



UNIVERSIDAD DE CHILE



FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

RESPUESTAS ANTIDEPREDATORIAS DE
LAGARTOS: UNA COMPARACIÓN INTERESPECÍFICA
ENTRE *LIOLAEMUS CHILIENSIS* Y *L. NITIDUS*

JAVIERA ISIDORA CONSTANZO CHÁVEZ

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario

Departamento de Ciencias Biológicas
Animales

PROFESOR GUÍA: Mario Penna

SANTIAGO, CHILE
2012



UNIVERSIDAD DE CHILE



FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

RESPUESTAS ANTIDEPREDATORIAS DE LAGARTOS: UNA COMPARACIÓN INTERESPECÍFICA ENTRE *LIOLAEMUS CHILIENSIS* Y *L. NITIDUS*

JAVIERA ISIDORA CONSTANZO CHÁVEZ

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario

Departamento de Ciencias Biológicas
Animales

NOTA FINAL:

		NOTA	FIRMA
PROFESOR GUÍA:	MARIO PENNA
PROFESOR CONSEJERO:	RIGOBERTO SOLÍS
PROFESOR CONSEJERO:	PEDRO CATTAN

SANTIAGO, CHILE
2012

Resumen

Los animales pueden evadir la depredación utilizando una diversidad de mecanismos antidepredatorios, dentro de los que se incluyen los cambios en las respuestas conductuales. Estas respuestas pueden ser moduladas por factores extrínsecos al individuo, como el ambiente en el que habita o el tipo de depredador al que se enfrenta. Sin embargo, el efecto de la interacción entre estos dos factores, ha sido escasamente estudiado. Esta memoria busca esclarecer el rol del microhábitat y el tipo de depredador en las respuestas antidepredatorias. Se estudió en condiciones de laboratorio las respuestas de dos especies de lagartos filogenéticamente emparentados, y que son simpátricas en parte de sus rangos distribucionales: *Liolaemus chiliensis* y *L. nitidus*. Estas especies están expuestas a los mismos depredadores, pero difieren en el microhábitat utilizado, *L. chiliensis* es una especie arbustiva, mientras que *L. nitidus* es saxícola. Se evaluó la respuesta de ambas especies a la presentación y ataque simulado de dos tipos de depredadores, uno terrestre y otro aéreo, encontrándose que exhibieron el mismo repertorio conductual, independiente del tipo de depredador y de la situación con el depredador (presentación vs. ataque), sin que se evidenciaran conductas especie-específicas. Pero las especies difirieron en la frecuencia y los tiempos de exhibición de las conductas, ya que la especie saxícola (*L. nitidus*) exploró siempre más que *L. chiliensis*. Además, *L. nitidus* alteró más sus conductas al ser expuesto al estímulo que *L. chiliensis* el cual, luego del interactuar con los depredadores, vuelve a la condición basal pre-estímulo. Existen diferencias interespecíficas en función del tipo de situación con el depredador; *L. chiliensis* se mueve más durante la presentación del rapaz que de la culebra, pero *L. nitidus* se mueve de forma similar con ambos depredadores. Además *L. chiliensis* se mueve más que *L. nitidus* durante la presentación del rapaz. Concluimos que los lagartos son capaces de determinar el riesgo de depredación en función del tipo de depredador y en función del tipo de situación con los depredadores. Además, las diferencias interespecíficas en las conductas exhibidas contribuyen a señalar la importancia del microhábitat como modelador en la evolución de estrategias y características únicas de las especies.

Abstract

Animals can escape predation by a variety of antipredatory mechanisms that include, among others, changes in behavioral responses. These responses can be modulated by extrinsic factors of the individual, such as the habitat used by the species as well as by the predatory type. However, the effect of the interaction between these two factors has been rarely studied. In this context, I attempt to clarify the role of the microhabitat and type of predator in the antipredatory responses of two lizard species. Under laboratory conditions the responses of two phylogenetically related species of lizards, which are sympatric in a large part of their distributional ranges: *Liolaemus chiliensis* and *L. nitidus*. These species are exposed to the same type of predators, but differ in the microhabitat they use; *L. chiliensis* is a shrubby species, while *L. nitidus* is saxicolous. We evaluated the response of both species during the presentation and attack (unsuccessful) of two types of predators, one terrestrial (snake) and one aerial (raptor). Both species exhibited the same behavioral repertoire, independent of the predator and the situation with the predator (presentation vs. attack). However species differ in the frequency and time displaying these behaviors, since the saxicolous species (*L. nitidus*) explored always more than *L. chiliensis*. In addition, *L. nitidus* modified significantly more its behaviors after any interaction with both predators, while *L. chiliensis* always returned to its basal behavior soon after the end of the situation with predators. There are interspecific differences in the type of situation with predators, *L. chiliensis* moves more during the presentation of the raptor than the snake, but *L. nitidus* moves a similar time with both predators. Also *L. chiliensis* moves more than *L. nitidus* during the presentation of the raptor. We conclude that lizard species are able to determine the risk of predation depending on the type of predator and depending on the type of situation with predators. Furthermore, interspecific differences in the behaviors exhibited contribute to highlight the importance of microhabitat as a model in the development of strategies and in the unique features of the species.

Introducción.

La depredación es un fenómeno que puede tener un alto impacto en las poblaciones de animales presas (Lima 1998), siendo el mayor desafío de éstas evitar y huir de los depredadores, pues los “errores” pueden determinar su muerte. Son los individuos que sobreviven los que dejarían descendencia, y por lo tanto, los favorecidos por la selección natural (Ydenberg y Dill 1986; Christensen y Persson 1993). Dado el efecto determinante de la depredación sobre las poblaciones presas, ésta ha sido considerada como la fuerza selectiva más importante para la evolución de variadas características comportamentales y morfológicas de los animales (Lima 1998; Templeton y Shriner 2004).

Las presas tienen diversos mecanismos que les permiten evadir y/o escapar de la depredación, los llamados mecanismos antidepredatorios o defensas. Estas defensas son tan diversas como ubicuas y pueden ser tanto conductuales como morfológicas. Dentro de las respuestas conductuales están, por ejemplo, las llamadas de alarma, que pueden funcionar como disuasivo de depredadores, advertir a los conspecíficos acerca de una amenaza y, en algunos casos, informan del tipo de amenaza (e.g. aérea o terrestre; Owings y Virginia 1978; Seyfarth *et al.* 1980; Evans *et al.* 1993; Zuberbühler *et al.* 1999). Otra defensa más simple es el salir huyendo para buscar resguardo (Leal y Rodríguez-Robles 1995; Lima 1998; Kavaliers y Choleris 2001). Algunas de las defensas morfológicas son la presencia de espinas (Spitze 1992), armaduras (Losos *et al.* 2002), químicos tóxicos (Krall *et al.* 1999) y la autotomía de partes del cuerpo (Clause y Capaldi 2006). Estos mecanismos antidepredatorios pueden funcionar como defensas primarias, evitando que el depredador detecte, identifique o se acerque a la presa, o bien, pueden actuar como defensas secundarias, que operan luego de que la presa detecta al depredador y son más evidentes una vez iniciado el intento de captura, en las etapas de subyugación y consumo (Robinson 1969; Edmunds 1974). Las defensas primarias, ya sean conductuales o morfológicas, hacen a la presa menos detectable (e.g. crípsis; Endler 1984), menos atractiva (e.g. mimetismo batesiano y mulleriano; Huheey 1976) o más difícil de manejar (e.g. presencia de espinas

corporales; Spitze 1992). Estas defensas primarias son las más efectivas pues suponen un riesgo menor para la presa, ya que no implican necesariamente una interacción directa con el depredador y actúan incluso si el depredador no ha sido detectado (Edmunds 1974).

Otra clasificación relacionada con las defensas es la propuesta por Endler (1986), quien propone que la depredación consta de cinco etapas: detección, identificación, acercamiento, subyugación y consumo de la presa. Endler (1986) plantea que las defensas interrumpen esta secuencia en cualquiera de sus etapas, reduciendo la probabilidad de que el proceso llegue a término. Durante la etapa de detección, el depredador debe reconocer a la presa como un objeto que se diferencia del medio, siendo en esta etapa cuando las presas buscan reducir la información que les permite a los depredadores detectarlas, utilizando estrategias antidepredatorias primarias como la crípsis (Endler 1984). Si la presa ha sido identificada, el depredador debe determinar si es comestible o no. En esta etapa algunas presas recurren al aposematismo (Mappes *et al.* 2005) o al mimetismo (Huheey 1976). El acercamiento consiste en el acecho seguido por una rápida aproximación a la presa (Endler 1986) en la cual pueden manifestarse tanto mecanismos primarios como secundarios. Sin embargo, la utilización de estos últimos puede significar incluso la pérdida de un miembro o lesiones derivadas de la lucha con el depredador, lo cual afectaría de manera directa y negativa su adecuación biológica (Endler 1986). Si el acecho y la persecución fueron exitosos, el depredador debe dominar y matar a la presa en la etapa de subyugación. Para lograr liberarse en esta etapa, la presa puede usar defensas físicas, como espinas o armaduras, o su fuerza y resistencia para alejarse del depredador. Finalmente, si el ataque fue exitoso, el depredador debe consumir a la presa. Para evitarlo, la presa puede presentar un mal sabor (Peterson y Blaustein 1991), secretar mucus (Rice 1985) lo que evitaría que el depredador la tragara, o bien provocar vómito y así, en algunos casos, permitir el escape de una presa poco dañada (Endler 1986). Considerando que las defensas primarias serían mecanismos más eficientes, que ocurren en las etapas de detección, identificación y acercamiento, este estudio se centra en el análisis de dichas defensas primarias.

El empleo y la ocasión de poner en acción los distintos mecanismos antidepredatorios para lograr una adecuada estrategia ante cada etapa de la depredación, dependerá de la interacción entre variados factores, los que pueden ser tanto intrínsecos como extrínsecos de las presas. Entre los factores intrínsecos está la edad de la presa, ya que por ejemplo, en especies que requieren aprendizaje, las presas novatas (usualmente juveniles), inexpertas en reconocer a sus potenciales depredadores, están condicionadas al huida frente a cualquier posible amenaza que se aproxime, a diferencia de los adultos, los cuales tienden a permanecer más inmóviles que los jóvenes (Smith 1997). La condición reproductiva es otro modulador intrínseco, así por ejemplo, hembras preñadas pueden modificar sus tácticas de escape favoreciendo una mayor aplicación de la crípsis que sus conspecíficos no grávidos (Bauwens y Thoen 1981; Braña 1993). Finalmente, y especialmente para animales ectotermos, uno de los factores intrínsecos más relevantes es la temperatura corporal, ya que en el caso de enfrentarse a un depredador a altas temperaturas, las potenciales presas tienden a la huida, pero a bajas temperaturas la estrategia es permanecer en su sitio y desplegar comportamientos de amenaza hacia el depredador (Herrel *et al.* 2007).

Entre los factores extrínsecos que afectan la conducta antidepredatoria destacan el tipo de hábitat y de depredador. La influencia del hábitat queda de manifiesto en el caso de la polilla *Biston betularia* (Kettlewell 1955), en la cual las presiones de selección que ejercen el hábitat y la depredación se conjugan, determinando un aumento de los morfismos melánicos que se camuflan mejor con el ambiente contaminado de las zonas industriales. Otro caso interesante es el de los lagartos estrictamente arenícolas (e.g. *Liolaemus multimaculatus*), de hábitats con poca cubierta vegetal, que han desarrollado la capacidad de enterrarse en la arena en presencia de un depredador (Halloy *et al.* 1998; Kacolis *et al.* 2006; Kacolis *et al.* 2009). Así, en animales especializados en un hábitat, los comportamientos seleccionados pueden conferirles características tan llamativas como la que posee *L. multimaculatus* de “surfear” bajo la arena. Más aun, existen variaciones poblacionales en los comportamientos antidepredatorios en función de las características de su hábitat que permiten un óptimo desempeño en un ambiente

específico(Snell et al. 1988; Martín y López 1995; Cooper 1997; Watkins - Colwell 1997; Templeton y Shriner 2004).

Respecto al tipo de depredador, si es un depredador nuevo para la presa, ésta puede enfrentarlo con estrategias antidepredatorias generales, pero si este es común o conocido, la presa puede desarrollar distintas estrategias específicas para los distintos tipos de amenazas(Templeton y Shriner 2004; Ouattara et al. 2009).Así, las presas que tienen depredadores con distintas estrategias de caza, pueden experimentar cambios evolutivos en su comportamiento en función de éstas, exhibiendo respuestas antidepredatorias específicas para las estrategias de caza de cada tipo de depredador (Templeton y Shriner 2004). Por ejemplo, los guppys (*Poeciliareticulata*) al ser expuestos a un depredador aéreo responden quedándose quietos en el fondo del acuario o buscando refugio en la vegetación, pero responden a un depredador acuático con acercamiento y conductas de inspección(Templeton y Shriner 2004). En reptiles, el lagarto cornudo de Texas (*Phrynosomacornutum*) corre al ser expuesto a la serpiente de cascabel, que utiliza la emboscada y el envenenamiento, pero reorienta el cuerpo de manera estacionaria frente a la culebra cola de látigo, que persigue a su presa y la subyuga con su boca(Sherbrooke 2008).

El efecto de la interacción de los factores extrínsecos del tipo de hábitat y de depredador, ha sido escasamente explorado, particularmente en lagartos. Considerando las relaciones descritas, resulta particularmente interesante determinar cómo interactúan estos dos factores en la modulación de respuestas antidepredatorias. Este estudio se centra en el análisis de cómo los mecanismos antidepredatorios serían modulados por la influencia de dos factores extrínsecos: tipo de hábitat y tipo de depredador, sumado al tipo de interacción con el depredador, en lagartos del género *Liolaemus*.

Existen pocos trabajos que vinculen al hábitat con los comportamientos antidepredatorios en el género *Liolaemus*.Schulte et al.(2004) establecieron una relación entre la conducta de escape de 25 especies del género, su morfología (largo de extremidades) y ocupación de microhábitat (características de la percha, cobertura del microhábitat y tipo de substrato). Estos autores reportaron que las

especies que habitan en suelo abierto tienen distancias de escape mayores y concluyen que no existe relación entre la morfología de los individuos y el microhábitat utilizado. Sin embargo, sugieren que hay una variación morfológica interespecífica que refleja respuestas adaptativas a las diferentes presiones de depredación, dada la relación significativa entre el comportamiento de escape y la morfología (largo de extremidades). Por otra parte, Pietrek *et al.* (2009) estudiaron en dos especies de *Liolaemus* (*L. elongatus* y *L. bibroni*) la susceptibilidad a la depredación, en dos niveles de cobertura vegetal relacionada con los microhábitats de cada especie. *Liolaemus elongatus* es especialista en hábitats rocosos (saxícola) y *L. bibroni* es generalista. Los autores concluyen que las especies son capturadas más rápidamente en ambientes con poca cobertura vegetal, especialmente la saxícola. Es destacable que, aun cuando este estudio se desarrolló en condiciones estándares y similares para las dos especies, éstas mantuvieron sus comportamientos antidepredatorios asociados a sus hábitats de origen; la especie saxícola priorizó la crípsis, al no encontrar refugios, mientras que la especie generalista priorizó la búsqueda de cualquier refugio oportuno con el que pudiese contar.

Un estudio comparado de especies que residan en distintos microhábitats, que sean simpátricas, y que estén sometidas a los mismos depredadores, permitiría determinar el efecto del microhábitat en las conductas antidepredatorias. Existen dos especies del género de lagartos *Liolaemus*, que resultan ideales para estudiar esta problemática; *L. chiliensis* y *L. nitidus*. *Liolaemus chiliensis* es una especie que habita matorrales xerofitos y esclerófilos, y *L. nitidus* es un lagarto saxícola que habita áreas rocosas con escasa cobertura arbustiva (Mella 2005). Estas especies son simpátricas en un gran parte de su distribución geográfica (Mella 2005). Por otra parte, aun cuando se desconoce cuáles son sus depredadores específicos, se sabe que en la Zona Central de Chile los principales depredadores de *Liolaemus* son las culebras *Philodryas chamissonis* y *Tachymenis chiliensis* (Moreno *et al.* 1987), el lagarto *Callopietes palluma* (Teiidae), las rapaces *Falco sparverius* (Falconidae), *Buteo polysoma*, *Geranoaetus melanoleucus*, *Parabuteo unicinctus* (Accipitridae) y *Athenecunicularia* (Strigidae) y, finalmente, el zorro

Lycalopexculpaeus(Canidae) (Jaksic *et al.* 1982). Hay reportes detallados del consumo de *L. nitidus* y *L. chiliensis* por parte de *P. chamissonis* (Greene y Jaksic 1992; Lobos *et al.* 2009). En el presente estudio se evalúan las respuestas antidepredatorias de *L. nitidus* y *L. chiliensis* a un depredador aéreo y otro terrestre, utilizando las especies de depredadores: *Philodryas chamissonis* (culebra de cola larga) y *Falco sparverius* (cernícalo) (Jaksic *et al.* 1982).

Resulta especialmente favorable para el estudio planteado que estas dos especies de *Liolaemus* filogenéticamente hermanas (Díaz-Gómez y Lobo 2006), por lo tanto, las potenciales diferencias conductuales no se deberían a factores filogenéticos. Sin embargo, a pesar de su cercanía filogenética, son las singularidades propias del uso de microhábitats por parte de cada una de ellas, las que las hacen especies atractivas para este estudio. En Chile Central sólo dos especies de *Liolaemus* residen en microhábitat arbustivos y una de estas es *L. chiliensis*. Esta habita en arbustos como *Rubus ulmifolius*, *Lithrea caustica*, *Kageneckia angustifolia* y *Baccharis linearis*, los cuales normalmente se encuentran en las cercanías de cursos de agua. *Liolaemus chiliensis* tiene hábitos trepadores y terrícolas (Mella 2005), y la utilización de arbustos le brindaría protección, particularmente contra depredadores aéreos (Templeton y Shriner 2004), dado que proveen refugio y protección (Beck y Jennings 2003). Sin embargo, la desventaja de este microambiente, es que reduciría la posibilidad de detectar visualmente a los depredadores (Scott 1976), ya que el follaje obstaculizaría la visión hacia el exterior del arbusto, dando la oportunidad a que el depredador logre una cercanía considerable con la presa antes de ser detectado.

Carothers *et al.* (2001) encontraron que sólo *L. chiliensis*, especie conocida como el “lagarto llorón”, vocaliza al ser capturado y manipulado, luego de examinar la respuesta a la manipulación de 11 especies de *Liolaemus* en la Zona Central de Chile. Es posible que las condiciones microambientales en que *L. chiliensis* se encuentra constituyan una fuerza selectiva para la evolución de vocalizaciones como respuesta disuasiva a depredadores próximos. De hecho, Labra *et al.*

(2007) propusieron que la evolución de las vocalizaciones en lagartos estaría asociada a hábitats de reducida visibilidad.

Liolaemus nitidus ocupa microhábitats abiertos, encontrándose comúnmente sobre conjuntos de rocas con escasa vegetación cercana (principalmente xerófita) (Fig.1), lo cual contrasta fuertemente con el microhábitat descrito para *L. chiliensis* (Mella 2005) (Fig.2). A pesar de que *L. nitidus* es la especie más relacionada filogenéticamente con *L. chiliensis* (Díaz-Gómez y Lobo 2006), no emite vocalizaciones (Carothers *et al.* 2001), por lo que estos lagartos constituyen una dupla interesante de investigar, para comparar sus respuestas antidepredatorias y relacionarlas con las diferencias de su hábitat. Debido a su proximidad filogenética, la existencia de diferencias en las conductas antidepredatorias entre ambas taxa permitiría postular que son respuestas adaptativas a los distintos ambientes en que habitan, constituyendo las vocalizaciones de *L. chiliensis* parte del repertorio de reacciones específicas a depredadores.



Figura 1.-*Liolaemus nitidus*.



Figura 2.-*Liolaemus chiliensis*.

Hipótesis

Los lagartos *Liolaemus chiliensis* y *L. nitidus* difieren en sus respuestas antidepredatorias, lo cual se asociaría con la diferencia en la cobertura vegetal de los microhábitats ocupados por cada especie.

Predicciones

Si la diferencia de microhábitat determina una respuesta evolutiva especie-específica, se espera que ambas taxa exhiban distintos comportamientos o estrategias antidepredatorias frente a la culebra y el cernícalo y entre las diferentes situaciones con el depredador. Considerando que *L. chiliensis* utiliza microhábitats

con vegetación arbustiva, se espera que esta especie responda con menor intensidad frente a un depredador aéreo que a uno terrestre, dado que en este microhábitat el encuentro con éste último es más riesgoso, pues es más difícil detectarlo visualmente. Se predice además que *L. nitidus* tendrá respuestas similares a ambos tipos de depredadores, dado que no cuenta con el obstáculo visual que representan los arbustos, como en el caso de *L. chiliensis*. Se espera que los lagartos discriminen el nivel de riesgo al que se los expone, respondiendo con distintas intensidades a la presentación y ataque de los depredadores. Por último, si las vocalizaciones disuaden a los depredadores, se predice que *L. chiliensis* vocalizará cuando se enfrente a ambos depredadores, pero debiera ser más frecuente esta conducta en presencia del depredador terrestre que del aéreo, dado que la especie terrestre podría lograr una mayor cercanía, pues la barrera visual dificultaría la detección de la culebra, la cual puede detectar a sus presas sin depender exclusivamente de la vista (e.g. detección química; Halpern y Frumin 1979; Ford 1986; Mason y Parker 2010).

Objetivo general

Estudiar los comportamientos antidepredatorios de *L. chiliensis* y *L. nitidus* al ser enfrentados a sus depredadores naturales, con el fin de determinar la influencia de los distintos microhábitats en que estas especies se encuentran en sus respuestas antidepredatorias.

Este objetivo general será abordado mediante los siguientes objetivos específicos:

Objetivos específicos

1. Comparar las conductas antidepredatorias de *Liolaemus chiliensis* y *L. nitidus* al ser expuestos a la presentación visual de un depredador terrestre, la culebra de cola larga y de un depredador aéreo, el cernícalo.

2. Comparar las conductas antidepredatorias de *Liolaemus chiliensis* y *L. nitidus* al ser expuestos al ataque simulado de un depredador terrestre, la culebra de cola larga y de un depredador aéreo, el cernícalo.

Metodología

1 Sitios de estudio, colecta de animales y mantención en el laboratorio

Durante la primavera-verano del 2009, se colectaron 19 *L. chiliensis* (dos hembras y 17 machos) y 20 *L. nitidus* (nueve hembras y 11 machos). Los ejemplares de *Liolaemus chiliensis* fueron capturados en la Región Metropolitana, 17 en Melipilla (33°41'S, 71°13'W) y dos en El Manzano (33° 34' S, 70° 24' W). Los ejemplares de *L. nitidus* fueron capturados en la localidad de El Tabo, V Región (33°29'S, 71°37'W). En todas las localidades se observaron los depredadores usados en este estudio: cernícalos y culebras de cola larga. Para la captura y mantención de los lagartos se contó con la autorización del Servicio Agrícola y Ganadero, resoluciones N° 7266 y 1110 (Anexos 1 y 2) y del Comité de Ética Científica de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile.

La captura de los lagartos se realizó mediante lazos de algodón ("guachis"), luego de lo cual los ejemplares fueron guardados en bolsas de tela, hasta ser depositados en sus respectivos terrarios, en el bioterio del Laboratorio de Neuroetología, Universidad de Chile. Los lagartos fueron mantenidos en terrarios individuales, que consistían en cajas de plástico (44 x 32 x 25 cm), que tenían una tapa de cierre hermético en la cual se abrió una ventana (30 x 15 cm) cubierta por una malla plástica. Los terrarios contenían un sustrato de arena de tres cm de profundidad, un pedazo de madera delgada usada como percha y dos pocillos de greda, uno para refugio y sitio de termorregulación, y el otro para mantener agua *ad libitum*. La sala de mantención de animales permaneció con un fotoperíodo de 13 hrs luz: 11 hrs oscuridad y con una temperatura promedio de 29°C, condiciones que se mantuvieron mediante lámparas halógenas. Los animales fueron alimentados

tres veces por semana con larvas de *Tenebrio molitor*, adicionadas con suplemento vitamínico y mineral (SERA reptimineral C).

Al llegar al laboratorio, los lagartos fueron pesados, medidos (longitud hocico-cloaca) y sexados mediante observación directa de la morfología de la cloaca y base de la cola. En el caso de que los animales estuvieran infectados con ácaros (*Pterygosoma* sp.; Dittmar *et al.* 2004), éstos fueron desparasitados antes de dejarlos en los terrarios de mantención. En condiciones ecosistémicas saludables, los individuos sanos son capaces de mantener un equilibrio con sus parásitos evitando que estos se exacerben. Aun cuando durante el periodo que los animales estuvieran en el bioterio se los expondría a la menor cantidad de situaciones estresantes posibles, no era posible impedirlo totalmente, dado que los animales fueron extraídos de su medio, requirieron adaptación a las cajas de mantención, y fueron manipulados y expuestos a distintos tratamientos experimentales de simulación de depredación. Este estrés puede ser suficiente como para alterar el equilibrio parásito-hospedero, generando un aumento de las cargas de ectoparásitos ya presentes, lo cual podría afectar el estado de salud general de los infestados, pudiendo causar cambios conductuales, daño físico e incluso la muerte si no se interviene a tiempo (Schall *et al.* 1982; Bull *et al.* 1989; Sorci y Clobert 1995; Oppliger *et al.* 1996). Por estas razones, los lagartos fueron desparasitados, con fipronil 0,25% spray (Front Line ®, Merial, Inc.), aplicándolo en todo el cuerpo (excepto en la cabeza) con un algodón embebido con el producto. Cuando se observó la persistencia del parasitismo, los terrarios, refugios, bebederos y perchas fueron lavados con agua y detergente, seguido de una aplicación de alcohol al 95%. La arena fue desechada y cambiada, y los lagartos recibieron una nueva aplicación de fipronil.

2 Método experimental

Los experimentos fueron realizados en un terrario de acrílico de 80 x 40 x 40 cm, el cual fue dividido en dos mitades iguales (40 x 40 cm cada una) por dos placas de acrílico, una transparente y la otra opaca, la cual constituyó una barrera visual removible entre ambas secciones. En una de las secciones (sector

experimental) se ubicó al lagarto, bajo una lámpara de luz infrarroja, la que permitió mantener una temperatura promedio de 34° C. Además, en este sector se colocó como sustrato un trozo de cubrepisocafé de 40 x 40 cm, pues los animales se resbalan en el acrílico, permitiendo prescindir de utilizar arena, la que resulta engorrosa de cambiar después de cada experimento. Cada lagarto tuvo su propio cubrepiso, debido a que estos animales secretan rastros químicos que pueden alterar la conducta del sujeto experimental (Labra 2008). Los animales se adaptaron perfectamente a éste sustrato. El sector experimental también contó con el refugio de greda que tenían los individuos en sus cajas de mantención, con el fin de proveerles elementos familiares, y proporcionar un escape durante la interacción con los depredadores. Luego de cada experimento se retiró el cubrepiso y se limpiaron las paredes del sector experimental con alcohol para eliminar potenciales rastros químicos de los individuos. El comportamiento fue grabado usando un circuito cerrado de televisión con una cámara filmadora Panasonic® HDC-TM20 suspendida a 1,30 m directamente sobre el sector experimental.

El lagarto fue colocado en el sector experimental y tuvo un periodo de habituación, durante el cual no era grabado. Este periodo comprendió el tiempo desde que el animal fue depositado en la sección, hasta que efectuó el primer lamido exploratorio, luego de lo cual comenzó la grabación. La máxima latencia permitida al primer lamido fue de 20 minutos, y pasado este tiempo sin respuesta, se suspendía el experimento, y el lagarto era devuelto al bioterio. Luego del primer lamido, el lagarto fue filmado por un total de 14 minutos y 30 segundos, correspondiendo los primeros siete minutos al periodo previo a la presentación del estímulo del depredador. Las conductas registradas durante estos siete primeros minutos permitieron analizar el cambio conductual producido por los estímulos de depredación. Luego de este periodo inicial, se presentó el estímulo depredatorio por 30 segundos. Finalizada la presentación del estímulo, se siguió filmando por siete minutos adicionales. Por otra parte, dado que la temperatura corporal afecta la respuesta conductual de los lagartos (Bennett 1990), una vez terminada la grabación se tomó la temperatura cloacal de cada individuo con una termocupla tipo K conectada a un termómetro digital Cole Palmer® Digi-Sense®. Si la temperatura

corporal hubiera variado en $\pm 2^\circ$ C respecto a la temperatura seleccionada (35°C ; Labra *et al.* 2009), los experimentos se habrían cancelado y repetido posteriormente, lo cual no sucedió. El registro de temperatura no se realizó al principio del experimento dado que la inserción de la termocupla podría alterar el comportamiento en la etapa previa a la presentación del estímulo.

En los tratamientos los lagartos fueron sometidos a dos situaciones con los modelos de depredadores que suponen dos niveles de riesgo depredatorio, bajo para la presentación y alto para el ataque. La presentación implica la presencia del depredador sin que éste se aproxime al sujeto experimental, mientras que en el ataque, se simula un intento de depredación en el cual el modelo de depredador toca al lagarto, pero no lo subyuga. Las respuestas dadas por los lagartos en cada una de ellas podrían indicar reconocimiento del riesgo de depredación al cual están expuestos. Los cuatro tratamientos a los que fueron sometidos los lagartos fueron presentación y ataque del rapaz y la culebra. Los lagartos fueron sometidos en forma contrabalanceada a estos tratamientos (se repiten los tratamientos experimentales de tal forma que primero se presentan en un orden y posteriormente en el inverso, variando las secuencias de aplicación de los tratamientos dentro de cada sujeto, así el error progresivo se distribuye equitativamente entre todos los tratamientos permitir la anulación de los efectos del orden), los lagartos tuvieron dos días de reposo entre distintos tratamientos. En este estudio, se simularon “ataques fallidos” dado que los modelos de los depredadores no llegaban a subyugar, dañar o dar muerte al lagarto. Además, la efectividad de modelos de depredadores en provocar respuestas similares a las emitidas en presencia de los animales que representan ha sido demostrada en estudios previos (Curio 1993).

2.1 Depredador terrestre

En este caso se utilizó un modelo de goma tridimensional del tamaño de un ejemplar adulto de culebra de cola larga, *Philodryas chamissonis* (~68 cm de largo hocico-cloaca; Greene y Jaksic 1992). Este depredador tiene hábitos diurnos y se alimenta principalmente de lagartos del género *Liolaemus* (Greene y Jaksic 1992; Lobos *et al.* 2009), siendo el principal depredador de *Liolaemus* en Chile Central

(Jaksic *et al.* 1982). *Philodryas chamissonisal* detectar a su presa se acerca lentamente hacia ella y realiza un veloz ataque atrapando a la presa con su boca, luego de lo cual la constriñe (Constanzo, obs. pers.).

El modelo fue manejado manualmente a través de hilos transparentes. Sólo el tercio anterior del modelo era flexible, para permitir un manejo uniforme y replicable de los movimientos del modelo. Su uso permitió registrar la respuesta de los lagartos frente a imitaciones estereotipadas de comportamientos del depredador y así lograr una condición experimental homogénea para todos los individuos. De esta manera se evitó además la exposición de los lagartos a una culebra real, eliminando el riesgo de mordida durante la fase de ataque, pues ésta suele ser mortal para los lagartos.

Procedimiento experimental

Presentación: En la sección opuesta a la experimental se ubicó el modelo manejado manualmente (Fig. 3). La exposición de la culebra se logró levantando la placa opaca de acrílico por 30 segundos. El tercio anterior del cuerpo de la culebra fue mantenido con la cabeza a una altura de 13 cm del suelo, y a partir de esta posición se realizó un desplazamiento del tercio anterior a la izquierda y otro a la derecha. Luego la cabeza descendía desde el extremo derecho hacia el suelo. Cada uno de estos tres movimientos tuvo una duración de cinco segundos, con pausas de cinco segundos entre cada movimiento para el periodo de estímulo visual. Finalmente, la barrera opaca se volvió a su posición original. Se consideró un margen de cinco segundos para subir y bajar la compuerta, completando así 30 segundos.

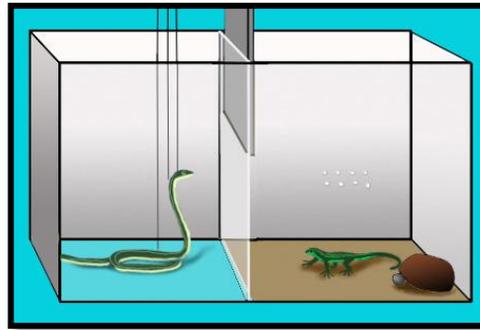


Figura 3.- Presentación de la culebra.

Ataque: Se ingreso la culebra al sector experimental con la ayuda de hilos transparentes, pero en el extremo opuesto a donde se encontraba el individuo (Fig. 4), dejando la cabeza del modelo a 10 cm del tronco del lagarto. Luego de 20 segundos se simuló un ataque, el cual se basó en el análisis de grabaciones de ataque de esta especie a ratones de laboratorio: se acercó la culebra al lagarto para tocarlo en el tronco dos veces con la cabeza, luego de lo cual la culebra fue retirada de la misma forma en que fue ingresada. El tiempo total entre la introducción y el retiro de la culebra fue de 30 segundos.

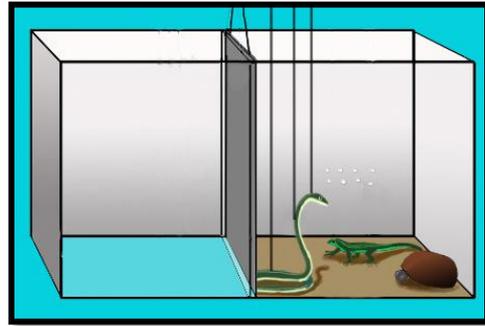


Figura 4.- Ataque de la culebra.

2.2 Depredador aéreo

El depredador aéreo utilizado fue un modelo de plástico de cernícalo (*Falco sparverius*) pintado de manera realista, correspondiente a un pequeño adulto (~17,5 cm largo de ala; Pearlstine y Thompson 2004). Este depredador se alimenta de insectos y vertebrados, de los cuales los lagartos son los más consumidos, siendo considerado el principal depredador aéreo de *Liolaemus* (Jaksic et al. 1982). La forma de cazar de *F. sparverius* es cernirse para ubicar a su presa, y una vez que la detecta se lanza en picada hacia ella y la atrapa con las garras (Constanzo, obs. pers.). El modelo fue manejado manualmente a través de una vara de aluminio. Tanto la presentación como el ataque se realizaron en la sección experimental.

Procedimiento experimental

Presentación: El rapaz realizó trayectorias lineales de 56 cm, a 50 cm de altura sobre el suelo del terrario por un período de 30 segundos bajo la luz de la lámpara, lo que permitió la proyección de su

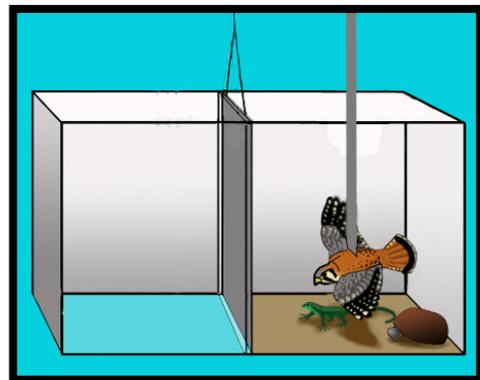


Figura 5.- Presentación del rapaz.

sombra sobre el lagarto (Fig. 5). Cada vuelo duró tres segundos, con pausas de 10 segundos entre vuelos y se realizaron tres vuelos durante los 30 segundos.

Ataque: El rapaz se aproximó en picada hacia el lagarto. Primero se presentó el rapaz por medio de un desplazamiento lineal de 56 cm, a 50 cm de altura sobre el terrario, cuya sombra alertó al lagarto de la presencia del cernícalo, luego de lo cual, se simuló un ataque en picada con una velocidad de 0,5 metros/segundo. El modelo inició el descenso a 50 cm de altura sobre el suelo desde la esquina opuesta al lagarto,

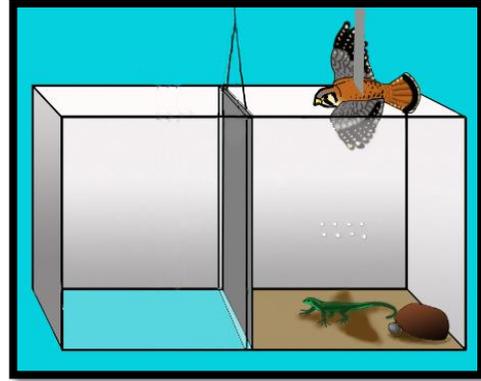


Figura 6.- Ataque del rapaz.

dirigiéndose hacia éste (Fig. 6) El rapaz tocó dos veces con las patas la zona dorsal del tronco del lagarto, y luego fue retirado a la misma velocidad utilizada en el descenso. Esto fue realizado en un período de 30 segundos.

3 Análisis

3.1 Filmaciones

Las filmaciones fueron reproducidas en un computador y analizadas directamente con un cronómetro y un contador para registrar el tiempo y la frecuencia de las conductas realizadas, respectivamente. Basado en estudios previos (Labra y Leonard 1999; Diego-Rasilla 2003; Labra 2008), se registraron diversas conductas, las que se detallan a continuación:

1.- *Tiempo en movimiento.* Cambios de posición y desplazamientos del individuo (Labra 2006), incluyendo además saltos y movimientos de cabeza. No considera los movimientos de cola.

Las variables 2, 3 y 4 son agrupaciones de distintas conductas que cumplen una función similar pero que no ocurrieron en un tiempo o frecuencia suficientemente altos para ser analizadas de forma independiente.

2.- *Exploración química.* Captación de señales químicas.

- *Lamidos.* Corresponden a protrusiones y retracciones rápidas de la lengua, lo que es considerado una medida de la exploración química (Labra 2006; Labra 2007).
- *Degluciones.* Abertura de la boca con la cabeza elevada, seguida por el abultamiento de la garganta y la protrusión de las orbitas oculares (Labra 2006).

3.- *Conductas evasivas.* Aquellas conductas que permiten eludir o desviar la atención del depredador con despliegues llamativos.

- *Saltos.* Movimientos verticales en los que el lagarto eleva velozmente al menos dos tercios de su cuerpo del sustrato.
- *Movimientos de cola.* Movimientos ondulantes de lado a lado de la cola completa o de su porción distal (Labra 2006).

4.- *Conductas de escape.* Permiten alejarse o evadir al depredador.

- *Tiempo de escape.* Incluye el tiempo total en que los individuos realizaron las siguientes conductas: correr, frotar el morro contra las paredes e intentar de escalar las paredes de la caja (Font y Desfilis 2002).
- *Tiempo en refugio.* Tiempo que el lagarto permaneció bajo el pocillo de greda, el cual disminuye la visibilidad del individuo al depredador (Cooper 2010).

5.- *Latencia post-estímulo.* Periodo de inmovilidad desde que se expone al sujeto al estímulo hasta que realiza el primer lamido o desplazamiento después de la ocurrencia del estímulo.

Dado que *L. chiliensis* es una especie que vocaliza, se registró la ocurrencia de chillidos en las distintas etapas experimentales. Estos no fueron considerados como conducta de escape debido a que su función no está clara.

Las primeras cuatro variables fueron medidas en las tres etapas experimentales (previo, durante y posterior al estímulo), mientras que la quinta sólo fue medida luego de exponer a los lagartos al estímulo.

Para cuantificar el efecto de los depredadores, el período previo al estímulo fue considerado la condición control (respuesta de exploración sin riesgo de depredación), y las mediciones de las respuestas observadas durante ese período fueron sustraídas de las respuestas observadas luego del estímulo (post estímulo). Estas diferencias (post - pre estímulo) fueron llamadas **cambios** conductuales, los que fueron utilizados en los distintos análisis estadísticos. No se realizaron comparaciones entre los periodos pre y durante el estímulo, pues los tiempos de estos son muy distintos (7 minutos y 30 segundos, respectivamente). Finalmente, la quinta variable, latencia post-estímulo, sólo fue analizada entre los tratamientos, dado que no tiene un equivalente pre- estímulo.

3.2 Estadística

Se determinó la normalidad de las variables usando la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Para los cambios, las variables que tuvieron distribuciones normales fueron: tiempo en movimiento y exploración química. La única variable que tuvo distribución normal para el periodo durante el estímulo fue el tiempo en movimiento. La latencia post-estímulo también fue normal. Para estas variables se determinó el efecto de la especie (*L. nitidus* vs. *L. chiliensis*), tipo de depredador (rapaz vs. culebra), tipo de situación con el depredador (ataque vs. presentación), y las interacciones entre estos efectos, con un ANDEVA parcialmente anidado de tres vías de medidas repetidas, seguido de la prueba a posteriori Diferencia Mínima Significativa (DMS). Estos análisis fueron realizados con el programa Statistica 7.0 (StatSoft, Inc., 2002, Tulsa, OK, USA).

El resto de las variables no resultaron normales, aun después de ser transformadas, y el efecto de los tratamientos en estas variables fue analizado con un ANDEVA de Friedman, seguido de la prueba de Comparaciones de Friedman (Conover). El efecto de la especie fue analizado con la prueba de Mann-

Whitney. Estos análisis fueron realizados con el programa BrightStat(c) (copyright 2006-2010 by D. Stricke).

Resultados

Cambios conductuales (post -pre estímulo)

Las especies difieren en su respuesta antidepredatoria, el movimiento y la exploración química fueron afectados sólo por la interacción entre la especie y la situación con el depredador (Tabla 1), *L. nitidus* disminuyó el movimiento (Fig. 7) y la exploración química (Fig. 8) luego de la exposición al estímulo en ambas situaciones con el depredador. En cambio, *L. chiliensis* presentó diferencias significativas entre la presentación y el ataque; el movimiento y la exploración química (Fig. 7 y 8) disminuyeron luego del ataque mientras que, luego de la presentación, el movimiento aumentó (Fig. 7) y la frecuencia de conductas de exploración química se mantuvo en sus valores pre-estímulo (Fig. 8).

Tabla 1: Resultados de ANDEVA de medidas repetidas para probar los efectos de la especie (Esp: comparaciones interespecíficas; *L. nitidus* o *L. chiliensis*), depredador (Dep: rapaz o culebra), situación con el depredador (Sit: presentación o ataque) y la interacción entre estas variables. F y p indican el valor del ANDEVA y la probabilidad respectivamente. Resultados en negrita indican $p < 0.05$.

Variable	Cambio Post-Pre					
	Especie	Depredador	Situación	Esp x Sit	Dep x Sit	Dep x Sit x Esp
	F (p)	F (p)	F (p)	F (p)	F (p)	F (p)
Movimiento	3.30 (0.08)	1.44(0.24)	2.39 (0.13)	4.40(0.04)	0.01 (0.91)	0.49 (0.49)
Exploración química	3.65 (0.06)	0.35 (0.56)	1.46 (0.23)	4.98 (0.03)	0.23 (0.63)	0.11 (0.74)
	Durante el estímulo					
Movimiento	2.75(0.11)	1.10 (0.30)	81.47 (0.00)	0.17 (0.68)	8.28 (0.01)	8.91(0.01)
	Post estímulo					
Latencia post-estímulo	0.94 (0.34)	1.05 (0.31)	0.20 (0.66)	0.88 (0.35)	10.30 (0.00)	0.13 (0.73)

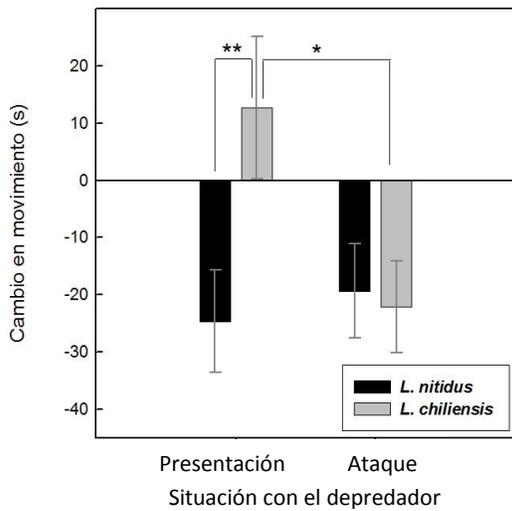


Figura 7.- Cambio promedio (\pm EE) de tiempo en movimiento de *Liolaemus nitidus* y *L. chiliensis* posterior - previo al estímulo para la presentación y el ataque de los depredadores. La línea de 0 indica la condición en que los valores de las variables previo y posterior al estímulo, tuvieron igual magnitud, por lo que los valores positivos y negativos indican mayores y menores valores posteriores al estímulo respectivamente. Prueba DMS $*=p<0.05$; $**=p<0.01$.

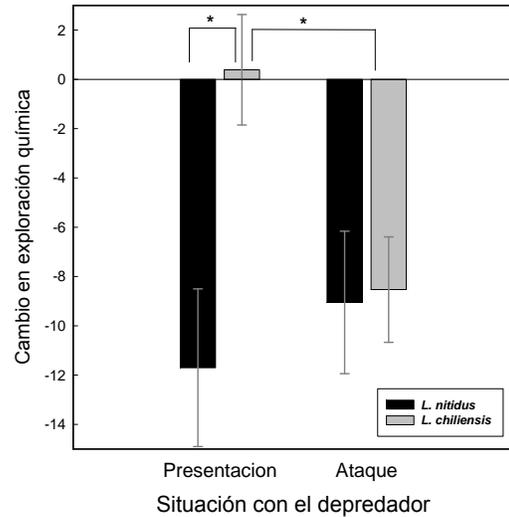


Figura 8.- Cambio promedio (\pm EE) en la frecuencia de exploración química de *Liolaemus nitidus* y *L. chiliensis* en la presentación y el ataque de los depredadores. Para explicaciones ver Fig. 5. Prueba DMS $*=p<0.05$

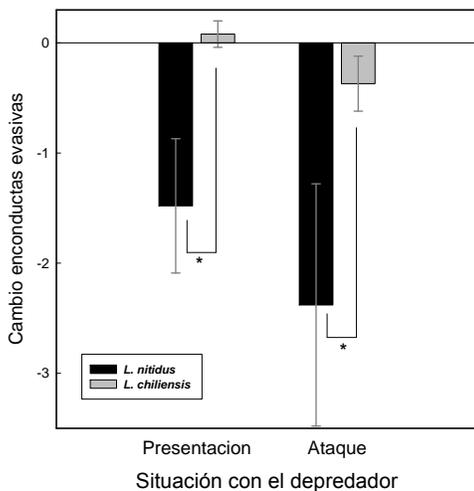


Figura 9.- Cambio promedio (\pm EE) en la frecuencia de comportamientos evasivos de *Liolaemus nitidus* y *L. chiliensis* en la presentación y el ataque de los depredadores. Prueba Mann-Whitney $*=p<0.05$

En las conductas evasivas, la especie tuvo un efecto significativo (Tabla 2), ya que *L. nitidus* disminuyó la exhibición de estas conductas luego de la presentación y del ataque de los depredadores, mientras que *L. chiliensis* mantiene su frecuencia pre-estímulo en ambas situaciones (Fig. 9). Las conductas evasivas no presentaron diferencias en ninguna de las dos especies entre las situaciones de presentación y ataque del depredador (Tabla 3, Fig. 9).

Las conductas de escape no presentaron diferencias entre ambas especies (Tabla 2), ni entre las situaciones de presentación y ataque de depredador (Tabla 3).

Tabla 2: Resultados de la prueba de Mann-Whitney comparando los efectos de los distintos tratamientos: depredador (Rapaz o Culebra), situación con el depredador (Pr: presentación o At: ataque), entre las especies de lagartos *L. nitidus* y *L. chiliensis*. U indica el valor de la prueba y p la probabilidad. Resultados en negrita indican $p < 0.05$. La exploración química para el cambio post-pre fue analizada con ANDEVA de medidas repetidas (Tabla 1).

Cambio Post -Pre							
		Exploración química		Conductas evasivas		Conductas de escape	
		U	p	U	p	U	p
Rapaz	Pr	--	--	149.5	0.15	173	0.56
	At	--	--	190	1	188	0.95
Culebra	Pr	--	--	118.5	0.01	162	0.37
	At	--	--	121.5	0.02	179	0.74
Durante el estímulo							
Rapaz	Pr	179.5	0.52	160	0.07	189	0.96
	At	138.5	0.05	102.5	0.01	170	0.57
Culebra	Pr	180.5	0.56	189	0.96	175	0.65
	At	180	0.63	111	0.02	161	0.41

Comportamientos durante la exposición al estímulo

Tabla 3: Resultados de la prueba de Friedman comparando los efectos de las dos situaciones con el depredador (presentación y ataque) en las variables no normales para ambas especies de lagartos (*L. nitidus* y *L. chiliensis*). X^2 y p indican el valor del resultado de la prueba y la probabilidad respectivamente. Resultados en negrita indican $p < 0.05$.

Cambio Post-Pre		
	<i>L. nitidus</i>	<i>L. chiliensis</i>
Variable	$X^2(p)$	$X^2(p)$
Conductas evasivas	2.29 (0.52)	6.43 (0.09)
Conductas de escape	1.15 (0.77)	5.53 (0.14)
Durante el estímulo		
Exploración química	8.31 (0.04)	1.83 (0.61)
Conductas evasivas	30.51 (<0.001)	5.23 (0.16)
Conductas de escape	40.32 (<0.001)	42.21 (<0.001)

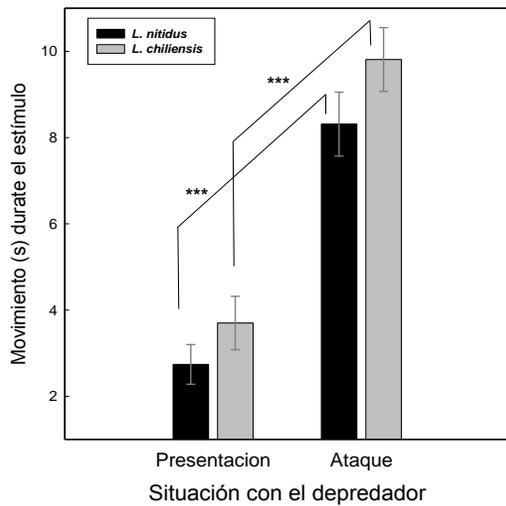


Figura 10.-Tiempo promedio (\pm EE) en movimiento de *Liolaemus nitidus* y *L. chiliensis* durante la presentación y el ataque de los depredadores. Prueba DMS ***= $p < 0.001$

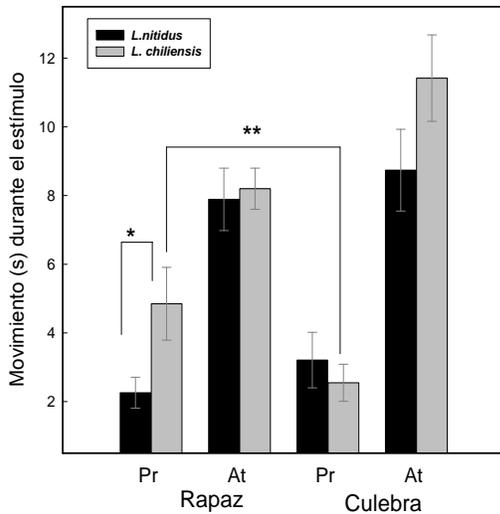


Figura 11.- Tiempo promedio (\pm EE) en movimiento de *Liolaemus nitidus* y *L. chiliensis* durante la presentación (Pr) y el ataque (At) de la culebra y el rapaz. Prueba DMS *= $p < 0.05$; **= $p < 0.01$

El movimiento fue afectado significativamente por la situación con el depredador (Tabla 1). Ambas especies de lagartos se mueven más durante el ataque del depredador que durante la presentación de este (Fig. 10). Además el movimiento fue afectado significativamente por la interacción entre las tres variables: especie, situación experimental y depredador (Tabla 1). *Liolaemus nitidus* no discrimina entre los depredadores, pues tuvo una cantidad de movimiento similar para una misma situación experimental con ambos (Fig. 11). Sin embargo, *L. chiliensis* varió su conducta en función del tipo de depredador durante la presentación, pues se movió más tiempo durante la presentación del rapaz que durante la de la culebra (Fig. 11). Además se movió más que *L. nitidus* durante la presentación del rapaz (Fig. 11) y tendió a moverse más que *L. nitidus* durante el ataque de la culebra, aun cuando esta diferencia no alcanzó significación estadística (Fig. 11). Frente a ambos depredadores, los lagartos se mueven por más tiempo durante el ataque que durante la presentación (Fig. 12).

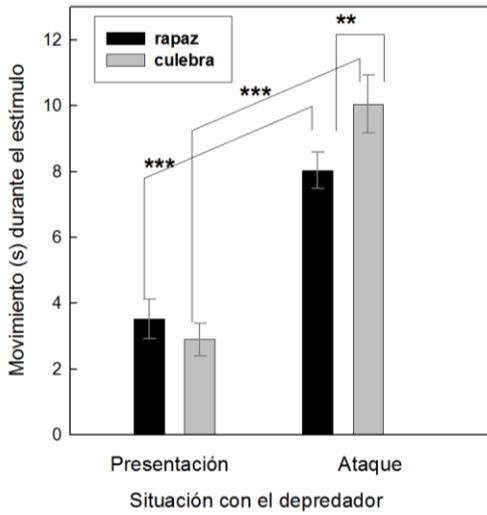


Figura 12.- Tiempo promedio (\pm EE) en movimiento de los lagartos frente al rapaz y la culebra durante la presentación o el ataque de los depredadores. Prueba DMS **= $p < 0.01$; ***= $p < 0.001$

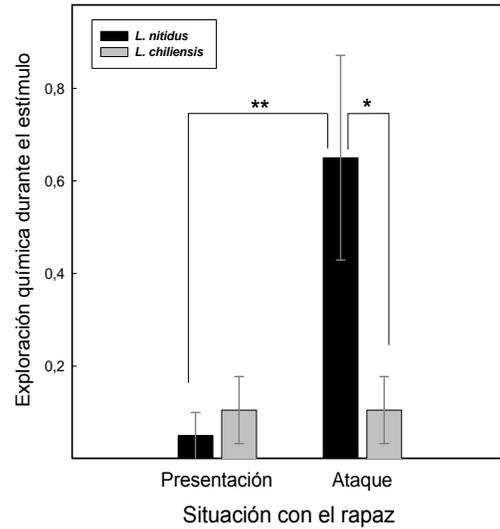


Figura 13.- Frecuencia promedio (\pm EE) de exploración química de *Liolaemus nitidus* y *L. chiliensis* durante la estimulación con el rapaz (presentación y ataque). Prueba Conover para la comparación intraespecífica y Mann-Whitney para la interespecífica *= $p < 0.05$; **= $p < 0.01$

Liolaemus nitidus realizó significativamente más exploración química durante el ataque que durante la presentación del rapaz (Tabla 3; Fig. 13). La exploración de esta especie durante el ataque fue mayor que la de *L. chiliensis* en esta misma situación (Fig. 13).

En cuanto a las conductas evasivas, éstas se realizaron con mayor frecuencia durante el ataque que durante la presentación de ambos depredadores en *L. nitidus*. Lo mismo ocurrió para *L. chiliensis* para el depredador culebra (Tabla 3; Fig. 14). Durante el ataque de ambos depredadores,

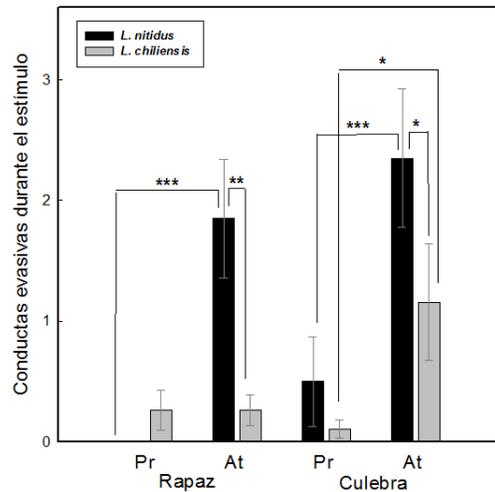


Figura 14.- Frecuencia promedio (\pm EE) de conductas evasivas de *Liolaemus nitidus* y *L. chiliensis* durante la presentación o ataque de los depredadores (rapaz o culebra). Prueba Conover para la comparación intraespecífica y Mann-Whitney para la interespecífica *= $p < 0.05$; **= $p < 0.01$; ***= $p < 0.001$

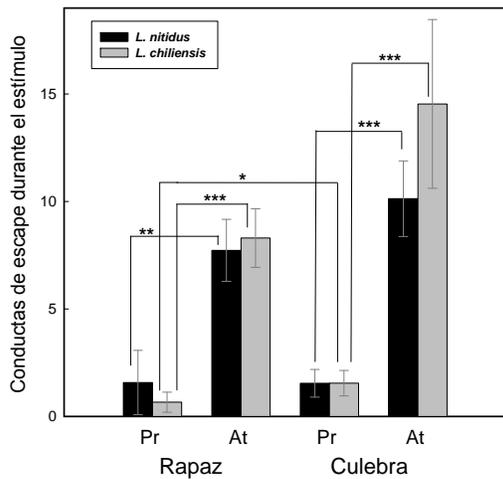


Figura 15.- Frecuencia promedio (\pm EE) de conductas de escape de *Liolaemus nitidus* y *L. chiliensis* durante la presentación o ataque de los depredadores (rapaz o culebra). Prueba Conover *= $p < 0.05$; **= $p < 0.01$; ***= $p < 0.001$

L. nitidus presentó con mayor frecuencia estas conductas que *L. chiliensis* (Fig. 14). Sin embargo, en la presentación del rapaz, *L. chiliensis* tiende a presentar una mayor frecuencia de conductas evasivas que *L. nitidus*.

Las conductas de escape se realizaron por más tiempo durante los ataques del rapaz y culebra que durante sus respectivas presentaciones en las dos especies de lagarto (Tabla 3; Fig. 15). Durante la presentación del estímulo, *L. chiliensis* escapó por más tiempo al exponerlo a la culebra (Fig. 15).

Comportamiento posterior a la exposición al estímulo

El período de latencia post-estímulo, fue afectado sólo por la interacción entre el tipo de depredador con la situación con el depredador (Tabla 1). El tipo de situación con el rapaz afectó de igual forma a ambas especies, presentando una latencia mayor luego de la presentación que del ataque del rapaz. Con la culebra la situación fue inversa; la latencia fue mayor en ambas especies para el ataque que para la presentación del depredador sin embargo esta diferencia no alcanzó significación estadística. Además,

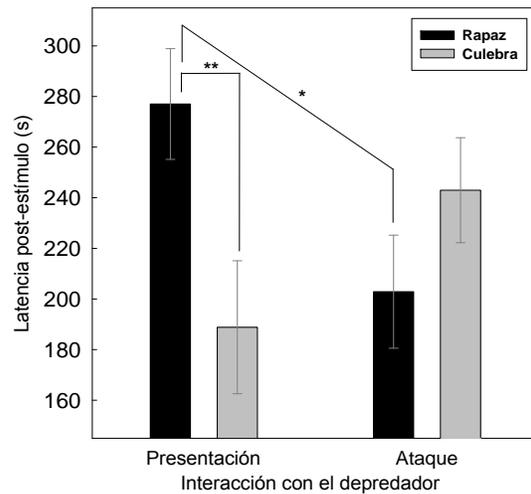


Figura 16.- Tiempo de latencia post-estímulo de los lagartos de los dos tipos de situación con ambos depredadores. Prueba DMS *= $p < 0.05$; **= $p < 0.01$

la presentación del rapaz determinó una latencia mayor que la presentación de la culebra (Fig. 16).

Discusión

Las respuestas exhibidas por *L. chiliensis* y *L. nitidus* indican que el hábitat, el tipo de depredador y el tipo de situación con los depredadores modulan sus respuestas antidepredatorias, y que ambas especies de *Liolaemus* son capaces de evaluar el riesgo de depredación al que están sometidos. A continuación se presenta una revisión y discusión de las capacidades de percepción de riesgo de depredación y el efecto del hábitat y tipo de depredador.

Percepción de riesgo

Ydenberg y Dill(1986) postularon que las presas son capaces de evaluar los costos y beneficios de exhibir respuestas antidepredatorias. En el caso de detectar a un depredador que se aproxima, la presa deberá evaluar en qué momento escapar y hacerlo cuando el coste de la huida sea menor que el de quedarse. Las presas de orientación visual pueden usar una variedad de claves asociadas a las amenazas para evaluar tales riesgos (e.g. dirección de aproximación, forma y tamaño; Carlile *et al.* 2006) y adoptar los comportamientos antidepredatorios que disminuyan dicho riesgo (Lima 1998; Carlile *et al.* 2006). En lagartos se ha determinado el uso de varias claves para tomar decisiones. Carlile *et al.*(2006) determinaron que la dirección de desplazamiento del depredador es crítica para evocar respuestas evasivas. La presentación al lagarto *Amphibolurus muricatus* de un modelo de rapaz que se acercaba de frente en su dirección, y luego el mismo modelo (aun de frente al lagarto) en retirada determinó diferencias conductuales. Pese a que las características del modelo eran las mismas (e.g. ojos frontales, cabeza redondeada, pico ganchudo y alas extendidas con las primarias desplegadas), *A. muricatus* solo presentó respuestas antidepredatorias cuando el modelo de depredador se acercaba, indicando que esta especie discriminó entre las características que determinan que la situación sea de alto (acercamiento del depredador) o bajo riesgo (retirada del depredador).

En el caso de las especies de *Liolaemus* aquí estudiadas, los modelos sólo fueron acercados a los lagartos durante el ataque, lo que gatilló claras respuestas antidepredatorias en el ataque y, en menor grado, en la presentación. Esto sugiere que estas especies de *Liolaemus* reconocieron las características del modelo y que determinaron los riesgos de depredación en cada situación, reconociendo al modelo como una amenaza de bajo o alto grado, lo que concuerda con lo encontrado por otros autores (Curio 1993).

***Liolaemus nitidus*: microhábitat abierto**

Durante la estimulación, *L. nitidus* respondió al ataque con más movimiento, conductas evasivas y de escape que en la situación de presentación independiente del depredador (Figs. 12, 14 y 15). Sin embargo, luego de la estimulación, estas tres conductas disminuyeron de manera similar en ambas situaciones experimentales y con ambos depredadores (Figs. 7 y 9). La exploración química también fue mayor durante el ataque que durante la presentación del rapaz, pero fue similar en ambas situaciones para la culebra (Fig. 14; Tabla 2). Luego de la estimulación la exploración química disminuyó de manera similar para ambas situaciones experimentales y ambos depredadores (Fig.10). Finalmente, la latencia post-estímulo fue similar después de la presentación y del ataque de la culebra, pero fue mayor luego de la presentación que del ataque del rapaz (Fig.18).

Para los reptiles como *L. nitidus* que se encuentran en ambientes donde la complejidad estructural vegetal es baja con pocas barreras visuales, el rápido escape ante depredadores que ataquen desde el aire o tierra resulta esencial e igualmente importante para la sobrevivencia (Martín y López 2005).

Entre los comportamientos exhibidos por *L. nitidus* durante las situaciones experimentales de depredación, destacaron las conductas evasivas de saltos y movimientos de cola, los cuales fueron desplegados principalmente durante los ataques de ambos depredadores. Estos comportamientos contrastan con los de *L. chiliensis*, el cual saltó con muy poca frecuencia (Fig.14). La conducta de saltos

contribuiría a hacer al depredador errar el blanco de ataque, disminuyendo la probabilidad de daño o de captura (Caro *et al.* 2004).

La conducta de movimiento de cola, es también importante en estos ambientes, ya que algunas especies de lagartos realizan movimientos de cola que llaman la atención del depredador, lo cual dirige el ataque hacia esta parte prescindible del cuerpo, la que puede ser autotomizada (habilidad de desprender la cola en respuesta al ataque de un depredador; Bateman y Fleming 2009), pero regenerada posteriormente, no siendo esencial para la sobrevivencia inmediata (Doughty y Shine 1998; Telemeco *et al.* 2011).

La disminución del movimiento, conductas evasivas y de escape y exploración química después de las exposiciones a estímulos depredatorios son congruentes con la vida en un hábitat de gran visibilidad. En general, en situaciones de riesgo de depredación los animales presentan una marcada disminución de sus movimientos, pues de esta manera logran reducir la probabilidad de ser detectados y atacados cuando el riesgo es alto (Lima y Dill 1990; Lima 1998). La inmovilidad disminuye la detectabilidad de la presa, ya que muchos depredadores tienen sensibilidad visual al movimiento (Ruxton *et al.* 2004) y tienden a capturar más presas cuando ellas están en movimiento (Skelly 1994). Una disminución de actividad asociada a eventos de depredación se ha reportado anteriormente en reptiles, los que presentan tiempos de recuperación más largos en condiciones de alto riesgo depredatorio (Burghardt y Greene 1988). En el caso de *L. nitidus* sin embargo, la disminución de las cuatro conductas analizadas fue similar luego de la presentación y ataque de depredadores, lo que indicaría que ambos eventos son potencialmente riesgosos en el tiempo que sigue al encuentro con el depredador, dado el ambiente de alta detectabilidad visual en que habita esta especie.

La única conducta que fue similar durante la presentación y ataque correspondió a la exploración química con la culebra. Esta similitud indicaría que *L. nitidus* no discrimina el nivel de riesgo para este depredador, exhibiendo un nivel similar de esta conducta en ambas situaciones. En contraste con lo que ocurre con la culebra, *L. nitidus* realiza significativamente más exploración química durante el

ataque del rapaz que durante la presentación de éste (Fig. 11), como ocurre con el resto de las conductas analizadas. Esta conducta exploratoria tiene la desventaja de hacer mas detectable al animal para el depredador siendo poco claro por qué aumenta durante el ataque de un depredador dotado de muy buenas capacidades visuales como el rapaz y se mantenga estable durante el ataque de la culebra, cuya habilidad visual es menor. Sin embargo existen antecedentes en lagartos de que los lamidos incrementan en situaciones de alto estrés (Greenberg 1993), conducta que les permite obtener una mejor información de su entorno en situaciones de alto riesgo.

***Liolaemus chiliensis*: microhábitat cerrado**

Liolaemus chiliensis respondió a ambas situaciones de depredación con un patrón general similar al de *L. nitidus*, ya que reaccionó con mayor movimiento, conductas evasivas y de escape durante el ataque que durante la presentación de los depredadores (Figs. 12, 14 y 15). Sin embargo, *L. chiliensis* respondió durante la presentación con mayor movimiento con el rapaz que con la culebra y el movimiento durante la presentación del rapaz fue mayor que el de *L. nitidus* en esta situación (Fig. 11). Las respuestas evasivas de *L. chiliensis* en tanto, fueron menores que las de *L. nitidus* durante el ataque de ambos depredadores (Fig. 14). La conducta de escape fue mayor ante la presentación de la culebra que la del rapaz (Fig. 15).

La conducta de exploración química en esta especie, en contraste con las otras conductas analizadas, fue similar durante las situaciones de presentación y el ataque de ambos depredadores (Fig. 13).

Luego de la estimulación, la conducta de *L. chiliensis* difirió de la de *L. nitidus* en varios aspectos. En la especie arbustiva el movimiento, las conductas evasivas y la exploración química aumentaron luego de la presentación y disminuyeron luego del ataque de ambos depredadores (Figs. 7, 8 y 9). Las conductas de escape, en tanto, fueron similares después de ambas situaciones de depredación con los dos depredadores (Tabla 2).

La mayor cantidad de movimiento con que *L. chiliensis* reaccionó frente a la presentación del rapaz respecto al exhibido ante la culebra, y también respecto a *L. nitidus* frente al rapaz, indicaría que la especie arbustiva percibe al depredador aéreo como una importante amenaza, de la cual es posible alejarse movilizándose pero sin exhibir conductas evasivas que desvíen la atención del depredador como saltos y movimientos de cola, que no se pueden expresar ni detectar adecuadamente por depredadores en un ambiente de poca visibilidad. Debido a que la cola es importante para el movimiento en ambientes arbóreos (Gillis et al. 2009), desprenderse de ella puede ser especialmente costoso para *L. chiliensis*, lo que explicaría que los movimientos de cola fueron utilizados en menor medida que en *L. nitidus*. Es consistente con esta consideración que sólo 21% de los individuos de *L. chiliensis* capturados para este estudio presentaron colas autotomizadas, en contraste con un 40% de los individuos de *L. nitidus* estudiados. Estas proporciones son coincidentes con los valores de 30 y 56 % de colas cortadas o en regeneración que Nuñez y Yañez (1984) reportaron para *L. chiliensis* y *L. nitidus*, respectivamente, en la colección herpetológica del Museo de Historia Natural.

Aun cuando *L. chiliensis* reaccionó con mayor movimiento durante la presentación del rapaz, la mayor conducta de escape que desplegó ante la presentación de la culebra que ante la del rapaz, indica que este depredador también representa una amenaza importante. Las conductas de escape expresadas en este caso probablemente facilitan un alejamiento con mayor velocidad que ante el rapaz, pues las culebras pueden acceder a presas pequeñas y ágiles, como los lagartos, incluso cuando ellos están dentro de la vegetación (Kacolis et al. 2008).

Las diferencias que presenta *L. chiliensis* respecto a *L. nitidus* en las conductas exhibidas con posterioridad a la exposición a depredadores también pueden ser relacionadas con diferencias de las circunstancias de depredación en sus respectivos hábitats. La especie arbustiva presentó disminuciones en la cantidad de movimiento, conductas evasivas y exploración química solo después del ataque y no después de las exposiciones a los depredadores. Estos resultados sugieren que *L. chiliensis* percibe la presentación de los depredadores como un

riesgo relativamente bajo, lo que resulta consistente con su preferencia por hábitats con gran cobertura vegetal.

Liolaemus chiliensis presentó una mayor disminución de movimiento durante la presentación de la culebra que del rapaz (Fig. 13), indicando la adopción de una estrategia que permite más crípsis durante la presentación del depredador terrestre.

Durante la presentación y ataque de los dos depredadores utilizados en este estudio, nunca se registró la exhibición del chillido de *L. chiliensis*. La ausencia de éste en las situaciones experimentales utilizadas contribuye a descartar un rol como respuesta antidepredatoria primaria, disuasiva de la persecución (Hasson 1991; Caro 1995) y que evite el costo energético de la interacción depredatoria (Hasson 1997; Leal 1999). El chillido de *L. chiliensis* es producido sólo durante la manipulación por el experimentador (Constanzo, obs. pers.; Carothers *et al.* 2001), lo que sería equivalente a la etapa de subyugación por el depredador. Sin embargo, es posible que este chillido cumpla un rol de advertencia para conspecíficos. En especies que viven en grupos familiares, es más probable la evolución de chillidos de advertencia que permitan beneficiar al menos a la pareja reproductiva y su descendencia del peligro inminente (Zuberbühler *et al.* 1999). Esta especie no vive en densidades poblacionales altas ni en grupos familiares numerosos, pero es frecuente observar a parejas de macho y hembra compartiendo un mismo arbusto (Constanzo, obs. pers.). Es posible así, que esta conducta sea una señal acústica de alerta para la pareja en un ambiente donde la posibilidad de detectar un ataque mediante la vista es reducida.

Las diferencias conductuales entre ambas especies de *Liolaemus* en las situaciones experimentales de depredación pueden ser relacionadas con el tipo de microhábitat ocupado por ellas. Sin embargo, las poblaciones de ambas especies se encontraban en localidades con distinto grado de perturbación antrópica, lo que podría determinar diferencias en las respuestas antidepredatorias entre ambas especies. El sitio de colecta de *L. nitidus* tiene una mayor presencia de humanos y mascotas, lo que pudo condicionar a estos ejemplares a reaccionar de manera

más homogénea durante la presentación de los dos depredadores utilizados en este estudio. Además las similares respuestas de *L. nitidus* luego de la presentación y el ataque de los depredadores podrían estar relacionadas con el mayor riesgo de depredación a que está sometido. Situaciones de este tipo han sido reportadas por Riechert y Hedrick (1990) en un estudio en el que arañas sometidas a un riesgo de depredación alto responden con una latencia post estímulo mayor que arañas criadas en laboratorio en ausencia de sus depredadores naturales.

Las diferencias entre las especies de *Liolaemus* estudiadas en esta memoria sugieren que las distintas estrategias antidepredatorias exhibidas están relacionadas con la estructura de sus respectivos hábitats. Además, las diferencias que presentan estas especies en algunas respuestas a las distintas interacciones con los depredadores, indican que estos lagartos serían capaces de estimar el riesgo de depredación en función del tipo de depredador y en función del tipo de situación a la que son expuestos con los depredadores. Estos resultados muestran la importancia de considerar al microhábitat como modelador en la evolución de estrategias antidepredatorias particulares en distintas especies.

Agradecimientos

Agradezco la Fundación Guillermo Puelma (Universidad de Chile) por otorgarme las becas de apoyo económico para exponer los resultados de esta investigación en diversos congresos y me permitieron enfocar mis esfuerzos en terminar esta memoria, a Oscar Acevedo, Fernanda Norambuena, Gabriela Silva, Misque Hoare, Andrea Zapata, Marta Mora y Félix Urra por su asistencia en terreno y apoyo incondicional, a Nelson Velázquez por sus diversos aportes a mi trabajo, a Mario Penna por sus comentarios a versiones previas de esta memoria, a mis padres por su apoyo incondicional, a Patricio Zambrano por las pausas que me permitieron seguir adelante, y a Antonieta Labra por su invaluable paciencia y apoyo, por sus consejos, preocupación y motivación. Este estudio fue financiado por el Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONDECYT 1090251).

BIBLIOGRAFÍA

- **BATEMAN, P. W.; FLEMING, P. A.** 2009. To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *J. Zool.* 277:1-14.

- **BAUWENS, D.; THOEN, C.** 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Anim. Ecol.* 50:733-743.

- **BECK, D. D.; JENNINGS, R. D.** 2003. Habitat use by Gila monsters: the importance of shelters. *Herpetological Monographs* 17:111 - 129.

- **BENNETT, A. F.** 1990. Thermal dependence of locomotor capacity. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 259:253-258.

- **BRAÑA, F.** 1993. Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos* 66:216-222.

- **BULL, C. M.; BURZACOTT, D.; SHARRAD, R. D.** 1989. No competition for resources between two tick species at their parapatric boundary. *Oecologia.* 79:558-562.

- **BURGHARDT, G. M.; GREENE, H. W.** 1988. Predator simulation and duration of death feigning in neonate hognose snake. *Anim. Behav.* 36:1842-1843.

- **CARLILE, P. A.; PETERS, R. A.; EVANS, C. S.** 2006. Detection of a looming stimulus by the Jacky dragon: selective sensitivity to characteristics of an aerial predator. *Anim. Behav.* 72:553-562.

- **CARO, T. M.** 1995. Pursuit-deterrence revisited. *Trends Ecol. Evol.* 10:500-503.

- **CARO, T. M.; GRAHAM, C. M.; STONER, C. J.; VARGAS, J. K.** 2004. Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Anim. Behav.* 67:205-228.

- **CAROTHERS, J. H.; GROTH, J. G.; JAKSIC, F. M.** 2001. Vocalization as a response to capture in the central Chilean lizard *Liolaemus chiliensis* (Tropiduridae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 36:93-94.

- **CLAUSE, A. R.; CAPALDI, E. A.** 2006. Caudal autotomy and regeneration in lizards. *J. Exp. Zool.* 305:965-973.

- **COOPER, W. E., JR.** 1997. Factors affecting risk and cost of escape by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): predator speed, directness of approach, and female presence. *Herpetologica* 53:464-474.

- **COOPER, W. E., JR.** 2010. Pursuit deterrence varies with predation risks affecting escape behaviour in the lizard *Callisaurus draconoides*. *Anim. Behav.* 80:249-256.

- **CURIO, E.** 1993. Proximate and developmental aspects of antipredator behavior. *Adv. Study Behav.* 22:135-238.

- **CHRISTENSEN, B.; PERSSON, L.** 1993. Species-specific antipredatory behaviours: in different habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:1- 9.

- **DÍAZ-GÓMEZ, J. M.; LOBO, F.** 2006. Historical biogeography of a clade of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) based on ancestral areas

and dispersal-variance analysis (DIVA). Pap. Avulsos Zool. 46:261-274.

- **DIEGO-RASILLA, F. J.** 2003. Influence of predation pressure on the escape behaviour of *Podarcis muralis* lizards. Behav. Processes 63:1-7.

- **DITTMAR, K.; MORANDO, M.; AVILA, L.**2004. Description of a new pterygosomatid mite (Acari, Actinedida: Pterygosomatidae) parasitic on *Liolaemus* spp. (Iguania: Liolaemini) from Argentina. Zootaxa 521:1-6.

- **DOUGHTY, P.; SHINE, R.** 1998. Reproductive energy allocation and long-term energy stores in a viviparous lizard (*Eulamprus tympanum*). Ecology 79:1073-1083.

- **EDMUNDS, M.** 1974. Defence in animals: a survey of anti-predator defences. New York.

- **ENDLER, J. A.** 1984. Progressive background in moths, and a quantitative measure of crypsis. Biol. J. Linn. Soc. Lond. 22:187-231.

- **ENDLER, J. A.** 1986. Defense against predators. En: Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates (M. E. Feder y G. V. Lauder, eds). University of Chicago Press, Chicago, Illinois, p. 109-134.

- **EVANS, C. S.; MACEDONIA, J. M.; 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.

- **FONT, E.; DESFILIS, E.** 2002. Chemosensory recognition of familiar and unfamiliar conspecifics by juveniles of the Iberian wall lizard *Podarcis hispanica*. *Ethology* 108:319-330.

- **FORD, N.** 1986. The role of pheromone trails in the sociobiology of snakes. En: *Chemical Signals in Vertebrates IV* (D. M.-S. D. Duvall, and R. Silverstein, ed). Plenum Press, New York, p. 261-278.

- **GILLIS, G. B.; BONVINI, L. A.; IRSCHICK, D. J.** 2009. Losing stability: tail loss and jumping in the arboreal lizard *Anolis carolinensis*. *J. Exp. Biol.* 212:604-609.

- **GREENBERG, N.** 1993. Tongue-flicking and exploratory behavior in *Anolis carolinensis*. *Brain Behav. Evol.* 41:210-218.

- **GREENE, H. W.; JAKSIC, F. M.** 1992. The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, *Philodryas chamissonis* and *Tachymenis chiliensis* (Colubridae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 65:485-493.

- **HALPERN, M.; FRUMIN, N.** 1979. Roles of the vomeronasal and olfactory systems in prey attack and feeding in adult garter snakes. *Physiol. Behav.* 22:1183-1189.

- **HALLOY, M.; ETHERIDGE, R.; BURGHARDT, G. M.** 1998. To bury in sand: Phylogenetic relationships among lizard species of the boulengeri group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs* 12:1-37.

- **HASSON, O.** 1991. Pursuit-deterrent signals: communication between prey and predator. *Trends Ecol. Evol.* 6:325-329.

- **HASSON, O.** 1997. Towards a general theory of biological signaling. *J. Theor. Biol.* 185:139-156.

- **HERREL, A.; JAMES, R. S.; VAN DAMME, R.** 2007. Fight versus flight: physiological basis for temperature-dependent behavioral shifts in lizards. *J. Exp. Biol.* 210:1762-1767.

- **HUHEEY, J. E.** 1976. Studies in warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian-Müllerian spectrum: a model for Müllerian mimicry. *Evolution* 30:86-93.

- **JAKSIC, F. M.; GREENE, H. W.; SCHWENK, K.; SEIB, R. L.** 1982. Predation upon reptiles in mediterranean habitats of Chile, Spain and California: A comparative analysis. *Oecologia* 53:152-159.

- **KACOLIRIS, F. P.; GUERRERO, E.; MOLINARI, A.; WILLIAMS, J.** 2009. Nadando debajo de la arena: observaciones sobre un peculiar comportamiento en *Liolaemus multimaculatus*. *Cuad. herp.* 23:97-99.

- **KACOLIRIS, F. P.; HORLENT, N.; WILLIAMS, J.** 2006. Herpetofauna, coastal dunes, Buenos Aires Province, Argentina. *Check List* 2:15 - 21.

- **KACOLIRIS, F. P.; WILLIAMS, J. D.; SÁNCHEZ VÉLIZ, G.; RAFAEL, A.** 2008. Observaciones sobre el uso de cavidades en la arena por parte de la lagartija de los médanos (*Liolaemus Multimaculatus*). *Cuad. herp.* 22:87-89.

- **KAVALIERS, M.; CHOLERIS, E.** 2001. Antipredator responses and defensive behavior: ecological and ethological approaches for the neurosciences. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 25:577-586.

- **KETTLEWELL, H. B. D.** 1955. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity* 9:323-342.

- **KRALL, B. S.; BARTLET, R. J.; LEWIS, C. J.; WHITMAN, D. W.** 1999. Chemical defense in the stink bug *Cosmopepla bimaculata*. J. Chem. Ecol. 25:2477-2494.

- **LABRA, A.** 2006. Chemoreception and the assessment of fighting abilities in the lizard *Liolaemus monticola*. Ethology 112:993-999.

- **LABRA, A.** 2007. The peculiar case of an insectivorous iguanid lizard that detects chemical cues from prey. Chemoecology 17:103-108.

- **LABRA, A.** 2008. Sistemas de comunicación en reptiles. En: Herpetología de Chile (M. A. Vidal y A. Labra, eds). Science Verlag, Santiago, Chile, p. 547-577.

- **LABRA, A.; LEONARD, R.** 1999. Intraspecific variation in antipredator responses of three species of lizards (*Liolaemus*): Possible effects of human presence. J. Herpetol. 33:441-448.

- **LABRA, A.; PIENAAR, J.; HANSEN, T. F.** 2009. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. Am. Nat. 174:204-220.

- **LABRA, A.; SUFÁN-CATALÁN, J.; SOLIS, R.; PENNA, M.** 2007. Hissing sounds by the lizard *Pristidactylus volcanensis*. Copeia 2007:1019-1023.

- **LEAL, M.** 1999. Honest signalling during prey-predator interaction in the lizard *Anolis cristatellus*. Anim. Behav. 58:521-526.

- **LEAL, M.; RODRÍGUEZ-ROBLES, J. A.** 1995. Antipredator responses of *Anolis cristatellus* (Sauria, Polychrotidae). Copeia 1995:155-161.

- **LIMA, S. L.** 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Adv. Study Behav.* 27:215-290.

- **LIMA, S. L.; DILL, L. M.**1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68:619-640.

- **LOBOS, G.; ESCOBAR, M. A. H.; THOMSON, R. F.; ALZAMORA, A.**2009. *Philodryas chamissonis* (long-tailed snake) and *Liolaemus nitidus*. Predation determined by PIT tag. *Herpetol. Rev.* 40:358.

- **LOSOS, J. B.; MOUTON, P. L. N.; BICKEL, R.; CORNELIUS, I.; RUDDOCK, L.** 2002. The effect of body armature on escape behaviour in cordylid lizards. *Anim. Behav.* 64:313–321.

- **MAPPES, J.; MARPLES, N.; ENDLER, J. A.** 2005. The complex business of survival by aposematism. *Trends Ecol. Evol.* 20:598-603.

- **MARTÍN, J.; LÓPEZ, P.** 1995. Influence of habitat structure on the escape tactics of the lizard *Psammodromus algirus*. *Can. J. Zool.* 73:129-132.

- **MARTÍN, J.; LÓPEZ, P.** 2005. Wall lizards modulate refuge use through continuous assessment of predation risk level. *Ethology* 111:207-219.

- **MASON, R. T.; PARKER, M. R.** 2010. Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *J. Comp. Physiol. A.* 196:729-749.

- **MELLA, J. E.** 2005. Guía de campo reptiles de Chile: Zona central. En: (A. P. Peñaloza , F. F. Novoa y M. Contreras, eds). Centro de Ecología Aplicada Ltda, Santiago, Chile, p. xii + 147

- **MORENO, R.; NAVARRO, J.; ITURRA, P.; VELOSO, A.**1987. The karyotype of *Philodryas chamissonis* (Colubridae). Identification of nucleolar organizer region (NOR) and sex chromosomes by banding methods. *Rev. Bras. Genet.* 10:497-506.

- **NÚÑEZ, H.; YAÑEZ, J. L.**1984. Tails of the *Liolaemus* lizards - Autotomy and the influence to predation. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 19:1-8.

- **OPPLIGER, A.; CÉLÉRIER, M. L.; CLOBERT, J.**1996. Physiological and behaviour changes in common lizards parasitized by haemogregarines. *Parasitology* 113:433-438.

- **OUATTARA, K.; LEMASSON, A.; ZUBERBÜHLER, K.** 2009. Anti-predator strategies of free-ranging Campbell's monkeys. *Behaviour* 146:1687-1708.

- **OWINGS, D. H.; VIRGINA, R. A.** 1978. Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Ethology* 46:58-70.

- **PEARLSTINE, E. V.; THOMPSON, D. B.** 2004. Geographic variation in morphology of four species of migratory raptors. *J. Raptor Res.* 38:334-342.

- **PETERSON, J. A.; BLAUSTEIN, A. R.** 1991. Unpalatability in anuran larvae as a defense against natural salamander predators. *Ethol. Ecol. Evol.* 3:63-72.

- **PIETREK, A. G.; WALKER, R. S.; NOVARO, A. J.** 2009. Susceptibility of lizards to predation under two levels of vegetative cover. *J. Arid Environ.* 73:574-577.

- **RICE, S. H.** 1985. An anti-predator chemical defense of the marine pulmonate gastropod *Trimusculus reticulatus* (Sowerby). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 93:83-89.

- **RIECHERT, S. E.; HEDRICK, A. V.** 1990. Levels of predation and genetically based anti-predator behaviour in the spider, *Agelenopsis aperta*. *Anim. Behav.* 40:679-687.

- **ROBINSON, M. H.** 1969. Defense against visually hunting predators. *Evol. Biol.* 3:225-59.

- **RUXTON, G. D.; SHERRATT, T. N.; SPEED, M. P.** 2004. Avoiding attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry. Oxford University Press, Oxford.

- **SCOTT, N. J.** 1976. The choice of perch dimensions by lizards of the Genus *Anolis* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *J. Herpetol.* 10:75 - 84.

- **SCHALL, J. J.; BENNETT, A. F.; PUTMAN, R. W.** 1982. Lizards infected with malaria: physiological and behavioural consequences. *Science.* 217:1057-1059.

- **SCHULTE, J. A.; LOSOS, J. B.; CRUZ, F. B.; NÚÑEZ, H.** 2004. The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini). *J. Evol. Biol.* 17:408-420.

- **SEYFARTH, R. M.; CHENEY, D. L.; MARLER, P.** 1980. Monkey responses to three different alarm calls: evidence for predator classification and semantic communication. *Science* 210:801-803.

- **SHERBROOKE, W. C.** 2008. Antipredator responses by Texas horned lizards to two snake taxa with different foraging and subjugation strategies. *J. Herpetol.* 42:145-152.

- **SKELLY, D. K.** 1994. Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. *Anim. Behav.* 47:465-468.

- **SMITH, D. G.** 1997. Ecological factors influencing the antipredator behaviors of the ground skink, *Scincella lateralis*. *Behav. Ecol.* 8:622-629.

- **SNELL, H. L.; JENNINGS, R. D.; SNELL, H. M.; HARCOURT, S.** 1988. Intrapopulation variation in predator-avoidance performance of Galapagos lava lizards: the interaction of sexual and natural selection. *Evol. Ecol.* 2:353-369.

- **SORCI, G.; CLOBERT, J.** 1995. Effects of maternal ectoparasite load on offspring life-history traits in the Common Lizard (*Lacerta vivipara*). *J. Evol. Biol.* 8:711-723.

- **SPITZE, K.** 1992. Predator-mediated plasticity of prey life history and morphology: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *Am. Nat.* 139:229–247.

- **TELEMECO, R. S.; BAIRD, T. A.; SHINE, R.** 2011. Tail waving in a lizard (*Bassiana duperreyi*) functions to deflect attacks rather than as a pursuit-deterrent signal. *Anim. Behav.* 82:369-375.

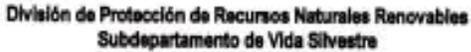
- **TEMPLETON, C. N.; SHRINER, W. M.** 2004. Multiple selection pressures influence Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*) antipredator behavior. *Behav. Ecol.* 15:673-678.

- **WATKINS - COLWELL, G. J.** 1997. Approach distance in Galapagos lava lizards (*Microlophus*(= *Tropidurus*), Tropiduridae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 33:118-125.

- **YDENBERG, R. C.; DILL, L. M.** 1986. The economics of fleeing from predators. *Adv. Study Behav.* 16:229–249.
- **ZUBERBÜHLER, K.; JENNY, D.; BSHARY, R.** 1999. The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology* 105:477-490.

Anexo 1.






Asesor: Mariana
EXENTA

AUTORIZA A LA SEÑORA ANTONIETA LABRA LILLO, LA CAPTURA DE REPTILES CON FINES CIENTÍFICOS.

SANTIAGO, 20 NOV 2009

Nº **7266** / VISTOS: Lo solicitado por el interesado con fecha 6 de octubre de 2009; la Ley 19.473; el Decreto de Agricultura Nº 5 de 1998; la Resolución Nº 2.073 de 2003 del Director Nacional del Servicio Agrícola y Ganadero; y, la Ley Nº 18.755, Orgánica de este Servicio.

RESUELVO

PRIMERO: Autorízase a la Sra. Antonieta Labra Lillo, RUT Nº9.033.870-6, de la Universidad de Chile, Facultad de Medicina, domiciliada en Montecarmelo 030, Depto. A35, Providencia, Santiago, la captura de reptiles, bajo las condiciones de la presente resolución.

SEGUNDO: Se autoriza la captura, de 30 individuos de la especie *Liolaemus nitidus*, 30 individuos de la especie *Liolaemus chilensis* y 20 ejemplares de *Philodryas chamissonis*, mediante captura manual y lazos.

Las capturas se autorizan en Curacaví, y Cajón del Maipo, Región Metropolitana, a contar desde la fecha de esta resolución y hasta el 31 de diciembre de 2010.

Se autoriza el traslado, como único lugar de destino de los ejemplares colectados, al laboratorio de Instituto de Ciencias Biomédicas de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile, ubicado en Avda. Independencia 1027, Santiago, para la realización del estudio "Comunicación multisensorial en lagartos: una comparación intra e interespecífica".

Se autoriza además la participación en las actividades de captura, de los señores Patricio Chacón RUT Nº4.437.863-9 y Daniel Benítez, RUT Nº13.090.358-4.

Los individuos autorizados de colecta deberán ser trasladados en recipientes individuales, que cuenten con la temperatura, humedad y ventilación adecuadas durante todo el trayecto hacia el laboratorio.

Los ejemplares capturados en el medio silvestre y su descendencia, en el caso de reproducción en cautiverio, no podrán ser comercializados ni enajenados.

La liberación de los individuos colectados una vez terminado el estudio, deberá ser en el mismo lugar donde fueron capturados, para lo cual se deberá dar aviso al SAG de la Región correspondiente con 10 días de antelación.

Los ejemplares deberán ser mantenidos en condiciones tales que aseguren su adecuado bienestar durante todo el proceso de estudio.

En caso que ocurra la muerte de un ejemplar se deberá dar aviso inmediato al SAG de la Región Metropolitana.

En el caso de encontrar, en las actividades de terreno, un ejemplar vivo de alguna especie protegida que se encuentre dañado, los investigadores deberán dar aviso de inmediato a personal de las oficinas del SAG correspondiente para ser trasladados a un centro de rehabilitación.

Para las capturas, deberá contarse con la autorización expresa de la Corporación Nacional Forestal, en caso que éstas se realicen dentro de Areas Silvestres Protegidas del Estado, o de los respectivos propietarios, en caso de realizarse fuera de ellas.

TERCERO: En forma previa a las capturas, con al menos 10 días hábiles de anticipación, la Sra. Labra, deberá informar por escrito, a la Dirección Regional SAG Región correspondiente al sitio de captura, los sitios y fechas específicos de captura, además de un número de teléfono y/o dirección de correo electrónico de contacto. Los funcionarios del SAG podrán participar en las actividades de terreno si así lo requirieran.

CUARTO: Una vez concluidas las actividades de terreno, la Sra. Labra, deberá enviar, en un plazo máximo de 30 días, a la Dirección Regional SAG Región Metropolitana y a la División de Protección de Recursos Naturales Renovables, un informe donde señale la cantidad de ejemplares capturados según especie, así como detalles acerca del esfuerzo de captura empleado. Asimismo deberá indicar las localidades de captura en forma georeferenciada (coordenadas UTM, DATUM WGS84), según planilla adjunta. En caso de existir alguna publicación originada en la autorización otorgada, se deberá enviar copia de las mismas, debiendo hacer referencia en ellas del permiso expedido.

En el caso que la captura de los individuos no sea efectuada, los interesados deberán informar el hecho a la División de Protección de Recursos Naturales Renovables.

QUINTO: Toda infracción a las disposiciones contenidas en la Ley de Caza y su Reglamento, y a la autorización que se ha otorgado será sancionada por el Servicio Agrícola y Ganadero.

ANÓTESE Y COMUNÍQUESE



MARIO LAGOS SUBIABRE
JEFE (S) DIVISIÓN DE PROTECCIÓN
RECURSOS NATURALES RENOVABLES

CCOMAV
DISTRIBUCIÓN
Sra. Antonieta Labra, Montecarmelo 030, depto A 35, Providencia
Director Regional SAG Región Metropolitana
DIPROREN
Of. de Partes

Anexo 2.



División de Protección de Recursos Naturales Renovables
Subdepartamento de Vida Silvestre

Vida Silvestre N° M1-210.2010



EXENTA

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

SANTIAGO, 18 FEB 2010

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

CONSIDERANDO

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

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

RESUELVO

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

- Ampliar las áreas de captura al El Tabo, Región de Valparaíso, San Gabriel, Cerro Provincia, El Melocotón, El Manzano, Isla de Maipo, Lonquén, Melipilla, Camino Farellones y Chicureo en la Región Metropolitana.
- Autorizar solamente la participación de los señores Gabriela Silva RUT N°15.622.148-1, Marcela Vidal, RUT N°12.789.454-K, Mario Penna, RUT N°6.362.573-6, Misque Sol Hoare, RUT N°16.019.158-9, Javiera Constanzo, RUT N°16.212.977-5, Jaime Troncoso, RUT N°15.430.700-1 y Aníbal Martínez, RUT N°5.740.277-6, en las actividades de captura.
- Autorizar la extracción de un centímetro de cola mediante corte manual.

ANÓTESE Y COMUNÍQUESE

CECILIA GONZÁLEZ CID
JEFE(S) DIVISIÓN DE PROTECCIÓN DE
RECURSOS NATURALES RENOVABLES

COC/MAV
DISTRIBUCIÓN:
Sr. Antonieta Labra, Montecarmelo 030, depto. A 35, Providencia
Directora Regional SAG Región de Valparaíso
Directora Regional SAG Región Metropolitana
DIPROREN
Of. de Partes.

División Protección de Recursos Naturales Renovables SAG/ Av. Bulnes 140, 5° piso. Santiago
Fono: 345 1531; Fax: 345 1533; E-mail: depromen@sag.gob.cl

304385