

UCH-FC
B. Ambiental
0394
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS -ESCUELA DE PREGRADO

“Relación entre el tamaño corporal y la respuesta antidepredatoria de *Liolaemus chiliensis*”

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

BÁRBARA ANGÉLICA OJEDA MORENO

Directora del Seminario de Título: Dra. Antonieta Labra Lillo

Patrocinante: Dr. Ramiro Bustamante Araya

Noviembre 2015
Santiago - Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, que el Seminario de Título presentado por el candidato:

BÁRBARA ANGÉLICA OJEDA MORENO

“Relación entre el tamaño corporal y la respuesta antidepredatoria de *Liolaemus chiliensis*”

Ha sido aprobado por la Comisión evaluadora y revisora, como requisito parcial, para optar al título profesional de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Dra. Antonieta Labra Lillo
Directora Seminario de Título

Dr. Ramiro Bustamante
Patrocinante Seminario de Título

Comisión Revisora y Evaluadora

Dr. Pablo Sabat Kirkwood
Presidente Comisión

Dr. Claudio Veloso Iriarte
Evaluador



BIOGRAFÍA



Bárbara Angélica Ojeda Moreno, nació el 24 de Enero de 1987 en Santiago, Chile. Desarrolló su interés por la biología mientras cursaba enseñanza media en el Liceo N°1 "Javiera Carrera". Posteriormente entró a la Universidad de Chile al Programa Académico de Bachillerato donde recibió el grado de Bachiller, con mención en Ciencias Naturales y Exactas y luego, su preferencia por las ciencias ambientales la llevó a transferirse a la carrera de Biología Ambiental en la Facultad de Ciencias. En este Seminario de Título, Bárbara presenta su investigación relacionada con la respuesta antidepredatoria del lagarto *Liolaemus chiliensis*.

DEDICATORIA

A mis padres María Angélica Moreno Chacón y Juan Emilio Ojeda Neira a quienes quiero expresar mi más profunda admiración y gratitud. Valoro enormemente su apoyo, su paciencia y el esfuerzo que significó para ustedes financiar esta carrera. Es un verdadero orgullo ser su hija.

Finalmente quisiera dedicar este Seminario a mi fuente infinita de amor e inspiración, mi hijo Joaquín Emilio Segura Ojeda.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, gracias a Dios por bendecirme durante todo mi camino y darme fuerzas para superar obstáculos y dificultades, cumplir mis metas y realizar mis sueños.

Quisiera agradecer a mi tutora Antonieta Labra, por guiarme, enseñarme e incentivarme a dar lo mejor de mí. También agradezco a los integrantes del Laboratorio de Neuroetología de la Facultad de Medicina: a Hugo Díaz, Catalina Montesinos y Nelson Velásquez por su ayuda en el trabajo de terreno y de laboratorio; a Javiera Constanzo por facilitarme la imagen del diseño experimental y en especial a Claudio Reyes Olivares y Michael Weymann por su apoyo constante durante el desarrollo de este seminario.

Además quiero expresar mi gratitud a mis abuelas Ramona Chacón y Amelia Neira, por enseñarme con su ejemplo a ser una mujer fuerte, a la Familia Olivares Moreno no sólo por apoyarme durante el proceso de este trabajo, sino a lo largo de toda mi vida y a la Familia Segura Vivanco por aceptarme como parte de su familia y ayudarme siempre que lo necesité. De la misma forma, quiero manifestar mi agradecimiento a Felipe Segura, que aunque nuestros caminos se hayan separado, siempre estaré agradecida del amor, la comprensión y el apoyo brindado.

Por último quiero agradecer al proyecto Fondecyt 1120181 de Antonieta Labra por el financiamiento de este trabajo.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	viii
ABSTRACT.....	x
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Antecedentes Generales.....	1
1.2 Llamados de auxilio.....	3
1.3 Objetivos.....	5
1.4 Hipótesis.....	5
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
2.1 Captura y mantención.....	6
2.2 Experimentación.....	7
2.3 Síntesis de los estímulos.....	10
2.4 Análisis de las filmaciones.....	12
2.5 Análisis estadístico.....	14
3. RESULTADOS.....	15
4. DISCUSIÓN.....	21
5. CONCLUSIÓN.....	25
6. BIBLIOGRAFÍA.....	26
7. ANEXO.....	32

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1** Resultados de los Modelos Generales Lineales de tres vías para determinar el efecto de la edad del emisor (adulto vs juvenil), edad del receptor (adulto vs juvenil), tratamiento (chillido vs ruido) y las interacciones entre ellos. Las variables medidas en *Liolaemus chiliensis* fueron: diferencial número de lamidos, diferencial tiempo en movimiento, diferencial tiempo en escape, diferencial investigación, latencia al primer lamido, latencia a la primera investigación y latencia al primer movimiento. (Dif= diferencial, Lat= latencia).
- Tabla 2** Promedios \pm ES de las respuestas registradas en individuos adultos en cuatro tratamientos para las siguientes variables: diferencial número de lamidos, diferencial tiempo en movimiento, diferencial tiempo en escape, diferencial investigación, latencia al primer lamido, latencia a la primera investigación y latencia al primer movimiento. (Dif= diferencial, Lat= latencia).
- Tabla 3** Promedios \pm ES de las respuestas registradas en individuos juveniles en cuatro tratamientos para las siguientes variables: diferencial número de lamidos, diferencial tiempo en movimiento, diferencial tiempo en escape, diferencial investigación, latencia al primer lamido, latencia a la primera investigación y latencia al primer movimiento. (Dif= diferencial, Lat= latencia).
- Tabla 4** Conductas exhibidas en baja frecuencia (marcaje y evasión) en adultos y juveniles. Se entrega el valor de la ocurrencia post-estímulo en relación a la ocurrencia total de estas conductas en cada uno de los cuatro tratamientos: chillido adulto (CA), ruido adulto (RA), chillido juvenil (CJ) y ruido juvenil (RJ).

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1** Diseño experimental para la evaluación de la respuesta de *L. chiliensis* a la estimulación acústica.
- Figura 2** Secuencias y tiempos del experimento. A: Secuencia total de grabación del experimento. Duración de los estímulos acústicos (chillido sintético o ruido) B: Adulto. C: Juvenil.
- Figura 3** Vocalizaciones de *L. chiliensis*. Adulto: A: Oscilograma y B: Espectrograma. Juvenil: C: Oscilograma y D: Espectrograma.
- Figura 4** Ruidos presentados a *Liolaemus chiliensis* de adulto: A: Oscilograma y B: Espectrograma, y juvenil: C: Oscilograma y D: Espectrograma.
- Figura 5** Promedio (+ES) de la latencia al primer lamido cuando los estímulos acústicos fueron de adultos o juveniles.
- Figura 6** Promedio (+ES) de la latencia a la primera investigación después de los estímulos acústicos de adultos y juveniles.
- Figura 7** Promedio (+ES) de la latencia a la primera investigación exhibida después de que los lagartos estuvieran expuestos a distintos tipos de estímulos acústicos (chillido y ruido).

RESUMEN

Las vocalizaciones animales han evolucionado en respuesta a diversas presiones de selección, por lo que pueden tener diferentes funciones. En el contexto de depredación, los animales presa emiten vocalizaciones cuando son amenazados, sorprendidos, o atrapados por un depredador, siendo estas últimas, los llamados de auxilio, los que podrían actuar como petición de ayuda y/o alertar a los conespecíficos del riesgo de depredación, pero también podría ser una forma de sorprender al depredador, para lograr escapar.

Varios estudios han demostrado que estos llamados entregan información sobre el tamaño del emisor, lo que puede ser usado por los conespecíficos, entre otros, para evaluar los riesgos de depredación y expresar respuestas antidepredatorias diferenciales.

A la fecha, la única especie en el género *Liolaemus* en la que se han reportado llamados de auxilio, es en *L. chiliensis*. La respuesta de adultos a vocalizaciones (o chillidos) de adultos, es una prolongada inmovilidad. Dado que los chillidos entregan información sobre el tamaño del emisor y en el caso de *L. chiliensis* los datos preliminares indican que las vocalizaciones de juveniles y adultos difieren en ciertas características acústicas como la frecuencia fundamental, el número de armónicos y la duración, entonces no es claro si adultos y juveniles responderán de igual forma a vocalizaciones de adultos y juveniles, pues podrían estar indicando diferentes riesgos de depredación. Dentro de este contexto, es posible postular que el tamaño corporal del emisor y del receptor serían factores determinantes de la respuesta antidepredatoria de *L. chiliensis*. Considerando que individuos pequeños tienen un mayor espectro de depredadores, es posible postular que los individuos

adultos respondan sólo a los llamados de adultos mientras que los juveniles respondan tanto a juveniles como adultos.

Se estudió la respuesta antidepredatoria de adultos y juveniles de *L. chiliensis* a cuatro tratamientos determinados por la combinación del tipo de estímulo (llamado o "chillido" vs. ruido) y la edad del emisor (juvenil vs. adulto). Los resultados apoyan la propuesta de que *L. chiliensis* distingue chillidos de ruidos, dado que responden con un período de inmovilidad más prolongado después de escuchar un chillido que un ruido. Por otra parte, la edad del emisor resultó ser el único factor determinante en la respuesta de los receptores, encontrándose que hubo mayor tiempo de inmovilidad luego de un estímulo de adulto que de un juvenil, es decir, un estímulo ya sea chillido o ruido procedente de un adulto genera mayor respuesta que la de un juvenil. Esto podría deberse a que ante la inexperiencia de los juveniles sobre depredadores y estímulos ambientales, éstos puedan emitir vocalizaciones que sean interpretadas como señales poco confiables y porque además pueden tener un mayor rango de depredadores que un adulto.

ABSTRACT

Animal vocalizations have evolved in response to diverse selective pressures, determining that they can have different functions. In a predation context, prey animals emit vocalizations when threatened, surprised or caught by a predator, the latter, known as distress calls, which can function as a request for help and/or to warn conspecifics but also to scare the predator.

Several studies have shown that these calls provide information on the sender size, which can be used by conspecifics, among other, to assess the predation risk and exhibit differential antipredatory responses.

Presently, the only species in the *Liolaemus* genus in which has been reported distress calls is in *L. chiliensis*. The adults respond to adult vocalizations with a prolonged immobility. Considering that calls provide information on the size of the sender, and in the case of *L. chiliensis*, preliminary data indicate that juvenile and adult vocalizations differ in certain acoustic characteristics such as the fundamental frequency, number of harmonics and duration, it is unclear if adults and juveniles will respond equally to adult and juvenile vocalizations, as these can indicate different predation risk. In this context, it is possible to postulate that the body size of the sender and receiver may be determining factors of the *L. chiliensis* antipredatory response. Because small individuals have a broader range of predators, it is possible to postulate that adult individuals will only respond to calls from adults while juveniles will respond to calls from both, juveniles and adults. The antipredatory response of adults and juveniles of *L. chiliensis* was assessed in four treatments determined by the combination of the acoustic stimulus type (distress call vs. noise) and the age of the sender (juvenile vs. adult). Results support the proposal that *L. chiliensis* distinguishes distress calls from noises, since lizards responded with a

longer immobility period after hearing a distress call than a noise. The age of the sender was the only determining factor in the response of the receptors; the immobility was longer when the stimuli were from an adult than from a juvenile, either distress call or noise. This may be consequence of the fact that juveniles are inexperienced to threats such as predators and other environmental stimuli, and their vocalizations can be interpreted as unreliable signals and that also may have a broader range of predators than an adult.

INTRODUCCIÓN

Antecedentes generales

El uso de vocalizaciones ha evolucionado en diversas especies animales y son utilizadas en diversos contextos (Gerhardt, 1994; Seyfarth & Cheney, 2003). Como cualquier señal emitida por organismos, las vocalizaciones están sometidas a numerosas presiones de selección entre las que se incluyen las restricciones impuestas en la estructura de la señal por los sistemas moto-vocales y auditivos de las especies, así como las limitaciones ambientales en el intercambio efectivo de la información (Wiley & Richards, 1978; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Dentro de las variadas funciones de las vocalizaciones, están aquellas involucradas en el comportamiento reproductivo, asociadas a la atracción de pareja (Gerhardt, 1994), aquellas utilizadas en encuentros agonísticos (Bee & Perrill, 1996) y aquellas que constituyen mecanismos antidepredatorios, emitidas en respuesta a un riesgo de depredación (Caro, 2005). En el caso de las vocalizaciones emitidas en contexto de depredación, éstas pueden ocurrir cuando los individuos son amenazados o sorprendidos por un depredador donde puede o no existir contacto físico con éste, las que son conocidas como llamados de alarma (Neudorf & Sealy, 2002; Caro, 2005; Zuberbühler, 2009).

En general, los receptores de estas distintas vocalizaciones pueden tomar decisiones basadas en la información que éstas entregan sobre las características del emisor (Briefer & McElligott, 2011). Diversos estudios revelan que dentro de las características de las vocalizaciones, la frecuencia fundamental (la más baja del espectro de frecuencias de dichas vocalizaciones) y la separación de las sucesivas frecuencias resonantes (formantes), entregan información sobre la identidad y madurez del emisor (Vannoni & McElligott, 2007), como se observa en el caso de

los llamados de advertencia, aquellos involucrados en interacciones agonísticas (Ramer y col., 1983). Los datos muestran que tanto la frecuencia fundamental como la dispersión de los formantes están significativamente correlacionados con las habilidades de combate y el tamaño del emisor, por lo que se consideran indicadores confiables de las características físicas del individuo que emite el llamado (Reby & McComb, 2003; Fischer y col., 2004; Pfefferle & Fischer, 2006). Otra característica acústica de los llamados, como la duración, resulta ser importante en la elección de parejas. Por ejemplo, en la rana *Hyla versicolor* las hembras prefieren los machos de llamados más largos porque esta característica sería un indicador de individuos genéticamente superiores que podrían incrementar su adecuación biológica (Gerhardt y col., 2000; Doty & Welch, 2001). Al igual que los llamados de advertencia, los llamados de alarma entregan información sobre la identidad del emisor (Vannoni & McElligott, 2007), incluyendo atributos como su edad, sexo (Briefer & McElligott, 2011), estado emocional (Düpjan y col., 2011) y tamaño corporal (Fitch, 1997).

Un tipo de llamado de alarma son los llamados de auxilio o "*distress call*", aquellos emitidos cuando existe un contacto físico entre el depredador y la presa, específicamente, una vez que la presa ha sido atrapada por el depredador (Klump & Shalter, 1984; Aubin, 1991; Caro, 2005). La funcionalidad de este llamado puede variar dependiendo de la especie y hay evidencias que apoyan las hipótesis en las que el llamado es dirigido hacia los conespecíficos para alertar y/o pedir ayuda (Rohwer y col., 1976; Hill, 1986; Branch & Freeberg, 2012), así como también al depredador para confundirlo (Högstedt, 1983; Koenig y col., 1991; Conover, 1994; Wise y col., 1999; Neudorf & Sealy, 2002) favoreciendo la adecuación biológica de la presa o sus conespecíficos. Estas hipótesis no son mutuamente excluyentes y las pruebas que apoyan una hipótesis no necesariamente refutan las otras.

Considerando las evidencias, es posible postular que los llamados de auxilio también podrían informar sobre el tamaño de los emisores, de manera que los conoespecíficos podrían obtener información confiable sobre el real riesgo de depredación al que estarían sometidos.

Determinar el tamaño corporal del emisor a partir de un llamado de auxilio puede ser relevante, pues los riesgos de depredación no son iguales para todos los individuos, por ejemplo, entre juveniles y adultos. De hecho, dado que los depredadores generalmente consumen presas de menor tamaño que sí mismos, un depredador grande puede consumir un rango más amplio de tamaños de presas que un depredador pequeño (Cohen y col., 1993). Más aún, los individuos más pequeños, aparte de tener mayor riesgo de depredación debido a que tienen un mayor espectro de depredadores, son más manipulables que una presa grande (Stankowich y col., 2014). Por lo tanto, el tamaño corporal efectivamente podría determinar una respuesta antidepredatoria diferencial en los receptores.

Llamados de auxilio

Los estudios sobre los llamados de auxilio, su función y/o su relación con el tamaño corporal han sido ampliamente abordados en aves y mamíferos, principalmente analizando la respuesta antidepredatoria que pueden generar dichos llamados (Conover, 1994; Döpjan y col., 2011; Branch & Freeberg, 2012). En el caso de los lagartos, son escasas las investigaciones sobre llamados de auxilio, y en general los estudios se han enfocado principalmente en otros tipos de vocalizaciones en lagartos gekkota (*sensu* Vidal & Hedges, 2009), tal vez porque son los animales que más vocalizan dentro del orden Squamata (Ganeshina & Vorobyev, 2009). Más aún, los lagartos no gekkos, Unidentata (*sensu* Vidal & Hedges, 2009), han sido considerados un clado mudo (Bradbury & Vehrencamp, 2011), aun cuando existen

varios reportes que indican que diversas especies de este clado efectivamente emiten vocalizaciones, entre las que se pueden encontrar los llamados de auxilio (Carothers y col., 2001; Alonso & Rodríguez, 2004; Bauer y col., 2004; Gienger & Beck, 2007).

Actualmente existen algunos estudios sobre la respuesta de los conespecíficos a las llamadas de auxilio del lagarto Unidentata *Liolaemus chiliensis*, la única especie de éste diverso género, que cuenta con 250 especies hasta la fecha (Uetz & Hošek, 2015), en la que se han reportado vocalizaciones (Labra y col., 2013). Los individuos emiten vocalizaciones cuando son subyugados por un depredador, lo que ha determinado el nombre común de esta especie como lagarto llorón o chillón (Donoso-Barros, 1966; Carothers y col., 2001). Estos llamados de auxilio afectan la conducta de sus conespecíficos, ya que se ha reportado que los individuos adultos responden con una prolongada inmovilidad después de escuchar el llamado que informaría sobre los riesgos de depredación en las proximidades (Hoare & Labra, 2013). La evolución de estas vocalizaciones, y la capacidad de los conespecíficos de responder a ellas en el caso de *L. chiliensis*, sería altamente ventajoso para esta especie, ya que habita en matorrales xerófitos y esclerófilos (Mella, 2005), donde la visibilidad es limitada, por lo que se ha planteado que la evolución de las vocalizaciones puede ser en respuesta a la restricción del uso de la visión, lo que permitiría reducir los riesgos de depredación (Labra y col., 2007).

Ciertas características del llamado de auxilio emitido por *L. chiliensis*, como la frecuencia fundamental y duración están relacionadas con el tamaño del emisor (Labra y col., 2013). Esta información podría ser utilizada por los conespecíficos para la evaluación del real riesgo de depredación, lo que por ejemplo, podría modular el periodo de inmovilidad después de escuchar dichas vocalizaciones. Más aún, la respuesta final de los individuos podría ser un compromiso entre el tamaño

del emisor y del receptor, de manera que este compromiso podría determinar respuestas diferenciales en la estrategia antidepredatoria de *L. chiliensis* mediante el uso de la información entregada en el llamado de auxilio.

Dentro de este contexto, los objetivos que este seminario de título plantea son los siguientes:

Objetivos

General

Estudiar el efecto del tamaño corporal del emisor y receptor en las respuestas a las llamadas de auxilio de *L. chiliensis*, utilizando la edad como aproximación del tamaño corporal (juveniles vs adultos).

Específico

Registrar y comparar la respuesta antidepredatoria de individuos juveniles y adultos de *L. chiliensis* a llamadas de auxilio de juveniles y adultos.

Hipótesis

La relación entre el tamaño corporal del emisor y receptor determinaría la respuesta de los receptores a llamados de auxilios.

Teniendo en cuenta que un individuo pequeño (juvenil) puede ser depredado por un depredador grande (adulto) o pequeño, mientras que un individuo grande no podría ser depredado por un depredador pequeño, entonces una presa pequeña tendría un mayor espectro de depredadores, por lo que se postula que ésta respondería a las llamadas de auxilio tanto de juveniles y adultos. Sin embargo, una presa grande sólo respondería a las vocalizaciones de adultos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Captura y mantención

Se capturaron 11 individuos juveniles de *L. chiliensis* (promedio longitud hocico-cloaca: $55,76 \pm ES 4,51$ mm), los cuales no fueron sexados y 13 individuos adultos (promedio longitud hocico-cloaca: $86,21 \pm 1,96$ mm; 5♀, 8 ♂), en el sector de Isla de Maipo ($33^{\circ}44'17''S$, $70^{\circ}55'30''O$) durante el período primavera-verano de 2013-2014. Se contó con la autorización del Servicio Agrícola y Ganadero (resolución N° 7266), para capturar y mantener a los animales en cautiverio (Ver Anexo), y del Comité de Ética Científica de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile.

La captura de los individuos se realizó mediante la utilización de lazos ("guachis") de hilo de algodón, y luego fueron mantenidos en bolsas de tela hasta ser depositados en sus respectivos terrarios en el Laboratorio de Neuroetología, Facultad de Medicina, Universidad de Chile. En el laboratorio, los lagartos adultos fueron sexados según morfología de la cloaca (Verrastro, 2004), pesados, medidos (longitud hocico cloaca, largo cola) e inspeccionados bajo lupa para determinar la presencia de ectoparásitos. Aquellos que se encontraban parasitados por ácaros *Pterygosoma sp.* fueron desparasitados con Fipronil 0.25% espray (Front Line ®, Merial, Inc.), aplicándolo en todo el cuerpo (excepto la cabeza) con un algodón embebido con el producto. Posteriormente, los lagartos fueron colocados individualmente en terrarios. En los casos en los cuales se mantuvo el parasitismo, se repitió el tratamiento con Fipronil y tanto los terrarios, como sus contenidos (ver más adelante), fueron lavados con agua y detergente, y posteriormente se les aplicó alcohol al 95% para eliminar potenciales parásitos remanentes. El sustrato se desechó y cambió.

Los terrarios consistieron en cajas de plástico (37 x 23 x 25 cm) con una ventana frontal (14.5 x 10 cm) cubierta por una malla plástica. La tapa, de cierre hermético, fue parcialmente reemplazada por malla plástica. Estas mallas permitieron una adecuada ventilación de los terrarios, una mayor iluminación, además de proporcionar a los animales una superficie para trepar, y por lo tanto, para desplazarse. Los terrarios contaron con un listón de madera que sirvió de percha, y tuvieron de sustrato una capa de arena de tres cm, dos pocillos de greda, uno para refugio y sitio de termorregulación (colocado en posición invertida), y el otro donde se mantuvo agua *ad libitum*.

El bioterio contó con ventilación continua y se mantuvo con condiciones similares a las experimentadas por los animales en la naturaleza durante la época que fueron colectados, un fotoperíodo de 13:11 h L:O y una temperatura promedio de alrededor de 30° C, la cual fue mantenida mediante el uso de lámparas halógenas. La alimentación de los lagartos consistió en larvas y adultos de *Tenebrio molitor* junto con suplemento vitamínico y mineral (SERA reptimineral C), proveídos tres veces por semana. El período de aclimatación a las condiciones experimentales fue de al menos una semana.

Experimentación

Los experimentos se realizaron en una cámara semi-anecoica. Los lagartos fueron sometidos a cuatro tratamientos experimentales de forma contrabalanceada, es decir, la repetición de los tratamientos se hizo variando el orden, lo que a su vez varía la secuencia de aplicación de dichos tratamientos para cada individuo. De esta manera, el error progresivo se distribuye equitativamente entre todos los tratamientos, permitiendo la anulación de los efectos del orden. Los tratamientos consistieron en la presentación de cuatro estímulos acústicos; dos chillidos

sintéticos ("chillido adulto" y "juvenil") y dos controles ("ruido adulto" y "juvenil"), los que se explican más adelante.

Los experimentos fueron realizados en los terrarios de mantención de cada individuo, conservándose el refugio, con el objeto de evaluar si existía la conducta de refugiarse, como mecanismo de escape. El pocillo de agua y el listón fueron retirados, dado que podían interferir en la grabación.

Previo a los experimentos, los individuos en sus terrarios fueron expuestos a luces infrarrojas por aproximadamente media hora, para permitirles termorregular y que alcanzaran su temperatura preferencial de 35°C (Labra y col., 2009). Posteriormente, el terrario se ubicó bajo una cámara de video (Sony Handycam HDR-PJ760). Para presentar los estímulos acústicos, se ubicó un parlante (Behringer®) a 15 centímetros de la caja de experimentación. El parlante estaba conectado a un amplificador (NAD Electronics 3020i) y este a su vez, a un reproductor (iPod nano A1320), el cual se utilizó para emitir dichos estímulos (Fig. 1). La intensidad con la que se reprodujo cada estímulo se midió en el centro del terrario con un sonómetro (Brüel and Kjaer 2230). Para facilitar las grabaciones, la tapa de plástico fue cambiada por un trozo de vidrio (37 x 23 cm), el que fue limpiado con alcohol después de cada experimento para remover cualquier rastro químico del individuo focal que pudiera afectar a uno nuevo (Hoare & Labra, 2013).

Una vez que el terrario con el lagarto se ubicó en posición para la grabación, ésta comenzó cuando el lagarto realizó el primer lamido, momento en que se inicia la exploración química (Labra & Niemeyer, 1999). El registro tuvo una duración total de 12 minutos + duración del estímulo (Fig. 2A). Los estímulos acústicos estaban compuestos de tres sonidos (chillido o ruido) separados por silencios (ver Fig. 2

B,C). La duración total de los estímulos adultos fue de 1,91 s. y los estímulos juveniles duraron 1,94 s.

Teniendo en cuenta que en ectotermos las respuestas conductuales se modifican en función de su temperatura corporal (Seebacher & Franklin, 2005), al término de cada experimento se registró la temperatura corporal (cloacal) de los animales con una termocupla, con el objeto de asegurar que durante los experimentos los individuos se encontrarán próximos a su temperatura corporal preferencial (Labra y col., 2009), y así evitar un sesgo potencial en el comportamiento, debido a las variaciones de temperatura (Seebacher & Franklin, 2005). Si los individuos no estaban cercanos a dicha temperatura ($35 \pm 3^\circ \text{C}$) el experimento fue eliminado y repetido en otra ocasión.

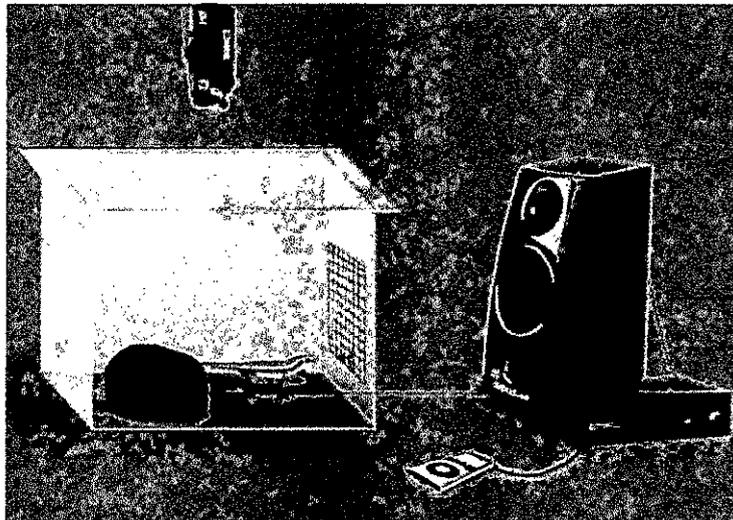


Figura 1: Diseño experimental para la evaluación de la respuesta de *L. chiliensis* a la estimulación acústica.

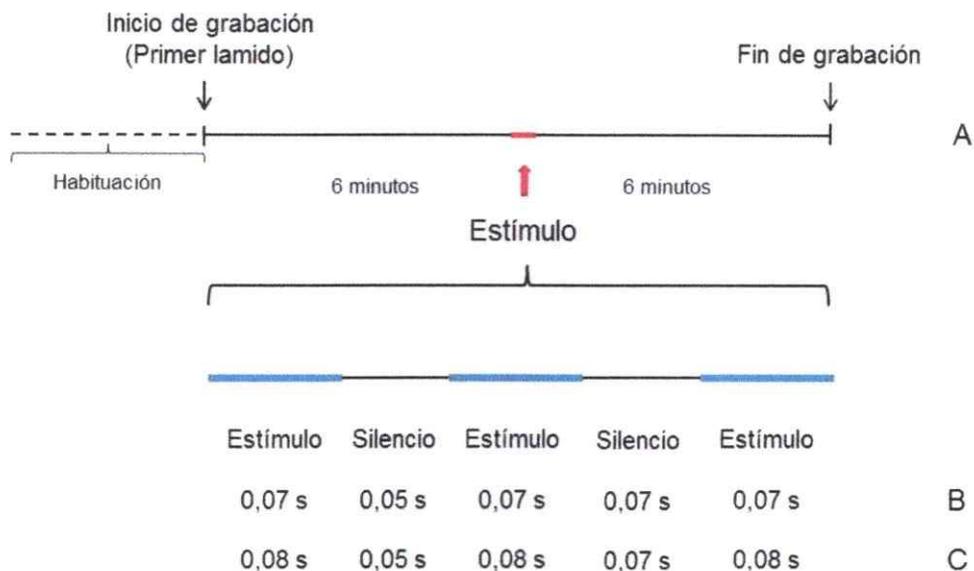


Figura 2: Secuencias y tiempos del experimento. A: Secuencia total de grabación del experimento. Duración de los estímulos acústicos (chillido sintético o ruido) B: Adulto. C: Juvenil.

Síntesis de los estímulos

Con el propósito de controlar los efectos de la variación en los llamados de auxilio de la población (e.g., duración, frecuencia dominante, patrón de frecuencia modulada) se crearon chillidos sintéticos (Fig. 3) usando los promedios de las características de las vocalizaciones de seis juveniles (25 chillidos) y 11 adultos (54 chillidos). Estas vocalizaciones fueron registradas previamente, en condiciones controladas de temperatura corporal, a 35°C, en una cámara anecoica, usando una grabadora digital (Tascam DR 100) y un micrófono direccional (Sennheiser ME 66) ubicado a 15 cm frente al individuo. Se estimuló durante dos minutos la producción de chillidos en *L. chiliensis* tocando suavemente la región facial del lagarto mientras se lo sostenía con una mano (Hoare & Labra, 2013). Se utilizó el programa Raven Pro 1.3 para analizar las características espectrales y temporales de los chillidos. La síntesis de los chillidos se hizo con el programa Adobe Audition 3.0, utilizando

los promedios de frecuencia dominante, intensidad, duración de la vocalización y el tiempo en donde se presentó el máximo de amplitud. El chillido adulto tuvo una duración de 70 ms con una envolvente que alcanzaba el máximo de amplitud a los 18 ms y poseía una estructura armónica con una fundamental de frecuencia modulada descendente desde 2.63 KHz al inicio hasta 2.25 KHz al final, y teniendo cuatro armónicas. El chillido juvenil duró 80 ms, con una envolvente que alcanzaba el máximo de amplitud a los 22 ms y poseía una estructura armónica con una fundamental de frecuencia modulada descendente desde 4.13 KHz al inicio hasta 3.75 KHz al final y con tres armónicas. Los ruidos blancos son señales aleatorias que contienen todas las frecuencias del espectro audible, las cuales tienen la misma potencia (Fig. 4) y fueron creados como un control de los respectivos chillidos, los que tuvieron la misma duración que el chillido sintético correspondiente. Los estímulos (chillido o ruido) de adulto y juvenil fueron presentados a una intensidad de 56 dB SPL.

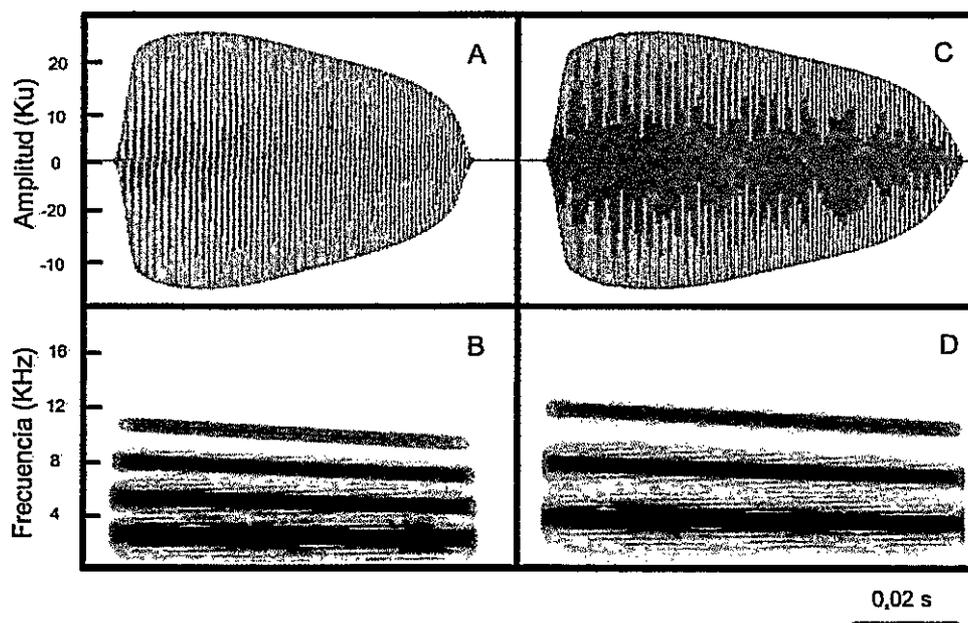


Figura 3: Vocalizaciones de *L. chilensis*. A: Oscilograma y B: Espectrograma del chillido adulto. C: Oscilograma y D: Espectrograma del chillido juvenil.

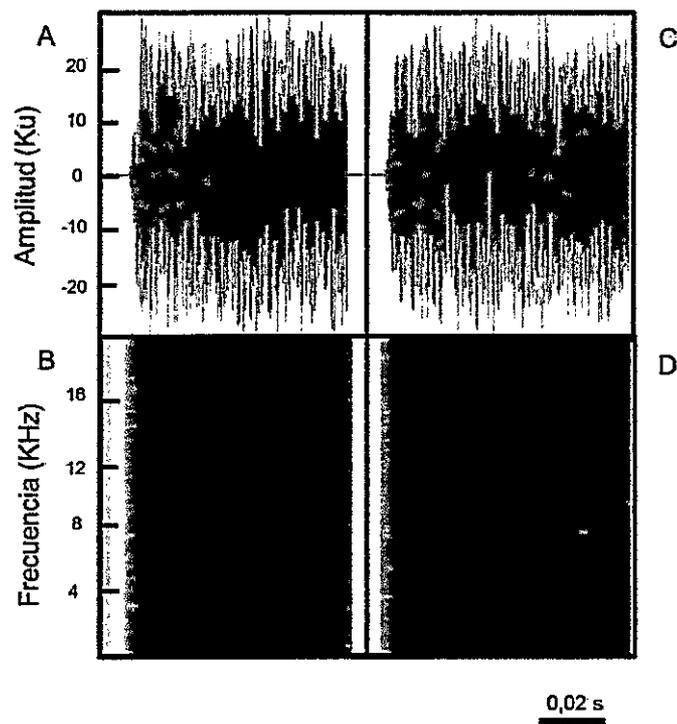


Figura 4: Ruidos presentados a *Liolaemus chiliensis* de adulto: A: Oscilograma y B: Espectrograma, y juvenil: C: Oscilograma y D: Espectrograma.

Análisis de las filmaciones

La revisión detallada de los videos y el análisis de las conductas se realizó después del período experimental, usando el programa JWatcher (Blumstein y col., 2006).

Las conductas registradas y analizadas fueron:

- 1- Lamidos: número de rápidas protrusiones y retracciones de la lengua, la que al tocar un sustrato o el aire recoge partículas químicas y las lleva al órgano vomeronasal. Esta conducta da cuenta de la investigación quimio-sensorial y

es utilizada como un bioensayo de discriminación de estímulos químicos (Labra & Niemeyer, 1999).

- 2- Tiempo en movimiento (s): tiempo en que el animal realizó cambios de posición y desplazamientos excluyendo las conductas detalladas más abajo. Este es un indicador de la exploración conductual que realiza el individuo en un sitio (Labra, 2006).
- 3- Tiempo en escape (s): tiempo que el animal realizó conductas como correr, refregar el morro contra las paredes del terrario, trepar por dichas paredes, o escarbar el sustrato, las que han sido propuestas como intentos de huir (Font & Desfilis, 2002).
- 4- Movimientos laterales de cabeza ("investigación"): suaves y casi imperceptibles movimientos de la cabeza, los que han sido descritos como exploración o vigilancia del ambiente ante algún riesgo (Ito & Mori, 2010).
- 5- Marcaje: número de veces en que el animal refriega la cara o cloaca contra cualquier superficie. Aun cuando, no existe total claridad de la función de estas conductas, se ha postulado que servirían de marcaje, permitiendo la deposición de rastros químicos en el sustrato (Regalado, 2003; Labra & Niemeyer, 2004; Labra, 2008).
- 6- Evasión: número de veces en que el animal entró al refugio, correspondiendo a una conducta de ocultamiento, lo que disminuye la visibilidad del individuo como presa (Bulova, 1994).
- 7- Latencia post-estímulo (s): tiempo de inmovilidad del lagarto, desde el fin de la presentación del estímulo, hasta la exhibición de alguna conducta (Hoare & Labra, 2013). Se considera que la inmovilidad de los individuos aumentaría sus posibilidades de sobrevivencia (Toledo y col., 2011). Se midió la latencia a tres conductas:



- Lamido
- Investigación
- Movimiento

Análisis estadísticos

Para analizar las variables número de lamidos, tiempo en movimiento, tiempo en escape e investigación, se registraron los valores antes y después del estímulo, y luego se estableció la diferencia, "Post-estímulo" – "Pre-estímulo", con el objeto de medir el cambio conductual luego del estímulo. Los diferenciales de las variables (1) y (4) fueron transformadas con raíz cuadrada mientras que los diferenciales de las variables (2) y (3), así como las latencias post-estímulo, fueron transformadas usando logaritmos en base 10, para mejorar la normalidad de las variables. Todas estas variables fueron analizadas usando un Modelo General Lineal de tres vías para muestras repetidas: Edad de emisor (adulto vs juvenil), edad de receptor (adulto vs juvenil), el tratamiento (chillido vs ruido), y las interacciones entre estos factores.

Las conductas (5) y (6) fueron exhibidas en baja frecuencia como para realizar pruebas estadísticas, aun cuando, se presentan sus resultados.

Las pruebas estadísticas se realizaron utilizando el software Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., 2002, Tulsa, OK, USA).

RESULTADOS

Los diferenciales del número de lamidos, tiempo en movimiento y tiempo en escape e investigación, así como latencia al movimiento no se vieron afectadas por ninguno de los factores estudiados, ni tampoco por las interacciones entre dichos factores (Tabla 1). Los valores de los estimados de estas variables, se encuentran en las Tablas 2 y 3, para los adultos y juveniles, respectivamente. En contraste, las latencias al primer lamido y a la primera investigación se vieron afectadas por la edad del emisor (Tabla 1). Como se aprecia en la Fig. 5, los receptores fueron agrupados, o sea que independientemente de su edad (tamaño corporal) tuvieron inmovilidades más prolongadas luego de un estímulo adulto que de un juvenil (Fig. 5). De forma similar, la latencia a la primera investigación resultó afectada por la edad del emisor; los lagartos demoran más tiempo en volver a investigar después de un estímulo adulto que de un juvenil (Fig. 6). Más aún, esta variable también fue afectada por el tipo de estímulo acústico, tardando más en reiniciar sus actividades luego de escuchar un chillido que un ruido (Fig. 7).

En la Tabla 4 se entregan los resultados de las conductas exhibidas en baja frecuencia, marcaje y evasión, en los cuatro tratamientos.

Tabla 1: Resultados de los Modelos Generales Lineales de tres vías para determinar el efecto de la edad del emisor (adulto vs juvenil), edad del receptor (adulto vs juvenil), tratamiento (chillido vs ruido) y las interacciones entre ellos. Las variables medidas en *Litlaemus chilensis* fueron: diferencial número de lamidos, diferencial tiempo en movimiento, diferencial tiempo en escape, diferencial investigación, latencia al primer lamido, latencia a la primera investigación y latencia al primer movimiento. (Dif= diferencial, Lat= latencia).

	F(p) Emisor	F(p) Receptor	F(p) Tratamiento	F(p) Emisor x receptor	F(p) Emisor x tratamiento	F(p) Receptor x tratamiento	F(p) Emisor x receptor x tratamiento
Dif. N° de lamidos	0,18 (0,68)	0,63 (0,44)	2,31 (0,14)	1,10 (0,31)	1,18 (0,29)	1,49 (0,24)	0,2 (0,66)
Dif. Movimiento (s)	3,28 (0,08)	0,02 (0,88)	1,17 (0,29)	0,52 (0,48)	3,73 (0,07)	0,001 (0,97)	0,28 (0,6)
Dif. Escape (s)	0,31 (0,59)	0,01 (0,92)	0,56 (0,46)	0,86 (0,36)	0,62 (0,44)	0,02 (0,90)	1,14 (0,297)
Dif. Investig.	0,02 (0,88)	0,07 (0,80)	0,68 (0,42)	0,61 (0,44)	0,63 (0,44)	1,75 (0,2)	0,23 (0,63)
Lat. Lamido (s)	8,14 (0,009)	0,51 (0,48)	1,36 (0,26)	0,09 (0,76)	0,06 (0,82)	0,04 (0,85)	1,29 (0,27)
Lat. Investig. (s)	6,32 (0,019)	0,55 (0,47)	15,61 (P << 0,001)	0,43 (0,52)	0,94 (0,34)	1,04 (0,32)	0,0003 (0,99)
Lat. Movimiento (s)	2,64 (0,12)	1,5 (0,23)	1,45 (0,24)	0,54 (0,47)	0,09 (0,76)	0,08 (0,79)	1,25 (0,28)

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

Tabla 2: Promedios \pm ES de las respuestas registradas en individuos adultos en cuatro tratamientos para las siguientes variables: diferencial número de lamidos, diferencial tiempo en movimiento, diferencial tiempo en escape, diferencial investigación, latencia al primer lamido, latencia a la primera investigación y latencia al primer movimiento. (Dif= diferencial, Lat= latencia).

Variable	Tratamiento			
	Adulto		Juvenil	
	Chillido	Ruido	Chillido	Ruido
Dif. N° de lamidos	-7,38 \pm 2,75	-8,46 \pm 3,48	-10,85 \pm 4,86	-7,92 \pm 5,19
Dif. Movimiento (s)	-2,81 \pm 6,12	-4,36 \pm 6,07	-14,74 \pm 7,77	-0,9 \pm 6,71
Dif. Escape (s)	-3,1 \pm 2,99	-0,37 \pm 7,28	-0,99 \pm 3,04	0,15 \pm 4,71
Dif. Investigación	-12,3 \pm 5,62	-17,31 \pm 6,47	-7,23 \pm 7,38	-9,08 \pm 7,83
Lat. Lamido (s)	214,46 \pm 31,98	214,85 \pm 35,78	198,08 \pm 40,78	155,15 \pm 38,84
Lat. Investigación (s)	73,23 \pm 17,9	45,62 \pm 14,14	72,77 \pm 35,71	7,85 \pm 2,09
Lat. Movimiento (s)	202,62 \pm 34,8	205,69 \pm 36,85	202,38 \pm 39,99	175,38 \pm 40,19

Tabla 3: Promedios \pm ES de las respuestas registradas en individuos juveniles en cuatro tratamientos para las siguientes variables: diferencial número de lamidos, diferencial tiempo en movimiento, diferencial tiempo en escape, diferencial investigación, latencia al primer lamido, latencia a la primera investigación y latencia al primer movimiento. (Dif= diferencial, Lat= latencia).

Variable	Tratamiento			
	Adulto		Juvenil	
	Chillido	Ruido	Chillido	Ruido
Dif. Nº de lamidos	-8,55 \pm 6,6	-6,9 \pm 2,9	-9,27 \pm 5,69	3,36 \pm 4,54
Dif. Movimiento (s)	8,09 \pm 9,09	-1,83 \pm 6,67	-12,33 \pm 12,65	8,49 \pm 13,98
Dif. Escape (s)	2,49 \pm 2,67	-0,008 \pm 1,34	-7,89 \pm 5,06	0,028 \pm 2,66
Dif. Investigación	-10 \pm 10,91	-2,45 \pm 8,32	-19,18 \pm 12,35	4,55 \pm 13,3
Lat. Lamido (s)	209,18 \pm 32,66	127,73 \pm 29,41	132,64 \pm 37,46	123,91 \pm 39,62
Lat. Investigación (s)	54,64 \pm 22,34	25,91 \pm 8,48	32,55 \pm 12,32	11,18 \pm 4,002
Lat. Movimiento (s)	182,64 \pm 34,81	116,09 \pm 38,13	133,45 \pm 38,1	133,82 \pm 39,02

Tabla 4: Conductas exhibidas en baja frecuencia (marcaje y evasión) en adultos y juveniles. Se entrega el valor de la ocurrencia post-estímulo en relación a la ocurrencia total de estas conductas en cada uno de los cuatro tratamientos: chillido adulto (CA), ruido adulto (RA), chillido juvenil (CJ) y ruido juvenil (RJ).

		Marcaje	Evasión
Adultos	CA	2/4	1/2
	RA	0/2	2/3
	CJ	0	2/3
	RJ	1/1	3/4
Juveniles	CA	8/11	0
	RA	1/5	4/8
	CJ	1/4	4/6
	RJ	8/14	1/2

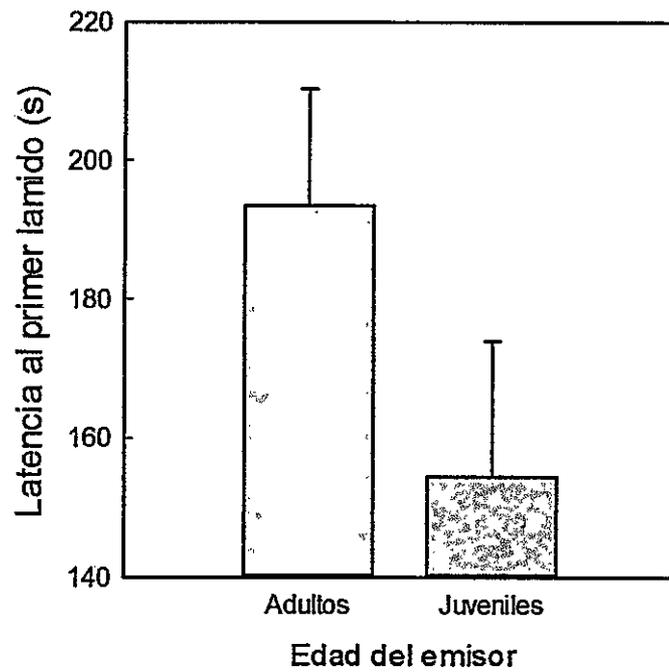


Figura 5: Promedio (+ES) de la latencia al primer lamido cuando los estímulos acústicos fueron de adultos o juveniles.

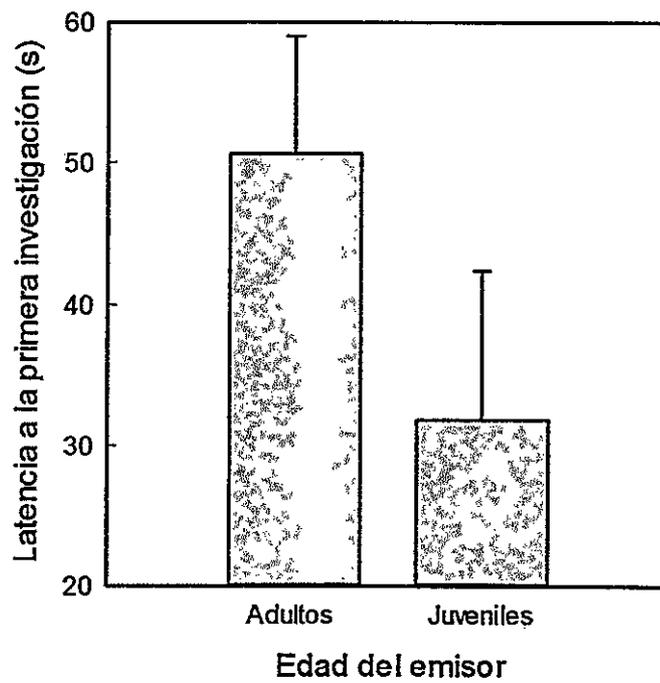


Figura 6: Promedio (+ES) de la latencia a la primera investigación después de los estímulos acústicos de adultos y juveniles.

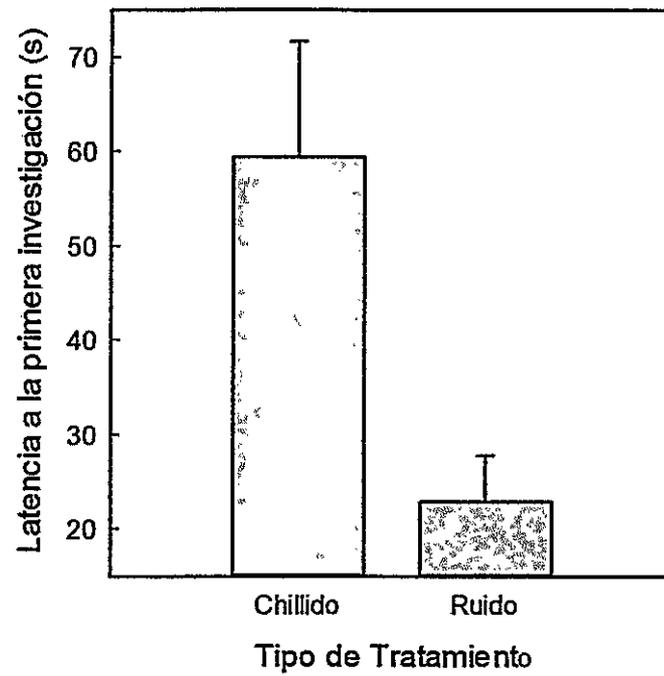


Figura 7: Promedio (+ES) de la latencia a la primera investigación exhibida después de que los lagartos estuvieran expuestos a distintos tipos de estímulos acústicos (chillido y ruido).

DISCUSIÓN

Adultos y juveniles de *L. chiliensis* respondieron a las vocalizaciones de conespecíficos con una inmovilidad más prolongada que cuando estuvieron expuestos a los ruidos, indicando que en esta población, al igual que una población geográficamente cercana (Melipilla; Hoare & Labra, 2013), los animales distinguen entre estos estímulos acústicos. Responder con un período de inmovilidad más largo después de un chillido indica que los individuos pueden discriminar entre una señal que tiene significado en el contexto de depredación y otra que no lo tiene o que no informa un riesgo inminente, de manera que esta conducta incrementaría sus posibilidades de no ser detectados por el depredador que está subyugando a un conespecífico en las cercanías (Toledo y col., 2011). Por otra parte, la inmovilidad post-estímulo también estuvo modulada por la edad del emisor, la que afectó la latencia al primer lamido y a la primera investigación; los estímulos de adultos (chillido o ruido) determinaron una inmovilidad más prolongada que la de juveniles, tanto en adultos como en juveniles. Estos resultados apoyan la hipótesis de que las características del emisor modulan la respuesta de los receptores.

En los sistemas de comunicación de alarma, es importante discriminar una señal confiable de las que no lo son (Blumstein y col., 2004). Por ejemplo, se ha reportado en algunas especies que los receptores son capaces de reconocer a individuos que constantemente emiten llamados de alarma cuando no existen depredadores cerca, o sea, que generan falsas alarmas, en consecuencia los receptores ignoran sus llamados (Cheney & Seyfarth, 1988). Esto quiere decir, que los individuos son capaces de formar un concepto de confiabilidad al asociar la identidad de un individuo (información contenida en el llamado) con desempeños anteriores del mismo (Hare & Atkins, 2001). Por otra parte, los individuos juveniles son más propensos a reaccionar de forma exagerada ante un estímulo externo

comparado con un individuo adulto, probablemente por la inexperiencia de los individuos juveniles con depredadores y estímulos ambientales (Nakano y col., 2013), por lo que podrían emitir llamados de alarma ante un mayor número de situaciones que no necesariamente impliquen riesgo de depredación, como por ejemplo, en el caso de *L. chiliensis* si quedan atrapados entre las ramas, lo que no implica la presencia de un depredador. Dentro de este contexto, los llamados de juveniles no serían tan confiables (Ramakrishnan & Coss, 2000), lo que podría explicar la menor respuesta tanto de adultos como juveniles a los estímulos de juveniles.

Por otra parte, los estímulos provenientes de un adulto determinaron una mayor respuesta antidepredatoria tanto en adultos como juveniles, probablemente porque constituirían señales fiables que supondrían un riesgo importante tanto para adultos como para juveniles, más aún para estos últimos, considerando que tienen un rango más amplio de depredadores que los adultos (Cohen y col., 1993; Stankowich y col., 2014)

Como ya se indicó, las latencias post-estímulo fueron moduladas por la edad del emisor, sin que se registrara un efecto de la interacción de este factor y el tipo de estímulo (chillido vs. ruido). Considerando que los estímulos por clase etaria tienen como característica común la duración, y que los estímulos de adultos y juveniles difieren en la duración, siendo los llamados juveniles más largos que los de adultos, es posible proponer que éste sería un factor clave en determinar la respuesta de los individuos. Estudios en mamíferos han analizado el efecto de la duración del llamado de auxilio, en el contexto del cuidado parental. Por ejemplo, en el caso de las crías de *Marmota flaviventris* se ha demostrado que sus llamados son más largos que otros tipos de llamados de alarma y que además los más largos provocan una mayor respuesta por parte de los padres (Blumstein y col., 2008).

El cuidado parental es común en aves y mamíferos, pero en lagartos ocurre esporádicamente (O'Connor & Shine, 2004). En el caso del género *Liolaemus*, existen algunas evidencias de este tipo de comportamiento pero sólo en especies vivíparas que viven en ambientes asociados a climas fríos y ambientes extremos (Halloy y col., 2007). Estos antecedentes hacen suponer que es poco probable que *L. chilensis*, una especie ovípara que no habita ambientes extremos (Mella, 2005), exhiba conductas asociadas a cuidado parental, por lo que no se puede proponer que la mayor duración del llamado juvenil lleve implícita una solicitud específica de ayuda a sus cuidadores. Más aún, los resultados indican que no hay evidencia de cuidado parental, precisamente porque los adultos no responden a los llamados de juveniles.

El hecho de que la respuesta de los lagartos sólo estuviera afectada por las características del emisor, podría deberse al tipo de riesgo que se está informando a través del llamado de auxilio, es decir, que al ser emitido por un individuo grande implique un riesgo inminente tanto para los adultos así como para juveniles que se encuentren en las cercanías. Sin embargo, los individuos juveniles no respondieron como se esperaba a los llamados de otros juveniles, lo que podría deberse a la poca confiabilidad de esta señal, ya que como se expone en el trabajo de Hare y Atkins (2001) los individuos juveniles también son capaces de distinguir una señal confiable y los llamados de sus pares podrían corresponder a "falsas alarmas" o a errores de clasificación de una amenaza inocua como real (Beauchamp & Ruxton, 2007).

Por otra parte, el análisis de las distintas variables indica que la conducta más relevante en la respuesta antidepredatoria es la inmovilidad después del estímulo (latencia post-estímulo). Esto podría deberse a que al habitar *L. chilensis* en matorrales, donde existe poca visibilidad, la cripsis sería una estrategia

antidepredatoria más adecuada, ya que minimiza las probabilidades de detección al confundirse con el entorno (Endler, 1988). En este contexto, el movimiento aumenta el riesgo de ser localizado por el depredador, entonces el permanecer quietos después del estímulo incrementaría las probabilidades de pasar desapercibido ante el depredador que esté en las cercanías (Ioannou & Krause, 2009). Luego de este período de inmovilidad, y probablemente dada la ausencia de más información sobre el riesgo de depredación, ya sea una información acústica (e.g. más vocalizaciones), química o visual que indique que el depredador se acerca o continúa la subyugación del emisor de las vocalizaciones, los animales parecieran retomar su actividad (ver Tablas 2 y 3).

Finalmente, el análisis de las conductas exhibidas en baja frecuencias (marcaje y evasión) no muestra cambios importantes luego de oír los estímulos, lo que sugiere que estas conductas no serían relevantes como mecanismo antidepredatorio. Como los resultados sugieren que la respuesta inmediata es lo más relevante (e.g., mantenerse inmóviles), entonces el marcaje no sería una conducta óptima en el contexto de depredación, ya que es más bien un comportamiento que facilita la comunicación química (Labra, 2008). En cuanto a la evasión, pareciera que la inmovilidad es una mejor estrategia para *L. chilensis* considerando el gasto energético que implica correr a refugiarse, lo que significa menos tiempo de forrajeo e incluso puede tener costos fisiológicos como la hipotermia (Martín & López, 1999). Más aún, y como ya se indicó, el ambiente arbustivo de baja visibilidad en que habita *L. chilensis*, le brindaría cierta protección a los individuos, sin tener la necesidad de refugiarse.

CONCLUSIÓN

La respuesta antidepredatoria de *L. chilensis* está determinada por el tamaño del emisor del llamado de auxilio, pero no por el tamaño del receptor. Al igual que lo que ocurre en otras especies con los llamados de alarma, los llamados de adultos provocan mayores respuestas que los de juveniles, lo que puede deberse a la inexperiencia de los juveniles y su baja confiabilidad como señal de alarma.

BIBLIOGRAFÍA

- Alonso, R. y A. Rodríguez. 2004. *Anolis lucius* (Coronel, Gorrita). Vocalization. *Herpetological Review* **35**: 385-386.
- Aubin, T. 1991. Why do distress calls evoke interspecific responses? An experimental study applied to some species of birds. *Behavioural Processes* **23**: 103-111.
- Bauer, A., T. Jackman y S. Smith. 2004. *Nannoscincus gracilis* (New Caledonian Gracile Dwarf Skink) Vocalization. *Herpetological Review* **35**: 268-269.
- Beauchamp, G. y G. Ruxton. 2007. False alarms and the evolution of antipredator vigilance. *Animal Behaviour* **74**: 1199-1206.
- Bee, M. A. y S. A. Perrill. 1996. Responses to conspecific advertisement calls in the green frog (*Rana clamitans*) and their role in male-male communication. *Behaviour* **133**: 283-301.
- Blumstein, D., C. Evans y J. Daniels. 2006. JWatcher 1.0. See <http://www.jwatcher.ucla.edu>.
- Blumstein, D. T., D. T. Richardson, L. Cooley, J. Wintemitz y J. C. Daniel. 2008. The structure, meaning and function of yellow-bellied marmot pup screams. *Animal Behaviour* **76**: 1055-1064.
- Blumstein, D. T., L. Verneyre y J. C. Daniel. 2004. Reliability and the adaptive utility of discrimination among alarm callers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **271**: 1851-1857.
- Bradbury, J. y S. Vehrencamp. 2011. Principles of animal communication. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Branch, C. L. y T. M. Freeberg. 2012. Distress calls in tufted titmice (*Baeolophus bicolor*): Are conspecifics or predators the target? *Behavioral Ecology* **23**: 854-862.
- Briefer, E. y A. G. McElligott. 2011. Indicators of age, body size and sex in goat kid calls revealed using the source-filter theory. *Applied Animal Behaviour Science* **133**: 175-185.
- Bulova, S. J. 1994. Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. *Copeia* **1994**: 980-992.

Caro, T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press, Chicago.

Caro, T., C. Graham, C. Stoner y J. Vargas. 2004. Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Animal Behaviour* **67**: 205-228.

Carothers, J. H., J. G. Groth y F. M. Jaksic. 2001. Vocalization as a response to capture in the central Chilean lizard *Liolaemus chiliensis* (Tropiduridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **36**: 93-94.

Cheney, D. L. y R. M. Seyfarth. 1988. Assessment of meaning and the detection of unreliable signals by vervet monkeys. *Animal Behaviour* **36**: 477-486.

Cohen, J. E., S. L. Pimm, P. Yodzis y J. Saldaña. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* **62**: 67-78.

Conover, M. R. 1994. Stimuli eliciting distress calls in adult passerines and response of predators and birds to their broadcast. *Behaviour* **131**: 19-37.

Donoso-Barros, R. 1966. Reptiles de Chile. pp cxliv + 458. Ediciones Universidad de Chile, Santiago.

Doty, G. V. y A. M. Welch. 2001. Advertisement call duration indicates good genes for offspring feeding rate in gray tree frogs (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **49**: 150-156.

Düpjan, S., A. Tuchscherer, J. Langbein, P.-C. Schön, G. Manteuffel y B. Puppe. 2011. Behavioural and cardiac responses towards conspecific distress calls in domestic pigs (*Sus scrofa*). *Physiology and Behavior* **103**: 445-452.

Endler, J. 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* **319**: 505-523.

Fischer, J., D. M. Kitchen, R. M. Seyfarth y D. L. Cheney. 2004. Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age, and exhaustion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**: 140-148.

Fitch, W. T. 1997. Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *The Journal of the Acoustical Society of America* **102**: 1213-1222.

- Font, E. y E. Desfilis. 2002. Chemosensory recognition of familiar and unfamiliar conspecifics by juveniles of the Iberian wall lizard *Podarcis hispanica*. *Ethology* **108**: 319-330.
- Ganeshina, O. y M. Vorobyev. 2009. A contractile cochlear frame is a common feature of the hearing organs in Gekkota (sauria, Squamata): A comparative study. *Brain, Behavior and Evolution* **74**: 87-101.
- Gerhardt, H. C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**: 293-324.
- Gerhardt, H. C., S. D. Tanner, C. M. Corrigan y H. C. Walton. 2000. Female preference functions based on call duration in the gray tree frog (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology* **11**: 663-669.
- Gienger, C. y D. D. Beck. 2007. Heads or tails? Sexual dimorphism in helodermatid lizards. *Canadian Journal of Zoology* **85**: 92-98.
- Halloy, M., J. M. Boretto y N. R. Ibarguengoytia. 2007. Signs of parental behavior in *Liolaemus elongatus* (Sauria: Liolaemidae) of Neuquén, Argentina. *South American Journal of Herpetology* **2**: 141-147.
- Hare, J. F. y B. A. Atkins. 2001. The squirrel that cried wolf: reliability detection by juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51**: 108-112.
- Hill, G. E. 1986. The function of distress calls given by tufted titmice (*Parus bicolor*): An experimental approach. *Animal Behaviour* **34**: 590-598.
- Hoare, M. y A. Labra. 2013. Searching for the audience of the weeping lizard's distress call. *Ethology* **119**: 860-868.
- Högstedt, G. 1983. Adaptation unto death: Function of fear screams. *American Naturalist* **121**: 562-570.
- Ioannou, C. C. y Krause, J. 2009. Interactions between background matching and motion during visual detection can explain why cryptic animals keep still. *Biology Letters* **5**: 191-193.
- Ito, R. y A. Mori. 2010. Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: Iguania). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**: 1275-1280.



Klump, G. y M. Shalter. 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **66**: 189-226.

Koenig, W. D., M. T. Stanback, P. N. Hooge y R. L. Mumme. 1991. Distress calls in the acorn woodpecker. *Condor* **93**: 637-643.

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

Labra, A. 2008. Multi-contextual use of chemosignals by *Liolaemus* lizards. *En Chemical Signals in Vertebrates* 11. pp 357-365. Springer.

Labra, A. y H. M. Niemeyer. 1999. Intraspecific chemical recognition in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Journal of Chemical Ecology* **25**: 1799-1811.

Labra, A. y H. M. Niemeyer. 2004. Variability in the assessment of snake predation risk by *Liolaemus* lizards. *Ethology* **110**: 649-662.

Labra, A., J. Pienaar y T. F. Hansen. 2009. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: Adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist* **174**: 204-220.

Labra, A., G. Silva, F. Norambuena, N. Velásquez y M. Penna. 2013. Acoustic features of the weeping lizard's distress call. *Copeia* **2013**: 206-212.

Labra, A., J. Sufan-Catalan, R. Solis y M. Penna. 2007. Hissing sounds by the lizard *Pristidactylus volcanensis*. *Copeia* **2007**: 1019-1023.

Martín, J. y P. López. 1999. An experimental test of the costs of antipredatory refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos* **1999**: 499-505.

Mella, J. 2005. Peñaloza APG, Novoa F & M. Contreras (eds.), Guía de campo reptiles de Chile: Zona central. pp 147+ xii. Ediciones del Centro de Ecología Aplicada Ltda.

Nakano, R., R. Nakagawa, N. Tokimoto y K. Okanoya. 2013. Alarm call discrimination in a social rodent: Adult but not juvenile degu calls induce high vigilance. *Journal of Ethology* **31**: 115-121.

Neudorf, D. L. y S. G. Sealy. 2002. Distress calls of birds in a neotropical cloud forest. *Biotropica* **34**: 118-126.

O'Connor, D. E. y R. Shine. 2004. Parental care protects against infanticide in the lizard *Egernia saxatilis* (Scincidae). *Animal Behaviour* **68**: 1361-1369.

Pfefferle, D. y J. Fischer. 2006. Sounds and size: identification of acoustic variables that reflect body size in hamadryas baboons, *Papio hamadryas*. *Animal Behaviour* **72**: 43-51.

Ramakrishnan, U. y R. Coss. 2000. Age differences in the responses to adult and juvenile alarm calls by bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Ethology* **106**: 131-144.

Ramer, J. D., T. A. Jenssen y C. J. Hurst. 1983. Size-related variation in the advertisement call of *Rana clamitans* (Anura: Ranidae), and its effect on conspecific males. *Copeia* **1983**: 141-155.

Reby, D. y K. McComb. 2003. Anatomical constraints generate honesty: Acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour* **65**: 519-530.

Regalado, R. 2003. Social behavior and sex recognition in the Puerto Rican dwarf gecko *Sphaerodactylus nicholsi*. *Caribbean Journal of Science* **39**: 77-93.

Rohwer, S., S. D. Fretwell y R. C. Tuckfield. 1976. Distress screams as a measure of kinship in birds. *American Midland Naturalist* **96**: 418-430.

Seebacher, F. y C. E. Franklin. 2005. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: A review. *Journal of Comparative Physiology B* **175**: 533-541.

Seyfarth, R. M. y D. L. Cheney. 2003. Signalers and receivers in animal communication. *Annual Review of Psychology* **54**: 145-173.

Stankowich, T., P. J. Haverkamp y T. Caro. 2014. Ecological drivers of antipredator defenses in carnivores. *Evolution* **68**: 1415-1425.

Toledo, L. F., I. Sazima y C. F. Haddad. 2011. Behavioural defences of anurans: An overview. *Ethology, Ecology and Evolution* **23**: 1-25.

Uetz, P. y J. Hošek. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed September 23, 2015.

Vannoni, E. y A. G. McElligott. 2007. Individual acoustic variation in fallow deer (*Dama dama*) common and harsh groans: A source-filter theory perspective. *Ethology* **113**: 223-234.

Verrastro, L. 2004. Sexual dimorphism in *Liolaemus occipitalis* (Iguania, tropiduridae). Iheringia. Série Zoologia, **94**: 45-48.

Vidal, N. y S. B. Hedges. 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. Comptes Rendus Biologies **332**: 129-139.

Wiley, R. H. y D. G. Richards. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. Behavioral Ecology and Sociobiology **3**: 69-94.

Wise, K. K., M. R. Conover y F. F. Knowlton. 1999. Response of coyotes to avian distress calls: Testing the startle-predator and predator-attraction hypotheses. Behaviour **136**: 935-950.

Zuberbühler, K. 2009. Survivor signals: the biology and psychology of animal alarm calling. Advances in the Study of Behavior **40**: 277-322.

ANEXO

12/4/13

Acepta - Visualización de Documento



RESOLUCIÓN EXENTANº:7413/2013

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

Santiago, 27/ 11/ 2013

VISTOS:

Lo solicitado por la interesada con fecha 18 de Octubre del 2013; la Ley 19.473; el Decreto de Agricultura Nº 5 de 1998; la Resolución Nº 2433 del 2012 del Director Nacional del Servicio Agrícola y Ganadero; y la Ley Nº 18.755, Orgánica de este Servicio.

CONSIDERANDO:

1. Que para fines de investigación, la Señora Antonieta Labra Lillo, solicita permiso de Captura Científica.

RESUELVO:

1. Autorízase a la Sra. Antonieta Labra Lillo, RUT Nº9.033.870-6 con domicilio en Ramón Sotomayor N° 2952, Dept. 507, Providencia, Región Metropolitana, la captura de reptiles bajo las condiciones de la presente Resolución.
2. Se autoriza la captura de los siguientes ejemplares de reptiles, según cuadro adjunto, mediante lazo corredizo, desde la fecha de esta Resolución hasta el 30 de Noviembre del 2014.

Nº Ejemplares	Nombre Científico	Localidad	Región
25	<i>Liolaemus chilensis</i>	Isla de Maipo	Metropolitana
25	<i>Liolaemus chilensis</i>	Pucón	La Araucanía
20	<i>Liolaemus graveshorti</i>	Melipilla	Metropolitana
30	<i>Liolaemus nitidus</i>	Tabo	Valparaíso

Los ejemplares capturados una vez identificados, serán transportados en bolsas de género en forma individual al laboratorio de Neuroetología de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile. Una vez terminado el estudio, los ejemplares serán devueltos al mismo lugar de donde fueron colectados.

Para la manipulación de los ejemplares, deberán utilizarse las medidas de bioseguridad respectivas, que aseguren la protección de la fauna y los investigadores. En caso de que ocurra la muerte de un ejemplar se deberá dar aviso de inmediato al SAG de la región correspondiente al sitio de captura.

Para las capturas se autoriza, bajo la supervisión del investigador responsable en terreno, la participación de Michael Weymann, Rut:17.124.621-0, Claudio Reyes, Rut:17.099.345-4, Hugo Díaz, Rut:17.910.200-7, Valentina Bozzo, Rut:15.317.589-6, Javiera Constanzo, Rut:16.212.977-5, Anibal Martínez, Rut:5.740.277-6 y Nelson Velásquez, Rut:13.674.491-7.

Las capturas y manipulación de los ejemplares, sólo está permitida para las personas autorizadas en

esta resolución.

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

3. En forma previa a la colecta, con al menos 5 días hábiles de anticipación, el investigador, deberá informar por escrito, a la Dirección Regional SAG Región Metropolitana al mail, diproren.metropolitana@sag.gob.cl, a la Dirección Regional SAG Región de Valparaíso al mail, de la encargada R.N.R. aurora.espinoza@sag.gob.cl y a la Dirección Regional SAG Región de La Araucanía al mail, del encargado R.N.R. renato.arce@sag.gob.cl y al subdepartamento de Vida Silvestre del SAG Central, diproren@sag.gob.cl, las fechas y sitios específicos de captura, además de un número de teléfono y/o dirección de correo electrónico de contacto.
4. Una vez concluidas las actividades de terreno, la Sra. Antonieta Labra Lillo deberá enviar a la Dirección Regional SAG respectiva y a la División de Protección de Recursos Naturales Renovables del SAG Central, un informe donde señale la cantidad de ejemplares capturados según especie, indicando las localidades en forma georeferenciada, tanto de la captura, así como detalles del esfuerzo de captura empleado, a más tardar 30 días hábiles después de finalizadas las capturas. En caso de existir alguna publicación originada en la autorización otorgada, si lo tiene a bien, deberá enviar copia de las mismas, incluida tesis y presentación a seminarios, debiendo hacer referencia en ellas del permiso expedido.

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

5. 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.

ANOTESE Y TRANSCRIBASE



MARIO SANTIAGO MANRIQUEZ SANTA CRUZ
JEFE DIVISIÓN PROTECCIÓN DE LOS
RECURSOS NATURALES RENOVABLES

Anexos

Nombre	Tipo	Archivo	Copias	Hojas
Proyecto	Digital			
Proyecto 2	Digital			
Proyecto 3	Digital			

Adjuntos

Documento	Fecha Publicación
7815/2013 Registro de ingreso de documento Externo	18/10/2013

RAF/SSG

Distribución:

- Liliana Plaza de los Reyes Cid - Encargada SIAC y Transparencia SIAC
- Cristian Ortega Pineda - Asistente SIAC
- Marcela Soledad Cespedes Moya - Secretaria División Protección de los Recursos Naturales

12/4/13

Acepta - Visualización de Documento

Renovables

- Pablo Fernando Vergara Cubillos - Director Regional Dirección Regional de Valparaíso - Or.V
- María Loreto Álvarez Gómez - Directoría Regional Dirección Regional Metropolitana - Or.RM
- María Teresa Fernández Cabrera - Directora Regional Dirección Regional - Or.IX
- Antonieta Lillo Labra

División Protección de los Recursos Naturales Renovables

custodafirma1311acepta.com\014e58a0c17ed02861bcd72a25ae04f748d84c6a5

33