1994). Heatwole (1968) encuentra que especies con coloraciones más crípticas, presentan menores distancias de aproximación, es decir, toleran una mayor proximidad de un predador lo que se interpreta como que estas especies perciben menores riesgos de depredación. Considerando que la efectividad de la inmovilidad conductual depende de su duración y de las señales que el predador use para localizar su presa (Brodie 1977), si un predador

utiliza el color tanto como el movimiento como una señal para detectar a la presa, es esperable que aquellas especies más crípticas se mantengan inmóviles por mayor tiempo, posiblemente “confiando” en la condición de cripsis de su coloración.

**En conclusión,** Se reafirma que especies mas conspicuas perciben mayor riesgo real de depredación que las crípticas, permitiendo un menor acercamiento de un potencial predador.

***Correlación entre morfología y conducta: ¿Existe coevolución de estas variables ?***

El coeficiente de correlación calculado entre los contrastes independientes de dos caracteres, es una estimación de las relaciones evolutivas entre estos caracteres (Martins 1996b). La alta asociación entre la conspicuidad de las especies y las variables conductuales, excluyendo el factor filogenético, indica que existe de una coevolución entre estas variables, existiendo una presión de selección que favorecería combinaciones particulares entre estas variables. Estudios en la culebra Thamnophis ordinoides indican que los patrones de coloración tienen una correlación genética con los mecanismos antidepredatorios, por lo que se ha postulado que existe una selección que favorece combinaciones particulares de patrones de coloración y conducta antidepredatoria (Brodie 1989, 1993). Por otra parte, existen estudios en los cuales se ha determinado que la heredabilidad de los mecanismos antidepredatorios en culebras (Garland 1988, 1994 ) y de los patrones de coloración en Uta stansburiana (Guenther et al.1993), es baja. Esto sugiere que dichos caracteres han estado sujetos a una fuerte selección en el pasado, los cuales responderán lentamente a futuras selecciones. Con estos antecedentes, es posible postular que los caracteres estudiados en esta tesis, podrían

haber estado sometidos a importantes presiones selectivas, por parte de predadores de orientación visual.

Brodie (1989) propone que si la adecuación biológica de un individuo con una coloración particular depende de su conducta antidepredatoria, es esperable que individuos con diferentes asociaciones de patrones de coloración y conductas antidepredatorias, tengan adecuación biológica. Utilizando la sobrevivencia de las especies como una medida indirecta de su adecuación biológica (Forsman 1995), en este estudio se encontró una relación entre conspicuidad y sobrevivencia, lo cual en principio no apoyaría la propuesta de Brodie (1989). Así mismo, los resultados de intensidad de depredación, avalan estos planteamientos. Las especies conspicuas son mas depredadas que las crípticas. Esto indica que ambas estrategias no son igualmente eficientes en detener a un depredador. Sin embargo, sería interesante tener cuantificaciones reales de la adecuación biológica de las distintas especies. Es posible, que el éxito reproductivo de las especies conspicuas sea mayor que el de las especies crípticas. Por otra parte, en *Vipera berus* se observa que existen consecuencias opuestas en adecuación biológica (medida como sobrevivencia) de patrones de coloración en machos y hembras, lo cual ha sido interpretado como una forma de mantener el polimorfismo dentro de las poblaciones de esta especie (Forsman 1995).

***Posibles consecuencias de la diferencia en los mecanismos antidepredatorios. Riesgo real y riesgo potencial de depredación.***

En culebras los despliegues antidepredatorios muestran una correlación positiva con la velocidad de arranque (Arnold y Bennett 1984, 1988, Garland 1988, Brodie

1992). Así mismo, en Thamnophis sirtialis aquellos individuos más rápidos tienden a realizar despliegues antidepredatorios más ofensivos (Garland 1988). Comparaciones intraespecíficas de la conducta de escape de la salamandra Eurycea bislineata, indican que los individuos que huyen en respuesta a un predador, tienen mayor velocidad de locomoción que aquellos que exhiben inmovilidad frente al mismo estímulo (Dowdey y Brodie 1989). En mariposas se observa que existe una asociación negativa entre la no-palatabilidad de las especies y su habilidad para escapar (Pinheiro 1996). Estos antecedentes hacen suponer que las especies conspicuas estudiadas en esta tesis, debiesen presentar mayor velocidad de arranque o una mayor resistencia en el ejercicio, considerando que estas especies presentan con mayor frecuencia huida frente a un predador. Por otra parte, es probable que en condiciones naturales, estas especies tengan mayores tasas de movimiento. De hecho, muchas especies activas parecieran no ser crípticas, desarrollando coloraciones brillantes y llamativas, las cuales presumiblemente están asociadas a interacciones sexuales (Magnusson 1996). Así mismo, Smith y Watson (1972) plantean que las coloraciones crípticas son más seguras cuando un animal no se mueve y esta coloración adaptativa, como mecanismo antidepredatorio, sería mas efectiva en especies que permanecen una parte substancial de su presupuesto diario de actividad, inmóviles.

Esto último pareciera contradecir las menores tasas de movimiento observadas antes de la presencia del predador. Sin embargo, como ya se planteó, esta contradicción se debería a diferencias ambientales en los que se realizaron los distintos trabajos. En condiciones naturales la aparición de coloraciones conspicuas, probablemente asociadas a selección sexual, pueden implicar una mayor tasa de movimiento de los animales. Por

otra parte, la evolución de las coloraciones conspicuas en este estudio estaría asociada a menor riesgo potencial de depredación, es decir, ocurre en hábitats con menor número de predadores o bien en hábitats más complejos. Sin embargo, bajo condiciones desconocidas el riesgo real de depredación, dada las características inherentes de los organismos (coloraciones llamativas), inducen a cambios conductuales, lo que se refleja en menores tasas de movimientos.

A la luz de estos planteamientos, dos conceptos son relevantes, riesgo potencial y riesgo real de depredación. En condiciones naturales, una mayor diversidad de predadores favorecería la evolución de las coloraciones crípticas como mecanismos antidepredatorios. Esto constituye un riesgo potencial de depredación. Sin embargo, las especies conspicuas tienen un mayor riesgo real de depredación, dadas sus características inherentes de coloraciones llamativas.

### **2.3. Fisiología**

#### ***Antecedentes generales***

Los estudios que analizan los mecanismos antidepredatorios desde una perspectiva fisiológica, son prácticamente inexistentes. De hecho Greene (1988) en una extensa revisión de los mecanismos antidepredatorios en reptiles, plantea que uno de los grandes desafíos en el estudio de los mecanismos antidepredatorios, es la elucidación de los fenómenos fisiológicos y conductuales subyacentes en las modificaciones adaptativas. En trabajos más recientes, Cooper y Greenberg (1992) reconocen que la influencia del color de los reptiles en conductas no-sociales es poco conocido, particularmente desde una perspectiva fisiológica.

### *A. Frecuencia respiratoria*

Los resultados de frecuencia respiratoria, analizados en función del cambio en esta variable durante y después del paso de la sombra, y considerando las mediciones iniciales como condición basal, indican por una parte que existe una relación positiva entre la coloración de las especies y el cambio de la frecuencia respiratoria durante el paso de la sombra. Esto implica que las especies de coloraciones más crípticas tienden a disminuir su frecuencia respiratoria, mientras que aquellas especies conspicuas no presentan disminuciones significativas en esta variables. Posterior al paso de la sombra, también se observa una relación positiva entre las variables. Todas las especies incrementan su frecuencia respiratoria después de la sombra, sin embargo, a mayor conspicuidad de las especies, se observa un mayor aumento en la frecuencia respiratoria.

En humanos se ha reportado que las emociones básicas pueden ser descritas en función de los cambios en los patrones de la respiración, siendo la característica del miedo, una disminución de la frecuencia respiratoria (Bloch *et al.* 1991). En primera instancia, esta comparación permitiría proponer que en presencia del predador, la conspicuidad de la especie esta inversamente relacionada con el "susto" que podrían experimentar los individuos. Las especies crípticas presentan mayores disminuciones de la frecuencia respiratoria. En este caso, el congelamiento conductual observado en la arena experimental, tiene asociada una respuesta de congelamiento fisiológico. Sin embargo, si el miedo en animales tiene dos posibles expresiones huida o inmovilidad (Archer 1976, Boissy 1995), y considerando que las especies mas conspicuas tienden a huir, resulta inesperado, que durante el paso de la sombra, estas especies no aumenten significativamente su frecuencia respiratoria (en relación a la condición inicial). Por otra

parte, la frecuencia respiratoria después de la sombra tiende a ser significativamente mayor en las especies conspicuas que en las crípticas. Estas últimas, básicamente presentan una frecuencia respiratoria similar a la condición inicial (ver resultados parte I).

La huida de los lagartos depende básicamente del metabolismo anaeróbico (Bennett 1980). De hecho, la anaerobiosis juega un papel significativo, durante los estados iniciales de la actividad y en ejercicio intensivo (Bennett 1983). Esto podría implicar que la huida observada en las especies conspicuas en la arena experimental, no se refleje en un aumento de la frecuencia respiratoria durante el ejercicio (huida) y presencia del predador. En las condiciones experimentales bajo las cuales se realizaron las mediciones fisiológicas, los animales no tuvieron la capacidad de huir, sin embargo, independiente de esto es posible postular una probable alza del metabolismo anaeróbico, particularmente en *L. nigroviridis* y *L. tenuis*. En la salamandra *Plethodon jordani*, se registra un aumento considerable en la concentración de lactatos durante la presencia con su predador natural, la que puede alcanzar cifras superiores a un 85%, en relación a la condición de reposo (Feder y Arnold 1982).

Si efectivamente las especies conspicuas presentan un aumento de su metabolismo anaeróbico durante la presencia del predador, el registro de un aumento de la frecuencia respiratoria después de la sombra, respondería a un incremento en el metabolismo aeróbico, tendiente a pagar el gasto de un incremento en el metabolismo anaeróbico durante la presencia del predador. Estos antecedentes hacen postular que efectivamente las especies más conspicuas utilizarían fundamentalmente un metabolismo anaeróbico



durante la huida, no reflejándose en una alza de la frecuencia respiratoria durante la sombra.

Desafortunadamente, no existen otros antecedentes en lagartos respecto a determinaciones fisiológicas asociadas a las etapas de detección e identificación de la cadena de depredación. Se han registrado disminuciones de la frecuencia respiratoria en Iguana iguana, cuando los individuos son sometidos a manipulación (Prestrude y Crawford 1970). Sin embargo, estos registros corresponden a lo que sucede en la etapa de subyugación, de la cadena de depredación.

#### ***B- Duración e intensidad del evento respiratorio***

El cambio de la duración del evento respiratorio durante el paso de la sombra, no tuvo una relación significativa con la coloración de las especies, esto, cuando se hizo el análisis con contrastes independientes y asumiendo una evolución gradual de los caracteres. Sin embargo, después de la sombra, este cambio tuvo una relación negativa con la coloración de las especies. Esto implica que aquellas especies más conspicuas tuvieron una mayor disminución de la duración del evento respiratorio. Esto probablemente es consecuencia del aumento en la frecuencia respiratoria. Debe descartarse que estas dos variables no siempre se encuentran relacionadas, como lo indicaron los análisis intraespecíficos.

La intensidad de la respiración tuvo una relación negativa con la coloración de las especies tanto durante como después de la sombra. Esto implica que en ambas situaciones, los animales presentan una menor amplitud de su respiración, en relación a

la condición inicial, siendo las especies más conspicuas las que presentan las mayores disminuciones en la intensidad del ciclo respiratorio.

### *Conclusiones de las determinaciones fisiológicas*

La presencia de un predador afecta no solo la conducta de las especies, sino que además existen cambios respiratorios y con seguridad cardiovasculares (Dawson 1960, Rosenmann y Morrison 1974), los cuales se relacionan con la conspicuidad de las especies. La disminución de la frecuencia respiratoria en las especies crípticas durante la sombra, además de constituir un congelamiento fisiológico, le permitiría a estas especies disminuir movimientos que pueden ser una señal utilizable por un predador en la detección de la presa. En peces de respiración aérea se ha observado que estos disminuyen su frecuencia respiratoria en presencia del predador (Wolf y Kramer 1987). Sin embargo, para estos peces, disminuir los movimientos respiratorios resultaría en una disminución de los movimientos en el agua, por lo que serían menos perceptibles para un predador de orientación visual. No obstante, existen evidencias de disminuciones de la frecuencia respiratoria en presencia de un predador natural, en otros grupos, como los mamíferos (Rosenmann y Morrison 1974). Para el caso de los lagartos estudiados en esta tesis, si un predador de orientación visual es capaz de utilizar los pequeños movimientos respiratorios como un estímulo adicional de la presencia de una presa, el hecho de que las especies de coloraciones crípticas, disminuyan su frecuencia respiratoria y no presenten cambios significativos en relación a la condición inicial en la intensidad de la respiración durante el paso de la sombra, permitiría a estos animales disminuir los estímulos visuales de su presencia frente a un predador.

La temperatura corporal de los animales puede modificar la frecuencia respiratoria (Templeton 1960). En este estudio todos los animales fueron medidos a la misma temperatura. Por otra parte, las especies utilizadas tienen las mismas temperaturas corporales preferenciales (Labra 1996, datos no pub.), por lo que las diferencias no debieran estar sesgadas por este factor. Por otra parte, los análisis se hicieron considerando el cambio en las variables respiratorias, antes que usando los valores absolutos.

Aun cuando, las determinaciones fisiológicas no se realizaron bajo las mismas condiciones experimentales que las determinaciones conductuales, debido a que el movimiento de los animales impidió obtener registros respiratorios claros, los resultados fisiológicos son consistentes con los resultados conductuales. Un posible sesgo que pudieran presentar los resultados fisiológicos, es el hecho de que estos experimentos fueron siempre realizados después de los experimentos conductuales. Esto eventualmente pudo haber inducido a que los animales presentaran una habituación a la sombra. Sin embargo, esto queda descartado considerando en detalle los resultados fisiológicos. Los distintos individuos fueron sometidos a tres mediciones respiratorias consecutivas, con intervalos de 20 minutos. Las comparaciones de las tres variables entre las tres mediciones consecutivas, no indicaron diferencias significativas, en ninguna de las especies. Es decir, no hubo ni aumento ni disminución de los valores de las distintas variables. Por lo tanto, los animales no sufrieron ni una habituación a la sombra ni un aumento en la reactividad. Dado entonces, que no hubo diferencias entre las mediciones entre los registros, fue posible obtener un valor promedio de cada individuo por variable. Considerando entonces, que no existió un cambio fisiológico producto de

un enfrentamiento constante con el predador, es poco probable que animales que días antes se enfrentaron a la presencia del predador (experimentos conductuales), tuvieran un cambio significativo de sus respuestas fisiológicas, producto de la experiencia previa. Por otra parte, considerando que ninguna de las especies presentó cambios en la respuesta fisiológicas producto de los enfrentamientos consecutivos, no cabe más que proponer que la susceptibilidad de las distintas especies, es similar.

**En conclusión**, es posible proponer que existe una relación entre la conspicuidad de las especies, y los cambios respiratorios experimentados durante y después del paso del depredador. El aspecto más relevante, es que las especies crípticas tienden a disminuir su frecuencia respiratoria durante el paso de la sombra, mientras que las especies conspicuas, tienden a aumentar su frecuencia respiratoria después del paso de la sombra.

#### *Antecedentes hormonales involucrados en las respuestas de estrés*

Aun cuando, en esta tesis no se realizaron determinaciones hormonales, resulta interesante analizar cuales son las respuestas hormonales involucradas en de estrés. El primer mediador hormonal involucrado en este tipo de respuestas, sería la corticosterona. En Urosaurus ornatus la concentración de corticosterona aumenta y la de testosterona disminuye en una situación de estrés (Moore et al.1991). Después de interacciones entre machos en lagartos, los machos menos agresivos muestran una elevación de corticosterona y una disminución de testosterona (Knapp y Moore 1996). Por otra parte, en líneas genéticas de codornices seleccionadas para alto y bajo estrés (en relación a la producción de corticosterona) sometidas a un ambiente estresante, se

observa que la línea de bajo estrés inicia movimientos antes que la línea de alto estrés (Jones *et al.* 1992). Estos resultados podrían ser homologables a una comparación de especies conspicuas y crípticas. Aquellas especies conspicuas estarían normalmente sometidas a mayor estrés (dada la condición natural de su coloración), siendo también probable que estas especies presenten mayores concentraciones de corticosterona, durante las situaciones de estrés, en comparación con especies de coloración críptica.

Bajo el supuesto que las especies conspicuas son más susceptibles al estrés, la liberación de mayor cantidad de corticosterona en una situación estresante, sería ventajoso, ya que estas hormonas favorecen la liberación de glucosa a la sangre. Dado que estas especies huyen en presencia de un predador, y como ya se planteó, es altamente probable que se use un metabolismo anaeróbico (el cual es más costoso, dado su bajo rendimiento en comparación con un metabolismo aeróbico), sería favorable para estas especies, el contar con una mayor disponibilidad de glucosa.

### *Evolución de los caracteres*

En relación a los antecedentes sobre los mecanismos antidepredatorios en reptiles, Greene (1988) indica que la coloración críptica en reptiles, sería un carácter ancestral usualmente asociado a conductas que faciliten el efecto de camuflaje, específicamente la inmovilidad de los individuos que perciben a un predador en la cercanía (i.e. Van Damme *et al.*, 1990). Los resultados presentados hasta aquí son consistentes con estas proposiciones. Considerando la propuesta filogenética de las especies aquí estudiadas, es posible observar que aquellas que presentan los mayores grados de conspicuidad, no están relacionadas filogenéticamente. De hecho las asociaciones entre las especies en

función de los caracteres estudiados en esta tesis (Fig. 16), distan de las relaciones filogenéticas de las especies. Las especies conspicuas, por lo tanto, presentarían un paralelismo en lo que respecta a la aparición del carácter conspicuidad. Por otra parte, la característica de coloración críptica, existe en *P. flagellifer*. Considerando que esta especie corresponde al grupo externo de las especies de *Liolaemus* estudiadas en esta tesis, se reafirma la propuesta de que las coloraciones crípticas, serían ancestrales. Las especies con mayores grados de conspicuidad, tienen en común residir en hábitats donde los predadores están en menor número o son hábitats mas protegidos. Como ya se planteó, es el uso de estos hábitats lo que favorecería la evolución de las coloraciones más conspicuas, y probablemente, una disminución del riesgo potencial de depredación, permita que la selección sexual opere.

Por otra parte, las variables fisiológicas, bajo cualquier análisis, presentaron una estrecha asociación con la conspicuidad de las especies, condición que no siempre fue encontrada en la relación entre conspicuidad y conducta, y como se planteó anteriormente, estas diferencias podrían dar cuenta de la mayor labilidad de la conducta a las condiciones ambientales. Esto se reafirma con el planteamiento de que la conducta es mas lábil que la fisiología, y esta a su vez, que la morfología (Waterman 1975).

*¿ Por que existe una estrecha asociación entre la depredación y la coloración de las especies, si ambos grupos de organismos tendrían estrategias que tienden a minimizar la depredación ?*

Ambas estrategias crípsis-congelamiento fisiológico y conductual y conspicuidad huida y mantención de la respiración, serían igualmente eficientes en las etapas tempranas de la depredación. Sin embargo, la conspicuidad, a pesar de coevolucionar con respuestas conductuales y fisiológicas que minimizarían los riesgos de depredación, aumenta la probabilidad de que la presa sea detectada, y consecuentemente hay un mayor riesgo real de depredación. Propongo, que este aumento en la probabilidad de detección es el que estaría dando cuenta del aumento en la depredación, lo cual implica un análisis de la etapa de consumo de la depredación.

## **CONCLUSIONES**

Si se considera que la selección natural favorecería a aquellos animales que minimicen el riesgo de mortalidad por depredación, evitando su detección y captura por parte de predadores (Endler 1991, Lima y Dill 1990) y por otra parte, dado que la selección natural actúa sobre los individuos como un todo y no sobre caracteres particulares, se reafirma el postulado inicial de una coevolución de las variables conductuales, morfológicas y fisiológicas. La coloración críptica y las variables conductuales y fisiológicas asociadas, evolucionan en condiciones de mayor riesgo potencial de depredación, esto es, un mayor número de predadores.

## Respuestas a las hipótesis de trabajo

*1. Si los organismos responden como un todo a la presión de selección que constituye la depredación, se espera una respuesta integral de los organismos presa, incluyendo aspectos fisiológicos, morfológicos y conductuales. En un contexto evolutivo, se espera que la coloración críptica tenga una asociación evolutiva con una inmovilidad conductual. Esta crípsis morfo-conductual debiese además relacionarse, con un aumento en la actividad del sistema nervioso parasimpático, reflejado en disminuciones de algunas funciones fisiológicas (congelamiento).*

Las presas responden integralmente a la presión de selección constituida por la depredación. Los resultados fundamentales indican que existe una asociación evolutiva entre las respuestas a distintos niveles de organización, implicadas en las defensas. Se observa que existen dos estrategias antidepredatorias, mostradas en presencia del depredador:

a. Coloración críptica - congelamiento conductual - congelamiento fisiológico

(Frecuencia respiratoria)

b. Coloración conspicua - huida - ausencia de cambio respiratorio

Esto implica que la depredación actúa como una presión de selección, favorece combinaciones particulares de patrones de coloración y respuestas conductuales y fisiológicas.



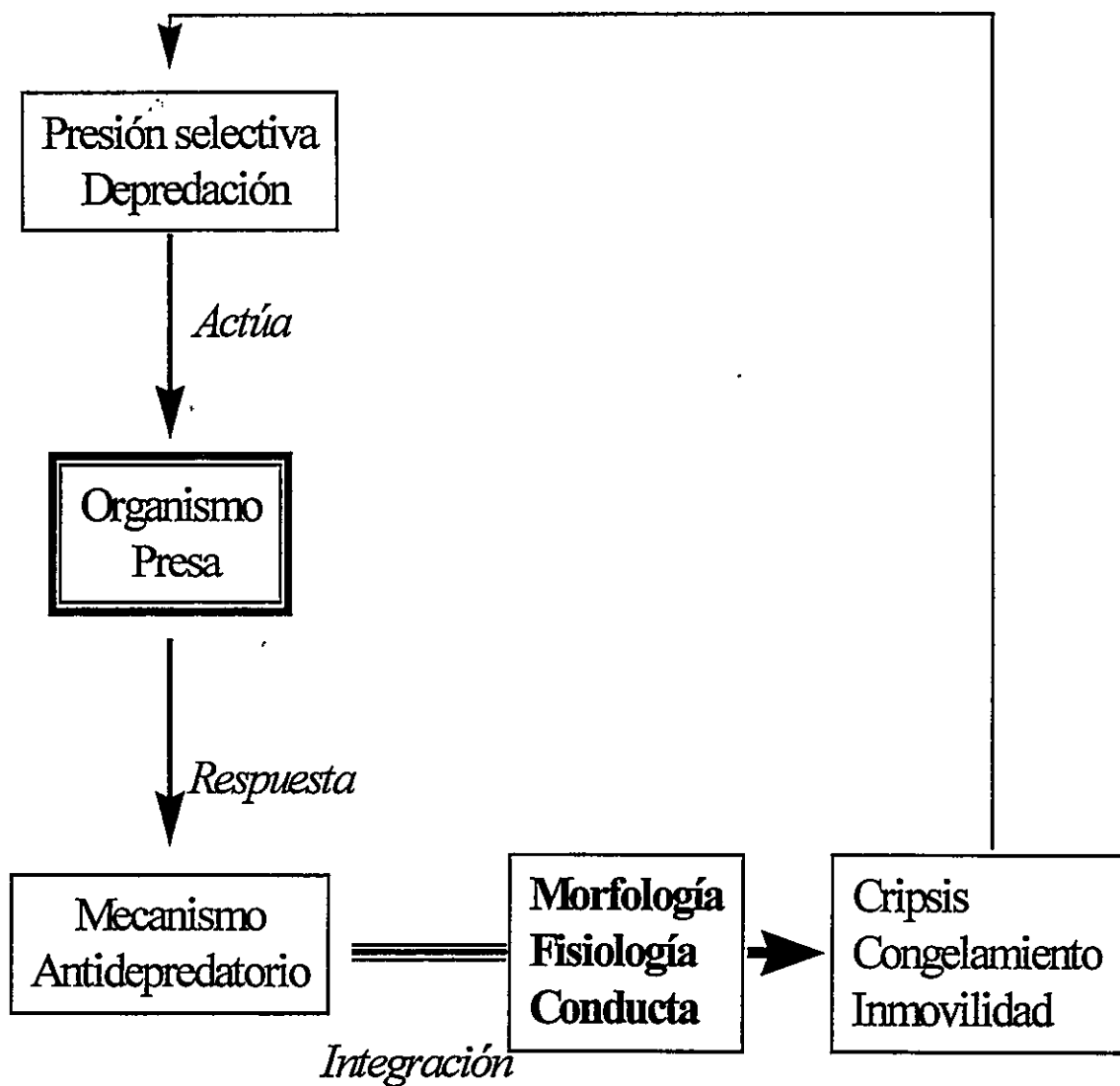
***2. Si la presión de depredación por parte de predadores visuales constituye una fuerza selectiva para la evolución de las coloraciones crípticas, se espera una relación inversa entre riesgo de depredación y las coloraciones crípticas.***

Existe una relación positiva entre ambas variables, lo que implica que el riesgo de depredación estaría afectando la evolución de los patrones de coloración de los organismos. Las coloraciones crípticas evolucionan bajo una alta presión potencial de depredación, mientras que las coloraciones conspicuas evolucionarían en condiciones de menores riesgos de depredación.

***3. Si la coloración constituye un mecanismo antidepredatorio eficaz, se espera que aquellas especies que presenten coloraciones crípticas, tengan menores intensidades de depredación.***

Existe una relación inversa entre intensidad de depredación y conspicuidad de las especies, esto implica que aquellas especies más conspicuas son más depredadas que las de coloración críptica. Sin embargo, es importante notar que las especies de coloraciones crípticas habitan bajo mayor riesgo potencial de depredación. Este riesgo potencial sería el factor determinante de la evolución de estas coloraciones. Por otra parte, las especies conspicuas tienen un mayor riesgo real de depredación, aun cuando residen bajo menor riesgo potencial de depredación.

Las conclusiones fundamentales han sido resumidas en la Fig. 26.



**Fig. 26.** Diagrama de la relación entre depredación y los mecanismos antidepredatorios.

## BIBLIOGRAFIA

- Alcock, J. 1993. *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, INC. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Annett, C. 1989. Differential predation on colour morphs of the Midas cichlid, Cichlasoma citrinellum. *Anim. Behav.* 37: 935-942.
- Anholt, B.; Skelly D. y Werner E. 1996. Factor modifying antipredator behavior in larval toads. *Herpetologica* 52: 301-313.
- Archer, J. 1976. Testosterone and fear behavior in male chicks. *Physiol. Behav.* 17: 561-564.
- Arnold, E. 1988. Caudal autotomy as a defense. *En: C. Gans y R. Huey (eds), Biology of Reptilia Vol. 16.* pp. 235-273. Alan R. Liss, Inc., New York.
- Arnold, S. 1983. Morphology, performance and fitness. *Amer. Zool.* 23:347-361.
- y Bennett, A. 1984. Behavioral variation in natural populations. III Antipredator displays in the garter snake Thamnophis radix. *Anim. Behav.* 32: 1108-1118.
- y ——— 1988. Behavioral variation in natural populations. V. Morphological correlates of locomotion in the garter snake Thamnophis tadix. *Biol. J. Linn. Soc.* 34: 175-190.
- Babbitt, K. y Jordan, F. 1996. Predation on Bufo terrestris tadpoles: effects of cover and predation identity. *Copeia* 1996: 485-488.
- Baum, D. y Larson, A. 1991. Adaptation reviewed: a phylogenetic methodology for studying character macroevolution. *Syst. Zool.* 40: 1-18.
- Bauwens, D. y Thoen, C. 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard Lacerta vivipara. *J. Anim. Ecol.* 50: 733-743.
- Begon, M.; Harper, J. y Townsend, C. 1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications. London.
- Bellairs, A. y Bryant, S. 1985. Autotomy and regeneration in Reptiles. *En: C. Gans y F. Billet (eds), Biology of Reptilia, Vol. 15 (B),* pp. 301-410. Wiley, New York.

- Benes, E. 1969. Behavioral evidence for color discrimination by the whiptail lizard, Cnemidophorus tigris. *Copeia* 1969: 707-722.
- Bennett, A.F. 1983. Ecological consequences of activity metabolism. *En*: R. Huey, E. Pianka y TW Schoener (eds.), *Lizard Ecology. Studies of a Model Organism*. pp 11-23. Harvard University Press. Cambridge.
- Bennett, A.T.; Cuthill, I.C. y Norris, K.J. 1994. Sexual selection and the mismeasure of color. *Amer. Nat.* 144: 848-860.
- Bloch, S.; Lemeignan, M. y Aguilera, N. 1991. Specific respiratory patterns distinguish among human basic emotions. *Int. J. Psychophysiol.* 11: 141-154.
- Bock, W, 1980. The definition and recognition of biological adaptation. *Amer. Zool.* 20: 217-27.
- Boice, R. y Williams, R. 1971. Delay in onset of tonic immobility in Rana pipiens. *Copeia* 1971: 747-749.
- Boissy, A. 1995. Fear and fearfulness in animals. *Quart. Rev. Biol.* 70: 165-191.
- Braña, F. 1993. Shifts in body temperature and escape behaviour of female Podarcis muralis during pregnancy. *Oikos* 66: 216-222.
- Brodie, E.D. Jr 1977. Salamander antipredator postures. *Copeia* 1977 : 523-535.
- ; Formanowicz Jr, D. y Brodie III, E.D. 1991. Predator avoidance and antipredator mechanism: distinct pathways to survival. *Eth. Ecol. & Evol.* 3 : 73-77.
- Brodie III, E.D. 1989. Genetic correlations between morphology and antipredator behaviour in natural populations of garter snake Thamnophis ordinoides. *Nature* 342: 542-543.
- 1992. Correlational selection for color pattern and antipredator behavior in garter snake Thamnophis ordinoides. *Evolution* 46: 1284-1298.
- 1993. Consistency of individual differences in anti-predator behaviour and colour pattern in the garter snake, Thamnophis ordinoidis. *Anim. Behav.* 45: 851-861.
- y Janzen, F. 1995. Experimental studies of Coral snake mimicry: generalized avoidance of ringed snake pattern by free-ranging avian predators. *Funct. Ecol.* 9: 186-190.

- y Moore, A. 1995. Experimental studies of coral snake mimicry: do snakes mimic millipedes ?. *Anim. Behav.* 49: 534-536.
- Brooks, D. y McLennan, D. 1991. Phylogeny, ecology and behavior. A research program in comparative biology. The University of Chicago Press. Chicago, London.
- Bulova, S. 1994. Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. *Copeia* 1994: 980-992.
- Burger, J. y Gochfeld, M. 1993. The importance of human face in risk perception by black iguanas, Ctenosaura similis. *J. Herptol.* 27: 426-430.
- ; Gochfeld, M. y Murray, B. 1991. Role of a predator's eye size in risk perception by basking black iguana, Ctenosaura similis *Anim. Behav.* 42: 471-476.
- Burghardt, G. y Denny, D. 1983. Effects of prey movement and prey odor on feeding in garter snakes. *Z. Tierpsychol.* 62: 329-347.
- y Greene, H. 1988. Predator simulation and duration of death feigning in neonate hognose snake. *Anim. Behav.* 36: 1842-1843.
- Burian, R. 1992. Adaptation: historical perspective. *En:* E. Fox y E. Lloyd (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*. Harvard University Press.
- Burley, N. y Coopersmith, C. 1987. Bill color preferences of zebra finches. *Ethology* 76: 133-151.
- Carothers, J. 1987. Aspects of the ecology of lizards of the genus Liolaemus in the Central Chilean Cordillera. PhD Diss. Doctoral. University of California, Berkeley.
- Castilla, A. y Labra, A. 1988. Predation and spatial distribution of the lizard Podarcis hispanica atrata: an experimental approach. (*Act. Oecol.*)
- Castro, S.; Jimenez, J. y Jaksic, F. 1991. Diet of the Racerunner Callopistes palluma in Noth-central Chile. *J. Herpetol.* 25:127-129.
- Chiszar, D.; Taylor, S.; Radcliffe, C.; Smith, H. y O'Connell, B. 1981. Effects of chemical and visual stimuli upon the chemosensory searching by garter snake and rattlesnake. *J. Herpetol.* 15: 415-424.

- Cooper, W. y Greenberg, N. 1992. Reptilian coloration and behavior. *En*: C. Gans y D. Crews (eds.). *Hormones, Brain, and Behavior. Biology of Reptilia*. Vol. 18 E. pp 298-422. University Of Chicago Press. Chicago.
- Crowley, S. y Pietruska, R. 1983. Aggressiveness and vocalization in the leopard lizard (Gambelia wislizennii): the influence of temperature. *Anim. Behav.* 31: 1055-1060.
- Dawson, W. 1960. Physiological responses to temperature in the lizard Eumeces obsoletus. *Physiol. Zool.* 33: 87-104.
- Díaz-Urriarte, R. y Garland, T. 1996. Testing hypothesis of correlated evolution using phylogenetically independent contrast: sensitivity to deviation from brownian motion. *Syst. Biol.* 45: 27-47.
- Dodd, K. 1993. The effects of Toeclipping on sprint performance of the lizard Cnemidophorus sexlineatus. *J. Herpetol.* 27: 209-213.
- Donoso-Barros, R. 1966. Reptiles de Chile. Ediciones Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Dowdey, A. y Brodie, E.D. 1984. Antipredator strategies of salamanders: individual and geographical variation in responses of Eurycea bislineata to snakes. *Anim. Behav.* 38: 707-711.
- Drummond, H. 1985. The role of vision in the predatory behavior of natricine snakes. *Anim. Behav.* 33: 206-215.
- Ducey, P. y Brodie Jr, E.D. 1983. Salamanders respond selectively to contacts with snakes : survival of alternative antipredator strategies. *Copeia* 1983: 1036-1041.
- Eckert, R.; Randall, D. y Augustine, G. 1991. *Fisiología animal: mecanismos y adaptaciones*. Interamericana. McGraw-Hill. España.
- Endler, J. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evol. Biol.* 11: 319-364.
- 1986. Defense against predators. *En*: M. Feder y G. Lauder (eds.). *Predator-Prey Relationships. Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates*. Pp 109-134. The University of Chicago Press. Chicago.
- 1987. Predation, light intensity and courtship behavior in Poecilia reticulata (Pisces : Poeciliidae). *Anim. Behav.* 35 : 1376-1385.

- 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal color patterns. *Biol. Jour. Linnean. Soc.* 41: 315-352.
- 1991. Interaction between predators and prey. *En: J. Krebs y N. Davis (eds). Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach.* Blackwell Scientific, Oxford.
- 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *Amer. Nat.* 139S:126-153.
- Etheridge R. 1995. Redescription of Ctenoblepharys adspersa Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *Amer. Mus. Nat. Hist.* 3124. 34 pp.
- Evans, C.; Macedonia, J. y Marler, P. 1993. Effects of apparent size and speed on the response of chickens, Gallus gallus, to computer-generated simulations of aerial predators. *Anim. Behav.* 46:1-11.
- Falconer, D. 1972. *Introduction to Quantitative Genetics.* The Ronald Press Company, New York.
- Feder, M. y Arnold, S. 1982. Anaerobic metabolism and behavior during predatory encounters between snakes (Thamnophis elegans) and salamanders (Plethodon jordani). *Oecologia* 53: 93-97.
- y Lauder, G. 1986. *Predator-Prey Relationship: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates.* Univ. Chicago Press. Chicago.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Amer. Nat.* 125: 1-15.
- Feltmate, B. y Williams, D. 1989. A test of crypsis and predator avoidance in stonefly Paragnetia media (Plecoptera: Perlidae). *Anim. Behav.* 37: 992-999.
- Figueroa, R. y Corales, E. 1996. Conducta de crianza del cernicalo (Falco sparverius) en el sur de Chile. III Jornadas de Etología y I Encuentro Chileno Frances de Sociobiología. Univ. Mayor, Santiago, Chile.
- Forman, A. 1995. Opposing fitness consequences of colour pattern in male and female snakes. *J. Evol. Biol.* 8 : 53-70.
- Frost, D. y Etheridge, E. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata) : *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 81: 1-65.

- Fuentes, E. 1976. Ecological convergence of lizards communities in Chile and California. *Ecology* 57: 3-17.
- y Cancino, J. 1979. Rock-ground patchiness in a simple Liolaemus lizard community. *J. Herpetol.* 135: 343-350.
- Gallup, G. 1973. Simulated predation and tonic immobility in Anolis carolinensis. *Copeia* 1973: 623-624.
- Gans, C. y Huey, R. 1988. *Biology of Reptilia. Defense and life history.* Vol. 16B. Alan R. Liss, INC., New York.
- Garland, T. 1988. Genetic basis of activity metabolism. I. Inheritance of speed, stamina, and antipredator displays in the garter snake Thamnophis sirtialis. *Evolution* 42: 335-350.
- 1994. Quantitative genetics of locomotor behavior and physiology in a Garter snake. *En: C. Boake (ed). Quantitative Genetic Studies of Behavioral Evolution.* Pp 51-277. Univ. Chicago Press. Chicago.
- y Adolph, S. 1994. Why not to do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiol. Zool.* 67: 797-828.
- ; Harvey, P. y Ives, A. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrast. *Syst. Biol.* 41: 18-32.
- Gillis, J. 1982. Substrate colour-matching cues in the cryptic grass-hopper Circotetix rabula rabula (Rehn y Hebard). *Anim. Behav.* 30:113-116.
- Gittleman, J. y Kot, M. 1990. Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Syst. Zool.* 639:227-241.
- y Luh, H. 1992. On comparing comparative methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 383-404.
- Gluesing, E. 1983. Collared lizard predation: the effects of conspicuous morphology and movement. *Copeia* 1983: 835-837.
- Götmark, F. y Olsson, J. 1997. Artificial colour mutation: do red-painted tits experience increased or decreased predation?. *Anim. Behav.* 53: 83-91.
- Gould, S. y Vrba, E. 1982. Exaptation-A missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.



- Greene, H. 1988. Antipredator mechanism in reptiles. *En: C. Gans y R. Huey (eds.). Biology of reptilia. Vol. 16. Pp 1-150. Alan R. Liss, Inc., New York.*
- y Jaksic, F. 1992. The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, Philodryas chamissonis and Tachymenis chiliensis (Colubridae). *Rev. Chil. Hist. Nat. 65 : 485-493.*
- Grill, Ch. y Juliano, S. 1996. Predicting species interactions based on behaviour : predation and competition in container-dwelling mosquitoes. *J. Anim. Ecol. 65: 63-76.*
- Guenther, M.; Ferguson, G.; Snell, H. y Snell, H, 1993. The variation and genetic basis of dorsal color patterns in the desert side-blotched lizards, Uta stansburiana stejnegeri. *J. Herpetol. 27: 199-205.*
- Harvey, P. 1996. Phylogenies for ecologists. *J. Anim. Ecol. 65: 255-263.*
- y Nee, S. 1993. New uses for new phylogenies *European review 1: 11-19.*
- y Pagel, M. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology. Oxford Univ. Press, Oxford, England.*
- ; Read, A. y Nee, S. 1995. Why ecologists need to be phylogenetically challenged. *J. Ecol. 83: 535-536.*
- Heatwole, H. 1968. Relationship of escape behavior and camouflage in Anoline lizards. *Copeia 1968: 109-113.*
- Heinen, J. 1994a. The significance of color change in newly metamorphosed American toads (Bufo a. americanus). *J. Herpetol. 28: 87-93.*
- Heinen, J. 1994b. Antipredator behaviour of newly metamorphosed American toads (Bufo a. americanus), and mechanism of hunting by eastern garter snakes (Thamnophis s. sirtialis). *Herpetologica 50: 137-145.*
- Hertz, P.; Huey, R. y Nevo, E. 1982. Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Anim. Behav. 30: 676-681.*
- Huey, R. 1987. Phylogeny, history, and the comparative method. *En: M. Feder, A. Bennett, W. Burggren y R. Huey (eds.). New Directions in Ecological Physiology. pp 76-98. Cambridge Univ. Press, Cambridge.*

- ; Dunham, A.; Overall, K. y Bewman, R. 1990. Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizards Sceloporus merriani. *Physiol. Zool.* 63: 845-872.
- Hughes, R. 1979. Optimal diets under the energy maximization premise: the effects of recognition time and learning. *Amer. Nat.* 113: 209-221.
- Jacobs, G. 1993. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biol. Rev.* 68: 413-471.
- Jaksic, F. y Nuñez, H. 1979. Escaping behavior and morphological correlates in two Liolaemus species of central Chile (Lacertilia: Iguanidae). *Oecologia* 42: 119-122.
- y Greene, H. 1984. Empirical evidence of non-correlation between tail loss frequency and predation intensity on lizards. *Oikos* 42: 407-412.
- ; Greene, H.; Schwenk, K. y Seib, R. 1982. Predation upon reptiles in mediterranean habitats of Chile, Spain and California: a comparative analysis. *Oecologia* 53: 152-159.
- ; Greene, H. y Yañez, J. 1981. The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia* 49: 21-28.
- Jackson, J.; Ingram, W. y Campbell, W. 1976. The dorsal pigmentation pattern of snakes as an antipredator strategy: a multivariate approach. *Am. Nat.* 110: 1029-1053.
- Janzen, F. y Brodie III, E.D. 1995. Visually-oriented foraging in a natural population of herbivorous lizards (Ctenosaura similis) *J. Herpetol.* 29: 132-136.
- Jones, R.B.; Satterlee, D.G. y Ryder, F.H. 1992. Research note: open-field behavior of Japanese Quail chicks genetically selected for low and high plasma cortisone response to immobilization stress. *Poultry Science* 71: 1403-1407.
- Johansson, A. y Englund, G. 1995. A predator-prey game bullheads and case-making caddis larvae. *Anim. Behav.* 50: 785-792.
- Kettlewell, H. 1950. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity* 9: 323-343.
- Knapp, R. y Moore, M. 1996. Male morphs in tree lizards, Urosaurus ornatus, have different delayed hormonal responses to aggressive encounters. *Anim. Behav.* 52: 1045-1055.

- Labra, A. 1996. Comparaciones intraespecíficas de la temperatura corporal selecta de lagartos *Liolaemus*: Un caso de Biología Térmica conservativa. R 234. Libro de resúmenes, IV Congreso Latino Americano de Herpetología. Santiago, Chile.
- y Leonard, R. 1996a. Dimorfismo sexual y conducta antidepredatoria del lagarto *Liolaemus nigroviridis*. *Noticiero de Biología* 4(3) : R148.
- y ——— 1996b. Afecta la presencia humana la respuesta antidepredatoria en lagartos?: Una evaluación empírica en *Liolaemus*. III Jornadas de Etología. Primer Encuentro Chileno-Francés de Sociobiología. Santiago, Chile
- Lima, S. y Dill, L. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619-640.
- Losos, J. 1996a. Phylogenetic perspective on community ecology. *Ecology* 77 : 1344-1354.
- 1996b. Phylogenies and comparative biology, stage II: testing causal hypothesis derived from phylogenies with data from extant taxa. *Syst. Biol.* 45 : 259-260.
- y Miles, D. 1994. Adaptation, constraint, and the comparative method: Phylogenetic issues and Method. *En*: P. Wainwright y S. Reily (eds.). *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology*. Pp 60-98. University of Chicago Press, Chicago.
- McKittrick, M. 1993. Phylogenetic constraint in evolutionary theory: has it any explanatory power?. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 24: 307-330.
- McPeck, M. 1995. Testing hypothesis about evolutionary change on single branches of a phylogeny using evolutionary contrast. *Am. Nat.* 145: 686-703.
- Magnusson, W. 1996. Tail and hand waves: a come-on fro predators?. *Herpetol. Rev.* 27: 60.
- Magurran, A. y Girling, S. 1986. Predator model recognition and response habituation in shoaling minnows. *Anim. Behav.* 34: 510-518.
- Martín, J. y López, P. 1990. Amphibians and reptiles as prey of birds in southwestern Europe. *Smithonian Herpetological Information Service* 82: 1-43.

- y ——— 1996. Avian predation on a large lizard (Lacerta lepida) found at low population densities in Mediterranean habitats: an analysis of bird diets. *Copeia* 1996: 722-726.
- Martins, E. 1993. A comparative study of the evolution of Sceloporus push-up displays. *Amer. Nat.* 142: 994-1018.
- 1995. COMPARE. Statistical analysis of comparative data. Version 1. <http://evolution.uoregon.edu/~ftp/>
- 1996a. Conducting phylogenetic comparative studies when the phylogeny is not known. *Evolution* 50: 12-22.
- 1996b. Phylogenies, spatial autoregression and the comparative method: a computer simulation test. *Evolution* 50 : 1750-1765.
- y Garland, T. 1991. Phylogenetics analysis of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. *Evolution* 54: 533-557.
- y Hansen, T. 1996. The statistical analysis of interspecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative method. *En*: E. Martins (ed). *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. Oxford University Press, Oxford.
- y ——— 1997. Phylogenies and the comparative method : a general approach to incorporating phylogenetic information in the analysis of interspecific data. *Amer. Nat.* 149: 646-667.
- Medel, R.; Jiménez, J.; Fox, S. y Jaksic, F. 1988. Experimental evidence that high frequencies of lizard tail autotomy indicate inefficient predation. *Oikos* 53: 321-324.
- ; Marquet, P.; Fox, S. y Jaksic, F. 1990. Depredación sobre las lagartijas en Chile central: Importancia relativa de los atributos ecológicos y morfológicos. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 63: 261-266.
- Mellado, J. 1982. Sobre la alimentación de Callopistes maculatus (Reptilia:Teiidae). *Doñana Acta Vertebrata (España)* 9: 372-373.

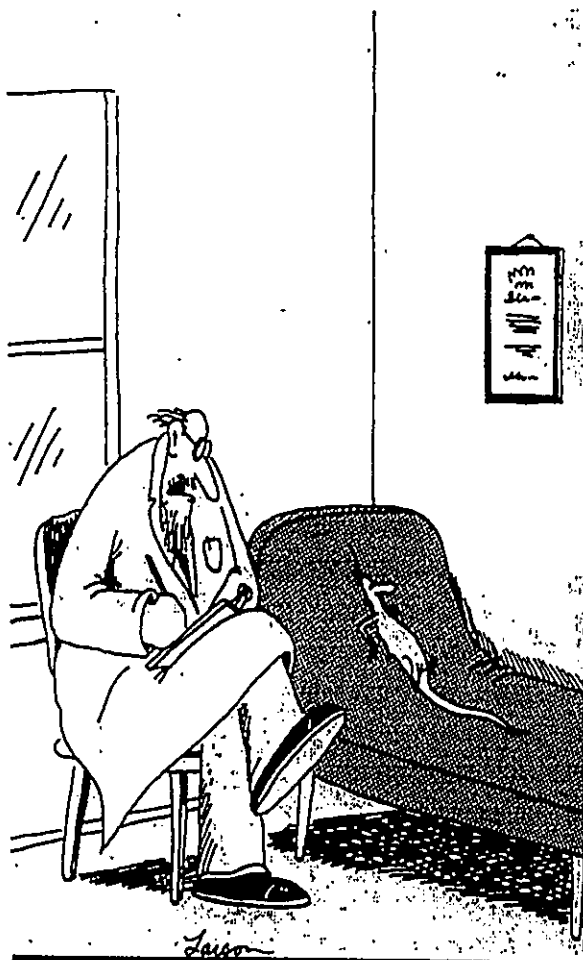
- Mercurio, K.; Palmer, R. y Lowell, R. 1985. Predator-mediated microhabitat partitioning by two species of visually cryptic, intertidal limpets. *Ecology* 66:1417-1425.
- Miles, D. y Dunham, A. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: The use of phylogenetic comparative analyses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 587-619.
- Moore, M.; Thompson, C. y Marler, C. 1991. Reciprocal changes in corticosterone and testosterone levels following acute and chronic handling stress in tree lizard, Urosaurus ornatus. *Gen. Comp. Endocrin.* 81: 217-226.
- Munsell Color Company 1976. *Munsell Book of Color. Glossy finish ed. 2 vols.* Munsell/Macbeth/Kollmorgen, Baltimore.
- Munsell Color Charts for Plants Tissues 1977. Munsell Color. Macbeth division of Kollmorgen Instruments corporation. Nueva York.
- Munsell Soil Color Charts 1994. Munsell Color. Macbeth division of Kollmorgen Instruments corporation. Nueva York.
- Núñez, H. 1992. Geographical data of Chilean lizards and snakes in the Museo Nacional de Historia Natural. Smithsonian Herpetological information service N° 91
- 1996. Autoecología comparada de dos especies de lagartijas de Chile central. Pub. Ocasional 50. Mus. Nac. Hist. Nat. Ministerio de Educación, Santiago, Chile.
- y Jaksic, F. 1981. Proporciones corporales y utilización del habitat en dos poblaciones contiguas de Liolaemus lemniscatus. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.* 38:73-76.
- y Sallaberry, M. 1981. Guía para la formación de una colección Herpetológica. *Boletín de museos Chilenos* (15). MUCHI. pp 5-42.
- Olsson, M. 1993. Nuptial coloration and predation risk in model sand lizards, Lacerta agilis. *Anim. Behav.* 46: 410-412.
- Pagel, D. y Harvey, H. 1988. Recent developments in the analysis of comparative data. *Quart. Rev. Biol.* 63: 413-440.
- Pereyra, E. 1991. Sistemática y relaciones evolutivas de las especies de Phymaturus gravenhorst, 1838 (Sauria: Liolaeminae). Tesis para optar al grado de Magister. Fac. de Ciencias Univ. de Chile 142 pp. Santiago, Chile.

- Pinheiro, C. 1996. Palatability and escaping ability in Neotropical butterflies: tests with wild kingbirds (Tyrannus melancholicus, Tyrannidae). Biol. Jour. Linn. Soc. 59: 351-365.
- Pough, H. 1988. Mimicry and related phenomena. *En*: C. Gans y R. Huey. Biology of Reptilia: Defense and Life History. Vol 16 B. pp 153-234. Alan R. Liss, Inc., New York.
- Prestrude, M. y Crawford, T. 1970. Tonic immobility in the lizard, Iguana iguana. Anim. Behav. 18: 391-395.
- Rand, A. 1964. Inverse relationship between temperature and shyness in the lizard Anolis lineatopus. Ecology 45: 863-864.
- Rebolledo, C.; Labra, A. y Solís, R. 1997. Interacciones sociales entre machos de Liolaemus tenuis. R 89. Libro de resúmenes VIII Congreso Iberoamericano de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados. Concepción, Chile.
- Reeve, H. y Sherman, P. 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. Quart. Rev. Biol. 68: 1-32.
- Ricklefs, R. y Starck, J. 1996. Applications of phylogenetically independent contrast: a mixed progress report. Oikos 77: 167-172.
- Ridley, M. 1993. Evolution. Blackwell Scientific Publications.
- Rock Color Chart 1991. The geological society of America (ed). Colorado.
- Rosenmann, M. y Morrison, P. 1974. Physiological characteristics of the alarm reaction in the deer mouse, Peromyscus maniculatus bairdii. Physiol. Zool. 47: 230-241.
- Sanderson, M.; Baldwin, B.; Bharathan, G.; Campbell, C.; Von Dohlen, C.; Ferguson, D.; Porter, J.; Wojciechowshi, M. y Donoghue, M. 1993. The growth of phylogenetic information and the need for a phylogenetic data base. Syst. Biol. 42: 562-568.
- Schall, J. y Pianka, E. 1985. Evolution of escape behavior diversity. Amer. Nat. 115: 551- 566.
- Schoener, Th. 1979. Inferring the properties of predation and other injury-producing agents from injury frequencies. Ecology 60: 1110-1115.

- Sih, A. 1985. Evolution, predation avoidance, and unsuccessful predation *Am. Nat.* 125: 153-157.
- 1992. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *Am. Nat.* 139: 1052-1069.
- Simon, C. y Bissinger, B. 1983. Paint marking lizards: Does the color affect survivorship. *J. Herpetol.* 17: 184-186.
- Simonetti, J.; Nuñez, H. y Yáñez, J. 1982. Falco sparverius L. Rapaz generalista en Chile central (Aves: Falconidae). *Bol Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 39: 119-124.
- y Yáñez, J. 1979. Callopistes maculatus (Chilean Macroteiid): diet. *Herpetol. Rev.* 15: 17.
- Slagsold, T.; Dale, S. y Kruszewicz, A. 1995. Predation favours cryptic coloration in breeding male pied flycatchers. *Anim. Behav.* 50: 1109-1121.
- Smith, G. y Watson, D. 1972. Selection patterns of corn snake, Elaphe guttata, of different phenotypes of the house mouse, Mus musculus. *Copeia* 1972: 529-532.
- Snyder, R. 1975. Some prey preference factors for a red-tailed hawk. *Auk* 92: 547-552.
- Stein, R. y Collins, J. 1976. Behavioral response of crayfish to a fish predator. *Ecology* 57: 751-761.
- Soto, E.; Labrã, A. y Leonard, R. 1994. Distancias críticas en lagartos: efecto de la coexistencia con poblaciones humanas. *Noticiero de Biología* 2: R 132.
- Teather, K. 1991. The relative importance of visual and chemical cues for foraging in newborn blue-striped garter snakes (Thamnophis sirtialis similis). *Behaviour* 117: 255-261.
- Templeton, J. 1960. Respiration and water loss at the higher temperatures in the desert iguana, Dipsosaurus dorsalis. *Physiol. Zool.* 33: 136-145.
- Terrick, T.; Mumme, R. y Burghardt, G. 1995. Aposematic coloration enhances chemosensory recognition of noxious prey in the garter snake Thamnophis radix. *Anim. Behav.* 49: 857-866.
- Van Damme, R.; Bauwens, D.; Vanderstighelen, D. y Verheyen, R. 1990. Response of lizard Lacerta vivipara to predator chemical cues: the effects of temperature. *Anim. Behav.* 40: 298-305.

- Veloso, A. y Navarro, J. 1988. Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* 6: 481-539.
- ; Ortíz, J.C.; Navarro, J.; Núñez, H.; Espejo, P. y Labra, M.A. 1995. Reptiles. *En: J. Simonetti, M. Arroyo, A. Spotorno y E. Lozada (eds). Diversidad Biológica de Chile. Pp 326-335. Conicyt, Chile.*
- Waterman, T. 1975. Expectation and achievement in comparative physiology. *J. Exp. Zool.* 194: 309-344.
- Werner, E.; Mittlebach, G.; Hall, D. y Gilliam, J. 1983. Experimental tests of optimal habitat use in fish : the role of relative habitat profitability. *Ecology* 64: 1525-1539.
- West-Eberhard, M. 1992. Adaptation: current usages. *En: E. Fox y E. Lloyd (eds). Keywords in Evolutionary Biology. Harvard University Press. Harvard.*
- Wiens, D. 1978. Mimicry in plants. *Evol. Biol.* 11: 365-403.
- Willimas, G. 1993. Natural Selection: Domains, Levels and Challenges. Oxford University Press. Oxford.
- Williams, J. y Scott, D. 1989. Influence of conspecific and predatory stressors and their associated odors on defensive burying and freezing responses. *Anim. Learn. Behav.* 17: 383-393.
- Winkleman, D. 1996. Reproduction under predatory threat: Trade off between nest guarding and predator avoidance in male dollar sunfish (*Lepomis marginatus*). *Copeia* 1996: 845-851.
- Wolf, N. y Kramer, D. 1987. Use of cover and the need to breath: the effects of the hypoxia on vulnerability of dwarf gouramis to predatory snakeheads. *Oecologia* 73: 127-132.
- Zar, J. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall International, Inc, Londres.
- Zucker, N. 1988. A method for rapid and precise documentation of lizard coloration. *Herp. Review.* 19: 13- 16.
- Zuk, M. y Decruyenaere, J. 1994. Measuring individual variation in colour: a comparison of two techniques. *Biol. J. Linnean Soc.* 53: 165-173.





"Listen ... You've got to relax ... The more you think about changing colors, the less chance you'll succeed ... Shall we try the green background again?"