

UCH-FC
B. Ambiental
W 549
C. I



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS

“Respuesta a las llamadas de angustia homotípicas y heterotípicas en *Liolaemus chiliensis*”

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

MICHAEL JOACHIM WEYMANN WENZEL

Directora del Seminario de Título: Dra. Antonieta Labra Lillo
Patrocinante: Dr. Pablo Sabat Kirkwood

Marzo, 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:

MICHAEL JOACHIM WEYMANN WENZEL

“Respuesta a las llamadas de angustia homotípicas y heterotípicas en *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

Firma manuscrita en azul y sello circular de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. El sello contiene el texto: "FACULTAD DE CIENCIAS * U. DE CHILE *".

Dr. Pablo Sabat Kirkwood
Patrocinante Seminario de Título

Comisión Revisora y Evaluadora

Dr. Claudio Veloso Iriarte
Presidente Comisión

Firma manuscrita en azul.

Dr. Hugo Torres Contreras
Evaluador

Firma manuscrita en azul.

Santiago de Chile, abril 2015

ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
INDICE DE TABLAS	v
INDICE DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN.....	1
ABSTRACT	3
1. INTRODUCCIÓN	4
1.1 Antecedentes generales	4
1.2 Objetivos	8
1.3 Hipótesis y Predicciones	8
2. MATERIALES Y METODOS	9
2.1 Captura y mantención	9
2.2 Experimento: Respuesta a estimulación acústica	10
2.3 Síntesis de los estímulos	13
2.4 Análisis de los videos	14
2.5 Análisis estadístico	15
3. RESULTADOS	16
4. DISCUSIÓN.....	20
5. CONCLUSIONES	26
6. REFERENCIAS	27
7. ANEXO	33

El siguiente seminario de título va dedicado a la fauna chilena, en especial a los reptiles de Chile,
que en este andar por la vida siempre me han entregado bellos momentos.

AGRAECIMIENTOS

A mis padres y familia

A mis amigos y compañeros

A la directora de este seminario y profesores

Al Fondecyt y a la beca Puelma

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1** Promedios \pm errores estándares de cada una de las variables registradas en *L. chiliensis* de Pucón sometidos a cuatro estímulos acústicos.
- Tabla 2** Resultados de los Modelos Generales Lineales de dos vías para determinar el efecto del origen del estímulo (homo vs heterotípico), tipo de estímulo acústico (chillido vs. ruido) y su interacción, en las siguientes variables medidas en *L. chiliensis*: latencia post-estímulo, exploración química, tiempo en movimiento, intento de escape y tiempo en el frente del terrario.

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1** Distribución geográfica de *Liolaemus chiliensis* y las poblaciones que han sido estudiadas en el área de la bioacústica: (a) Melipilla (Hoare & Labra, 2013) y (b) Pucón (presente estudio).
- Figura 2** Esquema de las secuencias y tiempos de los experimentos a los cuales fueron sometidos los individuos de *Liolaemus chiliensis* de Pucón. A: Secuencia total de grabación de cada experimento. Composición de los estímulos acústicos separados por silencios (chillidos sintéticos o ruidos) B: Estímulos acústicos de Melipilla C: Estímulo acústico de Pucón.
- Figura 3** Espectrogramas que muestra las principales categorías de los llamados de angustia registrados en *Liolaemus chiliensis* de Pucón, de acuerdo a los patrones de modulación de frecuencia: (a) complejo, (b) simple invariante, (c) simple ascendente, y (d) simple descendente.
- Figura 4** Oscilogramas arriba y espectrogramas abajo de (a): ruido control, (b): chillido sintético Melipilla y (c): chillido sintético Pucón.
- Figura 5** Valores promedio \pm Error estándar de las latencias post-estímulo registradas en *L. chiliensis* de Pucón, en los distintos tratamientos. Tipo de estímulo: chillido (heterotípico, Melipilla y homotípico, Pucón) y ruido (heterotípico, Melipilla y homotípico, Pucón). No existen diferencias entre ambos chillidos y ambos ruidos, pero existen diferencias entre chillido y ruido (* $p < 0,05$), los que se grafican promediados en el inserto.
- Figura 6** Valores promedio \pm Error estándar del diferencial de escapes, de *L. chiliensis*, registradas en los distintos tratamientos. Tipo de estímulo: chillido (heterotípico, Melipilla y homotípico, Pucón) y ruido (heterotípico, Melipilla y homotípico, Pucón). La línea horizontal (cero) indica el punto en el que no hay cambios entre pre y pos estímulo. El valor negativo indica que posterior al estímulo la conducta de escape disminuyó en relación a la condición previa al estímulo. No existen diferencias entre

ambos chillidos o ambos ruidos, pero si existen diferencias entre chillidos y ruidos (* $p < 0,05$), los que se grafican promediados en el inserto.

RESUMEN

La depredación constituye un importante factor selectivo sobre las poblaciones presas, las que evolucionan complicados y únicos comportamientos defensivos que les permite evadir o sobrevivir a la depredación. Un tipo de estas respuestas son las llamadas o chillidos de angustia (“distress calls”), las que tienen diferentes funciones, siendo una de ellas alertar a conespecíficos sobre la presencia de depredadores, lo cual favorecería la sobrevivencia de estos individuos. Sin embargo, para que una emisión vocal sea funcional requiere que los individuos puedan discernir o decodificar el estímulo. Considerando que las vocalizaciones pueden presentar variaciones geográficas en aquellas especies con amplia distribución espacial, es posible que esta variación de los estímulos, provoque que el mensaje deje de ser entendido por un receptor de otra localidad.

El lagarto *Liolaemus chiliensis* vocaliza al ser capturado, existiendo evidencias en una población de Melipilla, de que los chillidos alertarían del riesgo de depredación a los conespecíficos. Considerando que esta especie tiene un amplio rango de distribución, y que datos preliminares muestran que existe variación geográfica en las características de las vocalizaciones, no queda claro si esta variación determinaría un quiebre en la capacidad de responder a chillidos entre poblaciones. Más aun, tampoco se sabe si los individuos de otras poblaciones, distintas a la de Melipilla, son capaces de responder a las vocalizaciones emitidas por conespecíficos de su población. Dentro de este contexto, los objetivos de este seminario de título son determinar si los individuos de otra población de *L. chiliensis*, en este caso de Pucón, responden a las vocalizaciones de conespecíficos locales (llamados homotípicos), como lo observado en Melipilla, y determinar si esta población (Pucón) responde o es capaz de decodificar las vocalizaciones provenientes de una población distinta (llamado heterotípico; Melipilla).

Se realizaron experimentos de reproducción o “playback” con 18 individuos de una población de *L. chiliensis* de Pucón. Se expuso a los individuos a llamados de angustia homotípicos y heterotípicos, y ruidos controles. Los lagartos respondieron de igual manera a llamados heterotípicos y homotípicos, y estos llamados fueron discriminados de los ruidos. Estos datos indican que la variación geográfica en las vocalizaciones de esta especie no interfiere con la capacidad de decodificar el mensaje de alarma, a lo menos en la población de Pucón. Estos datos sugieren que la capacidad de respuesta de los conespecíficos a las llamadas de angustia, podría

ser una característica de la especie. Se discuten los mecanismos que permitirían responder a los llamados de angustia, a pesar de las variaciones existentes.

ABSTRACT

Predation is a strong selective factor on prey populations, which evolve complex and unique defensive behaviors that allow them, survive to predation risk. One type of response to predation is the distress calls, which have different functions, such as alarm the conspecifics on the presence of predators nearby. However, for an utterance is functional requires that individuals produce a specific stimulus that can be discerned or decoded by conspecifics. Because some species have large spatial distributions, they can exhibit geographic variation in their stimuli, causing that the message do not be perceived by the receptor from a different locality.

The lizard specie, *Liolaemus chiliensis*, emits vocalizations when captured, existing evidence in a population from Melipilla, that screams alert conspecifics on predation risk. Considering that this specie has a wide distribution and preliminary data show that there is geographic variation in vocalization characteristics, it is unclear whether these variations generate a breakdown in the ability to respond to screams of other locations. Moreover, it is unknown if individuals from other populations, different from Melipilla, are able to respond to these vocalizations. The aim of this study is to determine the role of vocalizations in *L. chiliensis* of a new population, and whether this population responds equally to homotypic and heterotypic vocalizations.

I studied 18 individuals from a population of *L. chiliensis* located near the locality of Pucón. Using playback experiments, I determined the response to homotypic and heterotypic distress calls, and his respective noise controls. Lizards responded similarly to homotypic and heterotypic distress calls but differ with the noise, indicating that the geographic variation in this species don't interfere in the capacity to recognize the alarm message. I discussed the mechanism whereby is recognized the distress calls.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Antecedentes generales

Todos los organismos vivos requieren energía para su mantenimiento, crecimiento y reproducción. En el caso de los animales, esta energía la obtienen mediante la degradación de los componentes químicos de los cuerpos de otros organismos (Martín, 2002). Este flujo de energía es una característica común de todos los ecosistemas y el escenario donde se pone en juego la depredación, la cual se define como, la interacción en la cual un individuo de una especie es capaz de consumir total o parcialmente la biomasa de un individuo de otra especie (Abrams, 2000). La depredación cumple, por lo tanto, un rol importante en la determinación de patrones en la historia de vida, influenciando a los organismos a escala ecológica y evolutiva, lo que afecta a las especies tanto a nivel conductual, fisiológico y morfológico, como también la dinámica poblacional y la estructura de las comunidades (Sih *et al.*, 1992). En definitiva, la depredación representa una de las mayores fuerzas selectivas sobre las poblaciones presas (Griffin, 2004).

Durante un evento de depredación existe una serie de etapas que lleva a cabo el depredador: detección, identificación, ataque, captura y consumo de la presa (Endler, 1991). Las presas responden a esta presión selectiva con diversos mecanismos de defensa o estrategias antidepredatorias, las cuales permiten interrumpir la cadena de depredación en una o más de sus fases (Kats & Dill, 1998). Aun cuando, la activación de una o más de estas defensas puede determinar el seguir o no viviendo, estas adaptaciones defensivas son en general costosas para la presa, debido a que el organismo consume energía y recursos que podría invertir en procesos vitales como su crecimiento y/o reproducción (Werner & Anholt, 1996; Wisenden, 2000; Werner & Peacor, 2003). Por lo tanto, una respuesta dependiente del nivel de riesgo de depredación (Helfman, 1989) es crítica para los animales presas, los que deben identificar con precisión a sus depredadores, así como evaluar los riesgos de depredación, permitiendo de esta forma reducir los costos asociados a la activación de algún mecanismo antidepredatorio (Ito & Mori, 2010).

Los animales pueden determinar los riesgos de depredación obteniendo la información necesaria a través del uso de señales o claves. Una señal o una clave es información de diversa naturaleza (e.g. acústicas, visuales, táctiles, químicas), la cual es usada por el receptor. En el caso de las señales, éstas son emitidas para informar, mientras que las claves constituyen información extraídas de conductas, que no apuntan a entregar dicha información (Bradbury & Veherencamp,

1998). Entre los distintos modos sensoriales utilizados por los animales, el uso de señales y claves acústicas está muy extendido entre los taxa (Bradbury & Veherencamp, 1998).

Un tipo de información acústica utilizada por los animales durante riesgo de depredación, son las llamadas de alarma, “alarm calls” (Klump & Shalter, 1984; Zuberbühler, 2009), las que son emitidas por las presas en presencia de un depredador, las que permiten advertir a otros individuos del eventual peligro, los que responden con conductas que reducen su riesgo de depredación (Seyfarth *et al.*, 1980). Considerando que muchos depredadores dependen del elemento sorpresa para capturar sus presas, estos ven disminuida su tasa de éxito de captura al ser alertadas las potenciales víctimas (Davies *et al.*, 2012). Estas llamadas de alerta también pueden llevar a confundir o disuadir al depredador en su intento de captura, ya que informan al depredador de una buena condición física y/o habilidad de escape de la presa (Woodland *et al.*, 1980; Wheeler, 2008). Más aun, también existen especies que utilizan las llamadas de heteroespecíficos como claves del riesgo de depredación en la cercanía (Rainey *et al.*, 2004; Vitousek *et al.*, 2007; Ito & Mori, 2010; Ito *et al.*, 2013).

Sin embargo, algunas especies presas emiten vocalizaciones cuando los individuos han sido capturados por un depredador, las que son conocidas como llamadas o chillidos de angustia, socorro o de estrés, “distress calls” (Caro, 2005). Estas llamadas han sido reportadas en una amplia variedad de especies presas (Branch & Freeberg, 2012), y tendrían diversas funciones (Conover, 1994), las que incluyen: (1) alertar a conoespecíficos del riesgo de depredación; (2) solicitar ayuda de conoespecíficos para escapar; (3) atraer a conoespecíficos, los cuales pueden obtener información sobre el depredador al presenciar una interacción depredador-presa pudiendo evitar una futura depredación; (4) atraer a otro depredador, competidor del que capturo la presa, para que amenace o distraiga a éste depredador primario, generando posibles oportunidades de escape para la presa, y (5) asustar al depredador permitiendo así a la presa liberarse del captor (Conover, 1994; Caro, 2005).

Para que una información, ya sea señal o clave, resulte funcional requiere que éste estímulo pueda ser recibido como un mensaje (Endler, 1993). Sin embargo, las vocalizaciones pueden presentar variaciones entre poblaciones, las que son posibles de registrar en algunas especies de amplia distribución geográfica, como por ejemplo, lo encontrado en el anfibio *Pleurodema thaul* (Velásquez *et al.*, 2013). Estas variaciones pueden determinar que la información no sea funcional para la comunicación intraespecífica. De hecho, diversos estudios

tratan el efecto de la variación geográfica en vocalizaciones asociadas a selección sexual y el reconocimiento de especies, con un análisis de las implicancias de la disrupción en la capacidad de entender el mensaje (Gerhardt, 2013; Wilkins *et al.*, 2013). En contraste, muy poco se sabe de la variación geográfica en los llamados de angustia, y sus consecuencias en las respuestas de alarma (Blumstein *et al.*, 2008). Sin embargo, estudios en los cuales se han manipulado experimentalmente las diferentes características de los llamados de angustia, tales como: estructura armónica (Aubin & Bremond, 1992), modulación de frecuencia (Aubin, 1989) y frecuencia fundamental (Teichroeb *et al.*, 2013), indican que existe un límite estrecho en la variación que puede sufrir un estímulo antes de que el mensaje deje de ser percibido como tal por el receptor. Esto sugiere que de existir variación geográfica en los llamados de angustia, las poblaciones no serían capaces de decodificar el mensaje de llamadas heterotípicas, es decir, de una población distinta. Sin embargo, el único estudio realizado a la fecha, con *Caiman yacaré*, en que se ha abordado la capacidad de responder a llamados de distintas poblaciones muestra que a pesar de exhibir variabilidad en los llamados de angustia a través de la distribución geográfica, estos son capaces de responder al llamado (Sicuro *et al.*, 2013). Es decir, a la fecha existen evidencias contradictorias respecto a la capacidad que tienen los organismos de responder frente a variación en los llamados de angustia.

Con el fin de contribuir en esclarecer si los animales son capaces de responder a llamadas de conespecíficos, independiente de si son de la misma o distinta población, me he planteado investigar al lagarto *Liolaemus chiliensis*, una especie que pertenece a un género con más de 220 especies descritas (Breitman *et al.*, 2011), siendo la única especie dentro del género en la cual se ha reportado vocalización (Labra *et al.*, 2013), y presenta variaciones en su vocalización a través de su distribución geográfica (Hoare *et al.*, 2012). *Liolaemus chiliensis* es comúnmente conocido como el “lagarto llorón” o chillón (Donoso-Barros, 1966), debido a que emite un chillido al ser capturado (Labra *et al.*, 2013) lo que alerta a conespecíficos, los cuales responden con un tiempo prolongado de inmovilidad (Hoare & Labra, 2013). Se ha planteado que el uso de vocalizaciones en *L. chiliensis* habría sido favorecido dado que esta especie habita normalmente arbustos esclerófilos y zarzamoras (Donoso-Barros, 1966), lo que limita la comunicación visual (Labra *et al.*, 2013). Es en este contexto, en que los llamados de angustia pudiesen ser relevantes para la sobrevivencia de los conspecíficos, ya que estos utilizan el chillido como información para responder ante el peligro de depredación (Hoare & Labra, 2013).

El lagarto llorón se distribuye desde Tuluahuén en la Región de Coquimbo hasta Pucón en la Región de la Araucanía (Mella, 2005). A la fecha, esta especie solo ha sido estudiada respecto a la respuesta de alerta, en una población de la zona de Melipilla (Hoare & Labra, 2013). El amplio rango de distribución de la especie (Mella, 2005) sumado a datos preliminares que muestran la existencia de variación en el chillido en una población alejada a Melipilla (Hoare *et al.*, 2012), podría determinar incapacidad en el reconocimiento de las llamadas de otras poblaciones. Sin embargo, se desconoce si otras poblaciones de esta especie son capaces de responder, al igual que la población de Melipilla, a llamados de socorro homotípicos (pertenecientes a una misma localidad). Más aún, se desconoce si poblaciones de localidades alejadas son capaces de reconocer o decodificar los llamados de angustia heterotípicos (pertenecientes a otra población).

1.2 Objetivos

El objetivo general de este estudio es determinar si las vocalizaciones de *L. chiliensis* actúan como una alerta en otras poblaciones, específicamente en una población de Pucón, y si es así, determinar si la variabilidad geográfica en las vocalizaciones determina un quiebre en la capacidad de decodificar llamadas heterotípicas.

Objetivos específicos

1. Registrar la conducta de *L. chiliensis* de Pucón enfrentado a vocalizaciones de conoespecíficos de su propia y otra población.
2. Comparar la conducta de *L. chiliensis* de Pucón enfrentado a vocalizaciones homo y heterotípicas.

1.3 Hipótesis y Predicciones

De acuerdo a los antecedentes planteados, las hipótesis de trabajo son:

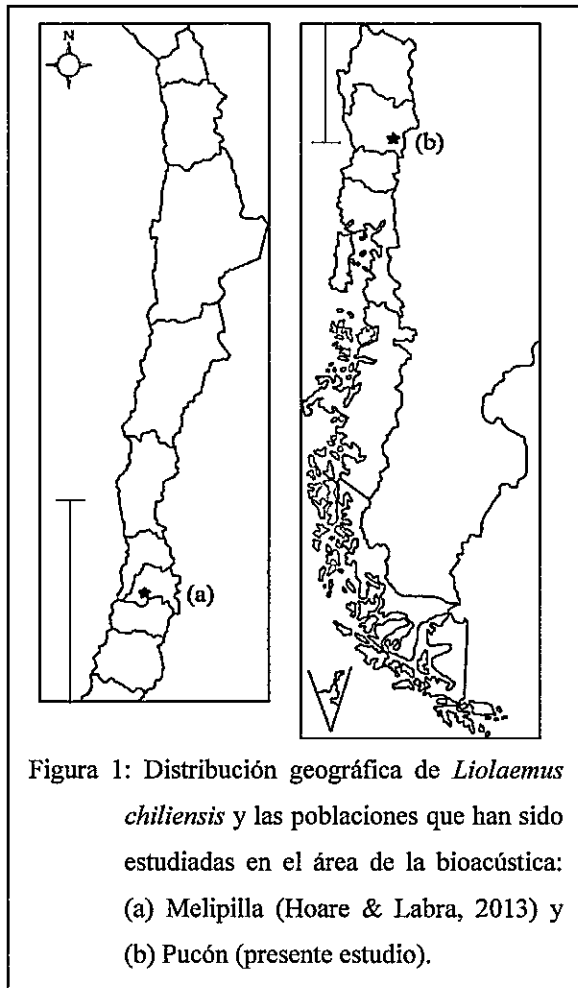
1. Dada la importancia asociada a la capacidad de escape de depredadores, entonces, las vocalizaciones emitidas ante una situación de subyugación, actúan de alarma en cualquier población de *L. chiliensis*, por lo que individuos de Pucón también responderán a las llamadas de angustia de su población.
2. Si las características estructurales del chillido no presentan una variación extrema, entonces se espera que la variación geográfica de las llamadas de angustia no afecta la capacidad de decodificar el mensaje, por lo que los individuos de Pucón responderán de igual forma a llamadas homo y heterotípicas.

Se espera que los lagartos de Pucón, al escuchar las vocalizaciones, cambien su actividad a una conducta antidepredatoria de inmovilidad ya sea cuando se los enfrenta a una llamada homotípica como una heterotípica.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Captura y mantención

Se capturaron 18 individuos de *L. chiliensis*, nueve hembras (Promedio longitud hocico cloaca = 73mm; Desv. est.=6,04) y nueve machos (Promedio longitud hocico cloaca= 68,2 mm;



Desv. est.= 5,81), en diciembre del 2012, en la zona sur del país, en la ribera del río Trancura, en las cercanías de Pucón (39°16'S, 71°58' O). Esta población se encuentra a más de 760 km de otra población ya estudiada de Melipilla (33°41'S, 71°13'O) (Fig. 1). Se contó con la autorización de la División de Protección de los Recursos Naturales (DIPROREN) del Servicio Agrícola y Ganadero (SAG), permiso N° 2374 (ver Anexo), para capturar y mantener a los animales en cautiverio, y del Comité de Ética Científica de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile.

Los individuos fueron capturados mediante lazos de hilo de algodón, y posteriormente mantenidos en bolsas de tela hasta ser depositados en sus respectivos terrarios, en el vivero del Laboratorio de Neuroetología, Facultad de Medicina, Universidad de Chile. Previo a colocarlos en los terrarios los lagartos

fueron sexados según morfología de la cloaca, pesados, medidos (longitud hocico-cloaca y longitud cola) e inspeccionados bajo lupa para determinar la presencia de parásitos. De estar infectados, los animales fueron desparasitados con Fipronil 0,25% espray (Front Line®), aplicándolo en todo el cuerpo, excepto en la cabeza, con un algodón embebido con el producto con el fin de evitar una posible exacerbación parasitaria. En caso de existir persistencia parasitaria, se repitió el proceso transcurrido dos semanas desde la primera aplicación.

Los lagartos fueron mantenidos en los terrarios individuales, lo cuales consistieron en cajas de plástico de 37 x 23 x 25 cm con una ventana frontal (14.5 x 10 cm) cubierta con una malla plástica y una tapa de cierre hermético, también con una ventana superior cubierta con malla plástica. Estas mallas permitieron una adecuada ventilación, incrementar la iluminación dentro del terrario y entregar una mayor superficie de desplazamiento para el animal. El interior de los terrarios estaba compuesto por una capa de arena de aproximadamente 1 cm como sustrato, un pocillo de greda invertido para ser utilizado por el individuo como refugio y sitio de termorregulación, un pocillo de greda para mantener agua *ad libitum* y un listón de madera, usado para trepar y como percha. Los individuos fueron alimentados con larvas y escarabajos de la harina (*Tenebrio molitor*) tres veces por semana, a los cuales se le adicionó suplemento vitamínico (Reptivite®).

El bioterio en el cual se consignaron los terrarios, se mantuvo con un fotoperiodo de 13:11 hrs L:O y a una temperatura promedio de 30° C, todo esto mediante el uso de lámparas halógenas. La sala contaba con un ventilador el cual mantuvo una ventilación constante.

Luego de ser colocados en sus terrarios, los lagartos permanecieron al menos una semana sin ser perturbados, con el fin de que éstos se habituaran a las condiciones de laboratorio.

2.2 Experimento: Respuesta a estimulación acústica

Cada individuo fue sometido a cuatro condiciones experimentales o estímulos acústicos:

- 1) Chillido o llamado de angustia de su propia población o chillido homotípico, el cual será denominado chillido de Pucón.
- 2) Ruido blanco homotípico o ruido Pucón.
- 3) Chillido o llamado de angustia de una población distinta o chillido heterotípico, el cual corresponderá al chillido de Melipilla.
- 4) Ruido blanco heterotípico o ruido Melipilla.

Los lagartos fueron sometidos a los distintos tratamientos usando un diseño contrabalanceo parcial, a fin de evitar un efecto del orden de presentación de los estímulos. Los experimentos fueron realizados en una cámara semi-anecóica especialmente acondicionada con una pantalla Samsung syncmaster 2233 y cámara de video Panasonic HDC-TM20 con el fin de ver y registrar la conducta del individuo y con un equipo de sonido para presentar el estímulo acústico. Este equipo consistió en un parlante Behringer® (Behringer, Zhongshan, China) el cual

se ubicó a 15cm de la ventana de la caja de experimentación conectado a un amplificador NAD Electronics 3020i y este a un iPod nano A 1320 el cual contuvo y permitió reproducir los estímulos.

Los experimentos se efectuaron en el terrario de mantención de los individuos, pero previo a estos, se retiró el listón de madera y el pocillo de agua. Además, el terrario con los individuos eran calentados bajo una luz infrarroja por 15 minutos, para permitirles termorregular y alcanzar la temperatura preferencial de la especie, la cual bordea los 35 °C (Labra *et al.*, 2013). Esto se realizó debido a que, la temperatura corporal tiene una importante influencia en la conducta de los lagartos (Crowley & Pietruszka, 1983; Vitousek *et al.*, 2007) queriendo, por lo tanto, evitar sesgos en los experimentos debido a la temperatura de los individuos.

Posteriormente, el terrario con el animal era colocado en el sitio de grabación. Para realizar las grabaciones, se reemplazó la tapa del terrario por un vidrio, para registrar con mayor facilidad la conducta del individuo durante el experimento. Este vidrio era limpiado entre cada experimento, para eliminar posibles rastros químicos del individuo en experimentación, y que pudieran afectar la conducta del nuevo individuo focal. Se comenzó a grabar la conducta de los animales una vez que realizaron el primer lamido (Fig. 2 A), lo cual es considerado como el inicio de la exploración (Labra & Niemeyer, 1999). Luego de 6 minutos de grabación, se presentó uno de los cuatro estímulos acústicos, para luego filmar otros 6 minutos (Fig. 2 A). Los estímulos estuvieron compuestos de tres sonidos (ruidos o vocalizaciones), separados de silencios de 0,7 y 1 segundo. Los estímulos acústicos de Melipilla, tuvieron una duración total de 1,88 segundos (Fig. 2 B), mientras que los de Pucón fueron de 1,82 segundos (Fig. 2 C). Estas diferencias se debieron a que las poblaciones tienen chillidos promedios de distinta duración (ver más adelante).

Al concluir cada experimento se registró la temperatura corporal cloacal del individuo focal, usando una termocúpla conectada a un termómetro Cole Parmer® Digi-sense®, para certificar que los individuos se encontraban en igualdad de condición ($35 \pm 3^\circ\text{C}$). En los casos que se registraran temperaturas corporales fuera de este rango, el experimento de dicho individuo debía ser realizado nuevamente. Tras cada medición de temperatura cloacal se limpiaba la termocúpla con un algodón embebido en alcohol con el fin de evitar el traspaso de posibles infecciones entre individuos. Una vez finalizado el experimento, y el registro térmico, el individuo contó con a lo menos 48 horas de descanso en su terrario de mantención.

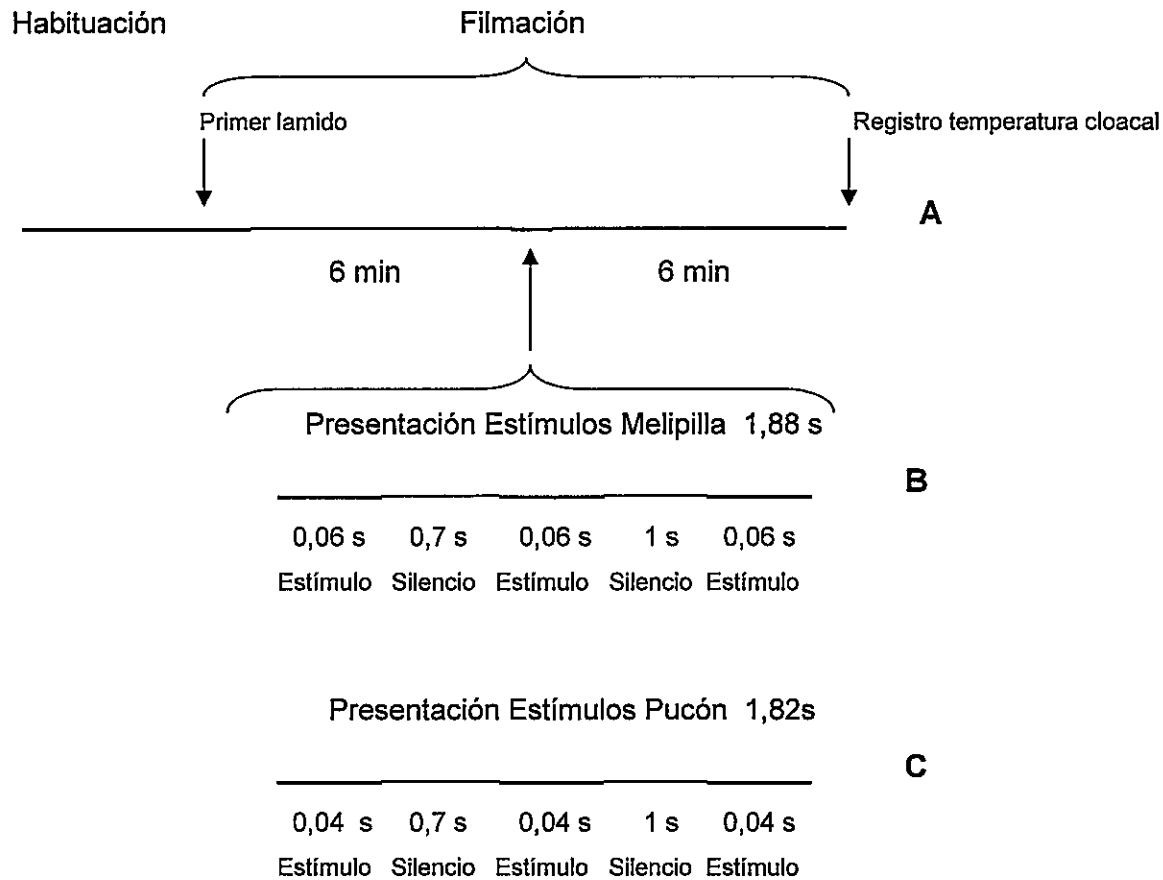


Figura 2: Esquema de las secuencias y tiempos de los experimentos a los cuales fueron sometidos los individuos de *Liolaemus chiliensis* de Pucón. A: Secuencia total de grabación de cada experimento. Composición de los estímulos acústicos separados por silencios (chillidos sintéticos o ruidos) B: Estímulos acústicos de Melipilla C: Estímulos acústicos de Pucón.

2.3 Síntesis de los estímulos

Con el fin de representar la variabilidad intrapoblacional en los llamados de angustia, se realizaron llamados sintéticos de cada población, utilizando las características promedio de las vocalizaciones de individuos de cada población, obtenidos durante la temporada pasada (i.e. individuos distintos a los usados en este estudio). Se consideró un total de 256 chillidos emitidos por 30 individuos en la población de Melipilla, y 20 chillidos de 8 individuos de Pucón. Se usaron los valores promedio de las siguientes características espectro-temporales: frecuencia inicial y final del armónico fundamental, la intensidad de cada armónico en su parte inicial y

final, la duración del llamado, la máxima amplitud de este y el número de armónicos. Debido a que existen diferentes tipos de chillidos de acuerdo al patrón de modulación de frecuencia (Fig. 3), los promedios fueron obtenidos considerando solo los chillidos de la categoría simple descendentes por ser el patrón más representado en *L. chiliensis* de Melipilla (Labra *et al.*, 2013) y así posteriormente poder ser comparados con los de Pucón. La selección de los chillidos y su análisis se realizó con el software Raven Pro 1.3.

Mediante el programa Adobe Audition 3.0, los estímulos acústicos se generaron usando las siguientes características: El chillido sintético de Melipilla tuvo una duración de 60 ms, con un envolvente que alcanzaba el máximo de amplitud a 23 ms y poseía una estructura armónica con una fundamental de frecuencia modulada descendente desde los 2,9 KHz al inicio hasta los 2,6 KHz al final. El estímulo contenía además un total de cinco armónicos. Por otra parte, el sintético de Pucón tuvo una duración de 42 ms, con un envolvente que alcanzaba el máximo de amplitud a los 21 ms y poseía una estructura armónica con una fundamental de frecuencia modulada desde los 6,3 KHz a los 5,3 KHz al final de la señal. El chillido de Pucón tuvo tres armónicos (Fig. 4 C). Los ruidos se generaron considerando los valores de duración de cada población. Los cuatro estímulos generados fueron presentados a un nivel de 51 dB RMS SPL siguiendo la metodología de Hoare y Labra (2013).

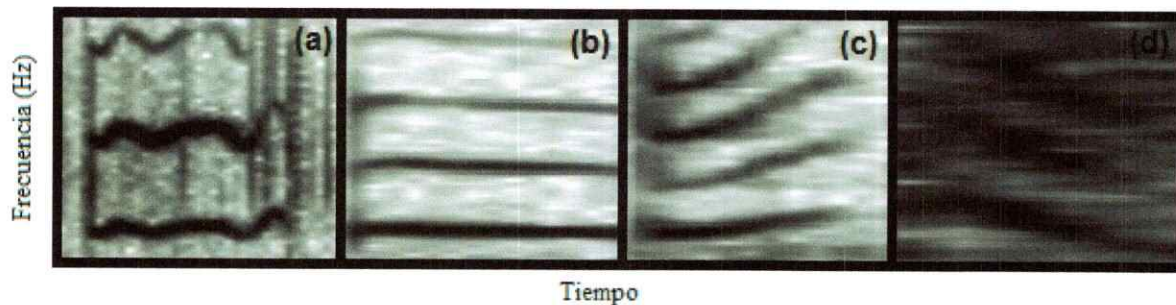


Figura 3: Espectrogramas que muestra las principales categorías de los llamados de angustia registrados en *Liolaemus chiliensis* de Pucón, de acuerdo a los patrones de modulación de la frecuencia: (a) complejo, (b) simple invariante, (c) simple ascendente, y (d) simple descendente.



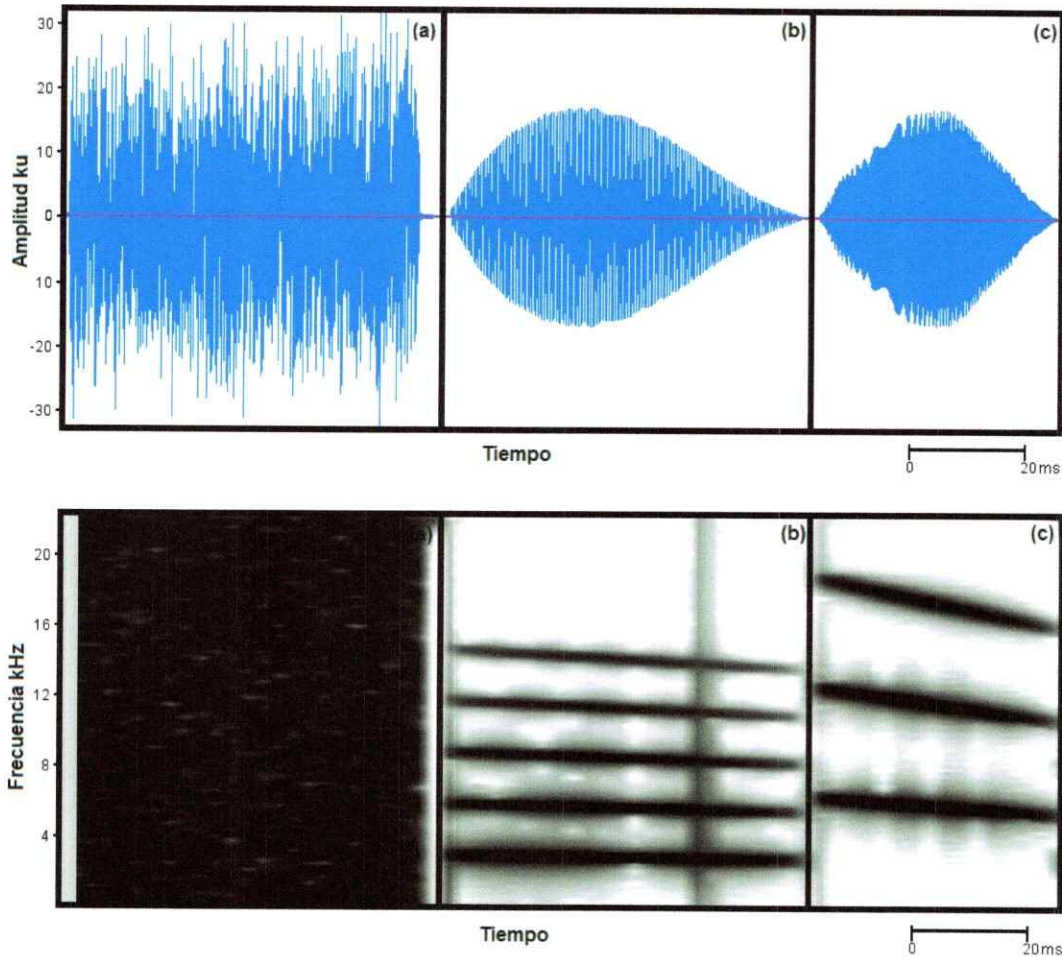


Figura 4: Oscilogramas arriba y espectrogramas abajo (a): Ejemplo de un ruido control, (b): chillido sintético Melipilla y (c): chillido sintético Pucón.

2.4 Análisis de videos

Una vez finalizada la etapa experimental, se analizaron detalladamente cada uno de los videos obtenidos, usando el programa JWatcher (Blumstein *et al.*, 2006). Para esto se generó previamente un etograma, es decir, una lista de comportamientos exhibidos por los animales, especificándose las conductas que se analizarían. Las variables registradas fueron:

1) Latencia post-estímulo: período desde que finaliza el estímulo acústico hasta que el individuo hace algún movimiento. Dado que un animal en movimiento es más fácil de detectar por los depredadores, la disminución de la actividad permitiría a la presa reducir esta detectabilidad al depredador, lo que aumentaría sus posibilidades de sobrevivencia (Hoare & Labra, 2013).

2) Exploración química: Esto incluyó lamidos, autolamidos y degluciones. Los lamidos corresponden a rápidas protrusiones y retracciones de la lengua, lo que se considera una medida de la exploración química (Schwenk, 1995; Labra, 2006). Los autolamidos son lamidos que el individuo realiza a sí mismo, los que le permitirían al individuo comparar entre la información química del ambiente y la de él mismo (Alberts, 1992; Regalado, 2003). Finalmente, las degluciones son conductas en que el animal permanece con la boca abierta, dejando el paladar perpendicular al sustrato. Esto permitiría que las moléculas químicas llegasen directamente al vomeronasal, órgano quimiorreceptor (Al-Ghamdi *et al.*, 2001; Labra, 2006; Webster *et al.*, 2007).

3) Tiempo en movimiento: Tiempo que el animal realiza cualquier conducta de desplazamiento en el terrario, cambios de posición (Labra, 2006), y exploración visual (“scanning”), en la que el individuo solo mueve levemente la cabeza (Ito & Mori, 2010). Estas conductas son un indicador de la exploración que realiza el individuo (Labra, 2006).

4) Intentos de escape: Engloba conductas tales como intentos de trepar por las paredes del terrario, escarbar el sustrato o refregar el morro contra el terrario (Font & Desfilis, 2002).

5) Tiempo en el frente: El terrario fue virtualmente dividido en dos áreas, contabilizándose el tiempo que pasaba el individuo cerca de la ventana para determinar la preferencia o evasión de los diferentes espacios durante las distintas fases del experimento.

2.5 Análisis estadístico

Para el análisis de las variables 2 a 5, se determinó la diferencia de las conductas registradas antes y después de la presentación del estímulo acústico (“Post-estímulo” – “Pre-estímulo” = “diferenciales”), ya que permiten determinar el cambio conductual producido por los distintos estímulos. El efecto del origen del estímulo (homo vs heterotípico), tipo de estímulo (chillido vs. ruido), y su interacción, en los diferenciales y la latencia post-estímulo fueron analizadas con un ANOVA de dos vías, de medidas repetidas, usando programa Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., 2002, Tulsa, OK, USA). Respecto a la influencia del sexo, se hizo un análisis preliminar los que señalaron la ausencia de un efecto sobre las variables, por lo que el efecto del sexo no fue considerado en los análisis posteriores.

3. RESULTADOS

La Tabla 1 resume los resultados de las variables, en los distintos tratamientos, y en la Tabla 2 se presentan los análisis estadísticos de las distintas variables estudiadas. Los análisis indican que solo dos variables son moduladas por el tipo de estímulo acústico (chillido vs ruido), no existiendo ningún efecto del origen del estímulo acústico (homo vs. heterotípico) y de la interacción entre tipo de estímulo y el origen de estos. Por una parte, los llamados de angustia provocan un mayor tiempo de latencia que los ruidos (Fig. 5), y los lagartos tienen un incremento significativo de escapes cuando han sido expuestos a ruido (Fig. 6).

Tabla 1. Promedios \pm errores estándares de cada una de las variables registradas en *L. chiliensis* de Pucón sometidos a cuatro estímulos acústicos.

Variable	Chillido Melipilla	Ruido Melipilla	Chillido Pucón	Ruido Pucón
Latencia post-estímulo (s)	48,6 \pm 11,8	19,2 \pm 5,5	53,6 \pm 8,9	20,1 \pm 5,3
Diferencial de la exploración química (s)	-10,2 \pm 2,2	-2,3 \pm 3,3	-11,4 \pm 2,2	-6,6 \pm 3,8
Diferencial del movimiento (s)	-2,3 \pm 17,1	24,2 \pm 14,2	-17,1 \pm 13,1	-13,8 \pm 23,8
Diferencial del escape (s)	10,1 \pm 5,9	24,1 \pm 8,3	-1,8 \pm 6,7	14,3 \pm 9,9
Diferencial del frente del terrario (s)	30,4 \pm 35	36,6 \pm 23,5	62,4 \pm 31,5	28,9 \pm 29,8

Tabla 2. Resultados de los Modelos Generales Lineales de dos vías para determinar el efecto del origen del estímulo acústico (homo vs. heterotípico), tipo de estímulo acústico (chillido vs. ruido) y su interacción, de las siguientes variables medidas en *L. chiliensis*: latencia post-estímulo, exploración química, tiempo en movimiento, intento de escape y tiempo en el frente del terrario.

	Origen estímulo	Tipo estímulo	Origen estímulo x tipo estímulo
Variable	F(p)	F(p)	F(p)
Latencia post-estímulo	0,16(0,70)	9,83(0,006)	0,10(0,75)
Diferencial de la exploración química	1,70(0,21)	2,55(0,13)	0,27(0,61)
Diferencial del tiempo en movimiento	1,59(0,22)	0,65(0,43)	0,52(0,48)
Diferencial del escape	1,42(0,23)	9,13(0,008)	0,02(0,90)
Diferencial del frente del terrario	0,14(0,71)	0,18(0,68)	0,37(0,55)

F = estadígrafo del GLM y p = nivel de significancia de la prueba estadística. Los valores estadísticamente significativos ($p < 0,05$) se encuentran en negrita.

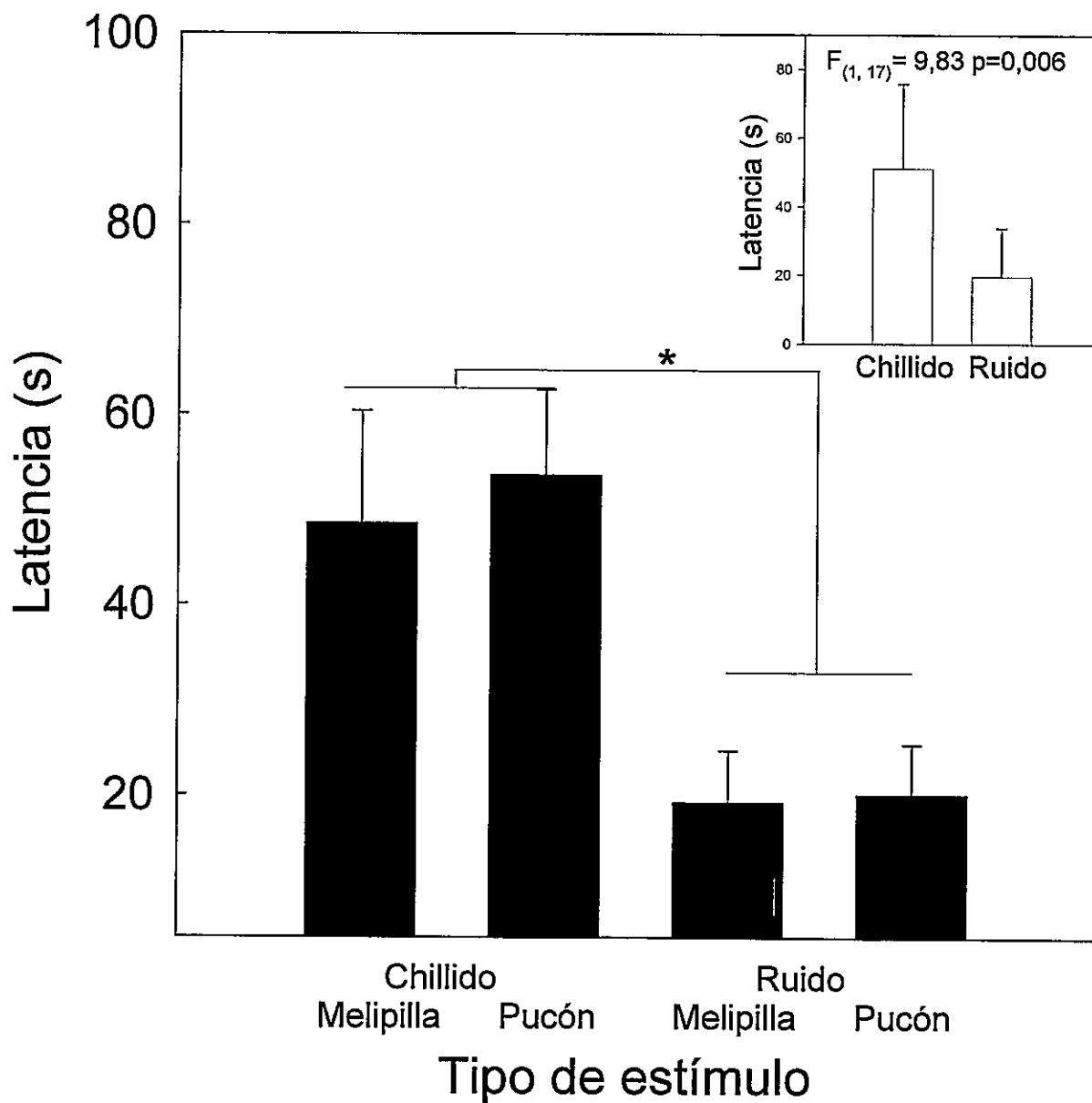


Figura 5: Valores promedio + Error estándar de las latencias post-estímulo registradas en *L. chiliensis* de Pucón, en los distintos tratamientos. Tipo de estímulo: chillido (heterotípico, Melipilla y homotípico, Pucón) y ruido (heterotípico, Melipilla y homotípico, Pucón). No existen diferencias entre ambos chillidos y ambos ruidos, pero si existen diferencias entre chillidos y ruidos (* $p < 0,05$), los que se grafican promediados en el inserto.

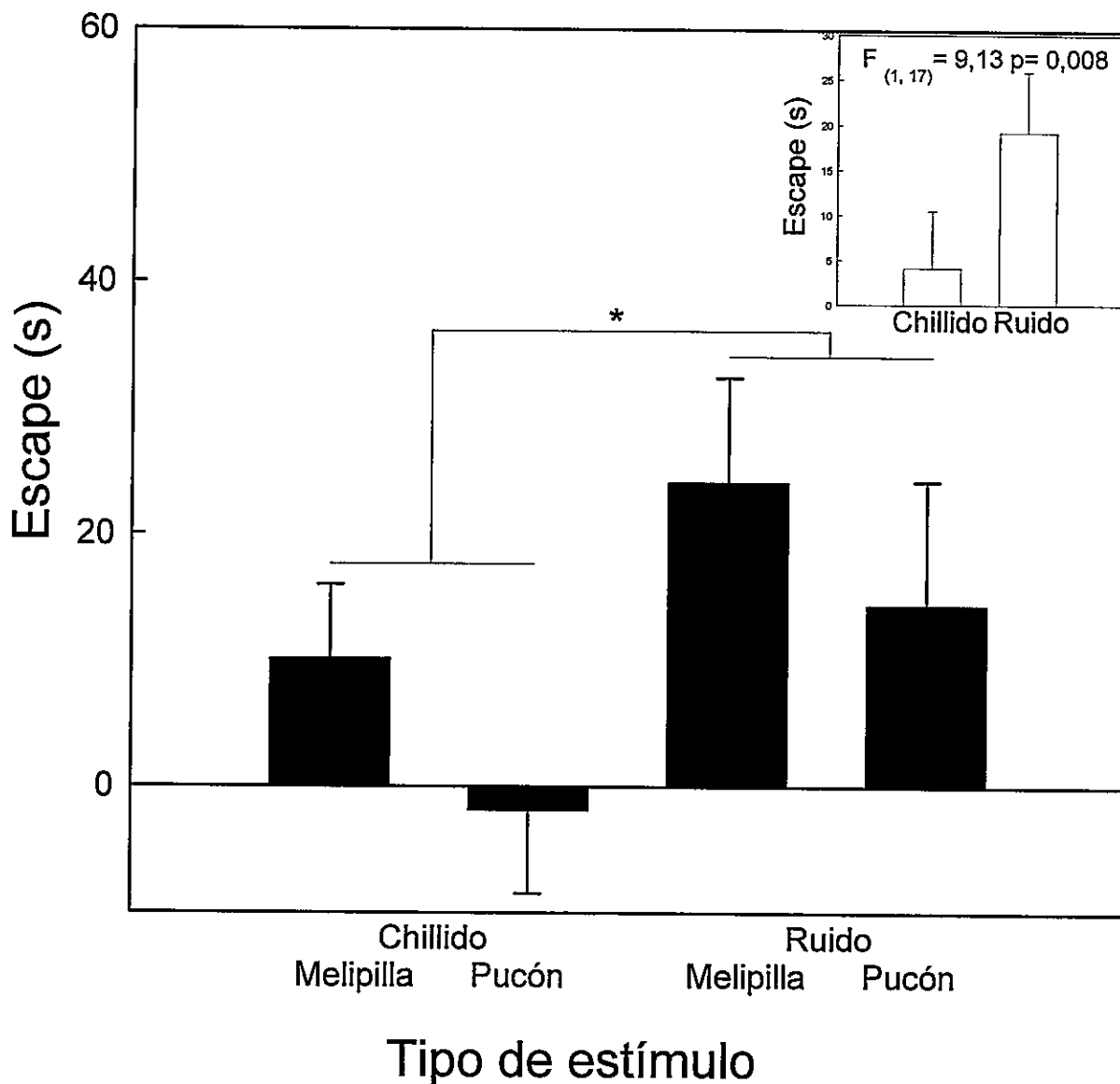


Figura 6: Valores promedio + Error estándar del diferencial de escapes, registrados de *L. chiliensis* de Pucón en los distintos tratamientos. Tipo de estímulo: chillido (heterotípico, Melipilla y homotípico, Pucón) y ruido (heterotípico, Melipilla y homotípico, Pucón). La línea horizontal (cero) indica el punto en el que no hay cambios entre pre y pos estímulo. El valor negativo indica que posterior al estímulo la conducta de escape disminuyó en relación a la condición previa al estímulo. No existen diferencias entre ambos chillidos o ambos ruidos, pero sí existen diferencias entre chillidos y ruidos (* $p < 0,05$), los que se grafican promediados en el inserto.

4. DISCUSIÓN

La población de Pucón del lagarto *L. chiliensis* respondió de igual forma a llamados de angustia homo y heterotípicos, con una inmovilidad más prolongada que cuando fue expuesto a condiciones controles (ruidos). Estos resultados permiten por una parte, apoyar la hipótesis de que las vocalizaciones emitidas ante una situación de riesgo de depredación, afectan la conducta de conespecíficos, y que esta conducta no está restringida a la población de Melipilla, lo que sugiere que es una conducta extendida, probablemente propia de *L. chiliensis*. Además, estos resultados permiten apoyar el hecho de que los llamados de angustia, independiente del origen (homo u heterotípico), son capaces de ser decodificados como un mensaje de alarma por parte de los lagartos. Esta respuesta ocurre a pesar de que los chillidos presentan una clara variación en sus características, teniendo el de Melipilla frecuencias fundamentales más bajas, tienen mayor intensidad y mayor duración (Hoare *et al.*, 2012). Aun cuando esta variación geográfica del chillido no es el tema focal de este estudio, es posible indicar que podría estar asociada a las diferencias de tamaño de ambas poblaciones; los individuos de Pucón son de menor tamaño, con una longitud hocico-cloaca que bordea los 70 mm mientras que los de Melipilla tienen longitudes hocico- cloaca que bordean los 90 mm (Hoare & Labra, 2013). En esta especie existe una relación inversa entre la frecuencia fundamental y el tamaño corporal de los animales, y una relación positiva entre la duración y el tamaño del individuo (Labra *et al.*, 2013), lo cual se ajusta a lo registrado en la población de Pucón, que con un menor tamaño tiene un chillido de duración menor y frecuencias fundamentales que los chillidos registrados en Melipilla.

Los lagartos de la población de Pucón, al igual que lo previamente reportado para la población de Melipilla (Hoare & Labra, 2013), son capaces de responder diferencialmente ante un chillido que a un ruido control (Figura 5, inserto), teniendo una inmovilidad más prolongada luego de chillido que de un ruido. Esto es un indicador de que los lagartos son capaces de discriminar diferentes tipos de sonidos, y una inmovilidad más prolongada después de una vocalización, indicaría que éstas informan del riesgo de depredación en la cercanía (Hoare & Labra, 2013). Existen estudios que permiten inferir que la respuesta diferencial entre ruido y vocalización se relacionaría con la presencia de una frecuencia modula en la vocalización. Por ejemplo, observaciones realizadas en roedores sociales (e.g. jerbos, ardillas, degus) sometidos a experimentos de playback, sugieren que la presencia de cierta estructura o silaba de frecuencias

moduladas en situaciones de riesgo de depredación, es un elemento fundamental en una llamada fidedigna de alarma (Nakano *et al.*, 2013). Análisis realizados en degú (*Octodon degus*) señalan que los individuos adultos de la especie producen una llamada de alarma con una silaba que presenta una frecuencia modulada provocando una respuesta de alta vigilancia en los receptores. Sin embargo, los subadultos no emiten dicha silaba, lo que determina una menor respuesta de vigilancia por parte de los receptores (Nakano *et al.*, 2013). Dado que la estructura del chillido sintético presenta modulación y el ruido no, los datos del presente estudio permiten inferir que en el caso de la población de *L. chiliensis* estudiada, estos podrían responder a los chillidos sintéticos y no a los ruidos controles dado la existencia de la frecuencia modulada en los chillidos.

El único estudio realizado a la fecha en el cual se determina la respuesta del efecto de la variación geográfica en llamadas de angustia, demuestra que esta variación no prevé que los individuos respondan a las vocalizaciones de distintas poblaciones (Sicuro *et al.*, 2013). De igual forma, en el presente estudio, el hecho de que los lagartos respondieran de igual forma a vocalizaciones homo y heterotípicas, a pesar de las diferencias en las vocalizaciones, podría explicarse por tres mecanismos distintos, los que no necesariamente son excluyentes:

(1) Los individuos tendrían una baja sensibilidad o capacidad de discriminar la variabilidad existente en las vocalizaciones, lo que determina una baja especificidad en el reconocimiento del chillido. Esta propuesta se basa en la sensibilidad del oído, asociado al tamaño de los lagartos de la población de Pucón. La sensibilidad o capacidad de percepción de los órganos sensoriales, tales como el oído, dependen en parte del tamaño absoluto del órgano y de sus proporciones internas (Walls, 1942) ya que esto afecta las dimensiones y la masa de los componentes y propiedades del oído medio (Werner & Igić, 2002). Como consecuencia de esto, el oído de lagartos es mas sensible en individuos de tamaños más grandes que en individuos más pequeños (Werner *et al.*, 2005). Como ya se indico más arriba, los individuos de Pucón son más pequeños que sus conespecíficos del norte, por lo que es de esperarse que estos lagartos tengan menor sensibilidad acústica, determinando que respondan a un amplio espectro de variación en los chillidos, en este caso, independiente de la frecuencia, duración o número de armónicos. De ser esto correcto, es esperable que la población de Melipilla tenga una mayor sensibilidad que la de Pucón. Dentro de este contexto, será interesante poder determinar la sensibilidad auditiva de los individuos de la población de Pucón y comparar con las sensibilidades de los lagartos de

Melipilla. Más relevante aun, sería determinar el comportamiento de los individuos de Melipilla a vocalizaciones homo y heterotípicas.

(2) Para los individuos el mensaje es claro, es decir, independiente de la variación en el chillido, los individuos son capaces de percibir la alerta debido a la existencia de características en el chillido que son compartidas interpoblacionalmente. Los chillidos sintéticos de Melipilla y Pucón tienen algunas características compartidas como la estructura armónica y un patrón de frecuencia de modulación descendente, las cuales podrían cumplir un rol clave en la decodificación del mensaje de los llamados de angustia. Otros estudios han sugerido que mecanismos similares, es decir, que la existencia de características generales compartidas determinarían la capacidad de responder a vocalizaciones, aun cuando, las vocalizaciones tengan variaciones. De hecho, el tener características comunes en las vocalizaciones, permiten responder al estímulo, incluso si son emitidas por distintas especies en el curso de experiencias similares (e.g. dolor) o a la presencia de características en común entre las vocalizaciones de mamíferos en estadios juveniles (Lingle & Riede, 2014). Sin embargo, la o las características de un llamado de angustia que específicamente entrega la información de alarma al receptor, es aun materia de estudio.

(3) Existe una característica única que determina la capacidad de extraer información del mensaje (e.g. frecuencia dominante), y las poblaciones (o especies) difieren en el rango de sensibilidad a dicha característica a la cual son capaces de responder. Por ejemplo, se ha propuesto para mamíferos, que la capacidad de responder a una llamada de alarma dependerá de la frecuencia fundamental que esta tenga. Teichroeb y colaboradores (2013) determinaron la respuesta a las llamadas de alarmas de dos especies de ciervos cercanamente emparentadas y que viven en simpatria. La especie con vocalizaciones que tiene una frecuencia fundamental más alta fue capaz de responder a cualquier llamada que tuviese una frecuencia fundamental más baja que la propia, mientras que la especie que vocaliza con una frecuencia fundamental más baja sólo reacciona a su propia llamada. De forma similar, los individuos de la población de Pucón realizan llamados de angustia con una frecuencia fundamental más alta que los de Melipilla, lo que explicaría la respuesta a ambos chillidos. No obstante, un estudio realizado en el ave *Malurus cyaneus* en el que se utilizó llamadas de alarma sintéticos, se comprobó que los individuos respondieron más a menudo en respuesta a las llamadas sintéticas con frecuencias máximas más cercanas a los de la especie, incluso si otras características acústicas eran muy diferentes a las llamadas de la especie (Fallow *et al.*, 2013). Los datos, entonces, parecen apuntar a que en diferentes taxa, es la

frecuencia una característica relevante en la identificación de los llamados de alarma. Realizar pruebas experimentales en que se varíen las características de las llamadas de angustia permitiría escalear si la frecuencia fundamental, por ejemplo, es la característica esencial para el proceso de decodificación del mensaje de advertencia en esta especie.

Si bien aún se desconoce cómo respondería la población de Melipilla ante un estímulo heterotípico, de ocurrir una simetría en las respuestas a chillidos homo y heterotípicos, sugeriría que las poblaciones se “entienden” o decodifican el mensaje de alarma de los llamados de angustia a pesar de las variaciones, lo que reafirmaría lo previamente propuesto, que las llamadas de angustia pueden contener un mensaje claro o, alternativamente, que la especie tenga una baja especificidad en el reconocimiento de sonidos. Por el contrario, de presentarse una asimetría en las respuestas de la población de Melipilla, es decir, que éstos individuos solo respondiesen al chillido homotípico, indicaría que sólo la población del sur presenta una baja especificidad en el reconocimiento del chillido y que éste posiblemente se deba a uno de los mecanismos ya propuestos, o a una interacción de estos, por ejemplo, que existen diferencias de sensibilidad o que el mensaje no es claro para todas las poblaciones. Según lo discutido en relación a la frecuencia fundamental, esta característica permite hipotetizar una respuesta conductual distinta en Melipilla enfrentada a chillidos heterotípicos, debido a que presenta frecuencias fundamentales más bajas. Sería por lo tanto interesante reproducir el estudio de la respuesta la población de Melipilla y poder compararlo con los resultados de los lagartos de Pucón.

Resulta destacable el hecho de que ante un chillido los lagartos permanecen quietos y ante un ruido los lagartos escapan (Figura 6). Según lo planteado estas conductas corresponden a distintos tipos de respuestas antidepredatorias. Una posible explicación sería que los estímulos implicarían distintos tipos de riesgos. El chillido es un estímulo que claramente implica un riesgo inminente, puesto que existe un conoespecífico que se encontraría atrapado por un depredador. La crípsis como estrategia antidepredatoria, ante la presencia inminente de un depredador, resultaría ser la respuesta apropiada, particularmente considerando que en condiciones naturales, esta especie es bastante críptica viviendo entre las ramas de los arbustos. En el caso del ruido, este es un estímulo en el cual el lagarto desconoce su procedencia o no lo puede asociar a un riesgo claro y, por ende, intentar escapar resultaría la conducta apropiada.

Respecto al resto de las variables estudiadas (exploración química, uso del frente del terrario y movimiento), estas no fueron afectadas por ninguno de los factores estudiados (tipo de

estímulo, procedencia del estímulo y su interacción), aun cuando las respuestas comunes a todos los tratamientos, permiten hacer algunas inferencias sobre estos lagartos, a lo menos considerando la exploración química y el uso del frente del terrario. La exploración química siempre disminuyó después de los estímulos, como consecuencia, quizás, a que pasan más tiempo manteniendo la cripsis post-estímulo. Por otra parte, luego de presentar el estímulo, los lagartos prefieren estar al frente del terrario, lo que sugiere que ante cualquier riesgo los individuos se aproximan a la fuente del estímulo, lo que permitiría obtener más información del evento.

Es destacable que en otras especies de *Liolaemus*, se han reportado diferentes despliegues visuales como cabeceos (Labra *et al.* 2007) o movimiento de cola (Labra, 2006). Sin embargo, en el presente estudio no se registró en ninguna prueba la realización de despliegues visuales. La ausencia de estas conductas podría reafirmar el planteamiento de que esta especie usa poco el canal visual para comunicarse (Labra *et al.*, 2013). Por otra parte, fue notable que los animales solo utilizaron el refugio mientras se desplazaban y realizaban exploración química por el terrario, lo que podría indicar que los animales realmente no estarían evitando el riesgo de depredación mediante la disminución de su visibilidad, como ha sido encontrado en otros estudios (Bulova, 1994).

Durante la realización de los experimentos se puso especial cuidado para que las temperaturas corporales de los individuos fluctuasen cerca de la temperatura corporal preferente de la especie, debido a que la variación en las temperaturas altera las respuestas defensivas de los lagartos (Crowley & Pietruszka, 1983). A temperaturas altas, un lagarto suele huir rápidamente de sus depredadores, mientras que a temperaturas bajas, que determinan un retardo en sus habilidades de escape, los lagartos activan mecanismos defensivos tales como despliegues visuales, ataques o el uso de vocalizaciones (Crowley & Pietruszka, 1983). Basado en los resultados de Crowley y Pietruszka (1983), luego de un estímulo, los lagartos debiesen haber reaccionado escapando y ocultándose bajo el refugio. Sin embargo, ante el chillido *L. chiliensis* adopto una conducta de inmovilidad, como se esperaba según lo planteado en la hipótesis 1. Esta inmovilidad post-estímulo podría además permitirle al individuo estar más alerta a estímulos visuales y auditivos del medio. Más aun, permanecer en un solo sitio puede beneficiar la evaluación precisa del riesgo de depredación o para buscar una mejor ruta de escape. Es necesario mencionar, de todas formas, que debido a las condiciones experimentales los individuos se encontraban siempre relativamente cerca del refugio, dado el limitado espacio del

terrario. Sin embargo, ante un chillido en condiciones en que el lagarto se encontrase en áreas más riesgosas (e.g., alejado del refugio, en zonas poco cubiertas), se podría esperar una respuesta acorde a los resultados de Crowley y Pietruszka (1983). Esto sugeriría que los organismos evalúan el nivel de riesgo de depredación. Sería, por tanto interesante, evaluar cómo reaccionan los individuos ante un estímulo de conespecíficos cuando se encuentren a mayores distancias del refugio o a temperaturas corporales más bajas.

Para finalizar, es importante recalcar que con más de 4400 especies reconocidas, los lagartos son los reptiles más abundantes y uno de los grupos más numerosos de los vertebrados terrestres (Font *et al.*, 2010). Este gran número de especies de lagartos, determina una tremenda diversidad morfológica, ecológica y comportamental (Font *et al.*, 2010). Para los lagartos la depredación ha sido reconocida como una de las causas de mayor mortalidad (Martín & López, 1990; Wilson, 1991), ya que son presas de un amplio rango de depredadores, incluyendo peces (Shepard, 2005), culebras (McKinney & Ballinger, 1966), aves (Greene, 1988), mamíferos (Wojnowski & Selemo, 2005), invertebrados (Hampton *et al.*, 2004) y otros lagartos (Vargens *et al.*, 2005). Este amplio espectro de depredadores, determinaría el desarrollo de una variedad de estrategias, como la vocalización en subyugación observada en *Liolaemus chiliensis*. Si bien existen en la división Unidentata (Vidal & Hedges, 2005) reportes de producción vocal en miembros de al menos quince familias (Crowley & Pietruszka, 1983; Böhme *et al.*, 1985; Ouboter, 1990; Træholt, 1997; Carothers *et al.*, 2001; Hartdegen *et al.*, 2001; Bauer, 2004; Labra *et al.*, 2007; Laspiur *et al.*, 2007), más allá de estos reportes, a la fecha, prácticamente no hay estudios que analicen las vocalizaciones con mayor profundidad (Bauer, 2004), probablemente por que estos lagartos, han sido considerados como mudos (Bradbury & Veherencamp, 1998), designación que se debe probablemente a la estrecha asociación de las vocalizaciones y circunstancias de depredación, las cuales raramente pueden ser observadas en la naturaleza (Labra *et al.*, 2013). Este estudio, por lo tanto, muestra por primera vez la capacidad de un lagarto de responder a estímulos homo y heteroespecíficos, teniendo sólo un antecedente similar, el estudio realizado en *Caiman yacaré* (Sicuro *et al.*, 2013).



5. CONCLUSIONES

Las vocalizaciones emitidas ante una situación de depredación por parte del lagarto *L. chiliensis* de la población de Pucón afectan la conducta de conespecíficos, las que responden con una prolongada inmovilidad, al igual que lo reportado para la población de Melipilla. Más aun, en contexto depredatorio, los individuos de la población de Pucón no discriminan entre vocalizaciones homotípicas y heterotípicas. Estos resultados sugieren tres posibles mecanismos que expliquen la respuesta a las vocalizaciones independiente del origen: (1) esta población de *L. chiliensis* tendría una baja especificidad en el reconocimiento de chillidos, (2) el mensaje es claro a pesar de las variaciones que éste contenga o (3) existe una característica única que determina la capacidad de extraer el mensaje y diferencias en el rango de sensibilidad a dicha característica a la cual son capaces de responder las poblaciones. Nuevos estudios son necesarios para determinar la o las características del chillido que sustenta el reconocimiento entre conespecíficos, así como determinar si esta capacidad de responder a llamadas heterotípicas, que difieren en sus características acústicas, es solo una propiedad de esta población, o en efecto, es una característica de la especie.

6. REFERENCIAS

- Abrams, P. A. 2000. The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**:79-105.
- Al-Ghamdi, M. S. A. D., J. F. X. Jones y E. W. Taylor. 2001. Evidence of a functional role in lung inflation for the buccal pump in the agamid lizard *Uromastyx aegyptius microlepis*. *The Journal of Experimental Biology* **204**:521-531.
- Alberts, A. C. 1992. Pheromonal self-recognition in desert iguanas. *Copeia* **1992**:229-232.
- Aubin, T. 1989. The role of frequency modulation in the process of distress calls recognition by the starling (*Sturnus vulgaris*). *Behaviour* **108**:57-72.
- Aubin, T. y J. Bremond. 1992. Perception of distress call harmonic structure by the starling (*Sturnus vulgaris*). *Behaviour* **120**:151-163.
- Bauer, A. M. 2004. *Nannoscincus gracilis* (New Caledonian Gracile Dwarf Skink) Vocalization. *Herpetological Review* **35**: 268- 269.
- Blumstein, D. T., C. S. Evans y J. C. Daniels. 2006. JWatcher 1.0. See [http:// www.jwatcher.ucla.edu](http://www.jwatcher.ucla.edu).
- Blumstein, D. T., D. T. Richardson, L. Cooley, J. Winternitz y J. C. Daniel. 2008. The structure, meaning and function of yellow-bellied marmot pup screams. *Animal Behaviour* **76**:1055-1064.
- Böhme, W., R. Hutterer y W. Bings. 1985. Die Stimme der Lacertidae, speziell der Kanareneidechsen (Reptilia: Sauria). *Bonner Zoologische Beiträge* **36**:337-354.
- Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp. 1998. Principles of animal communication. Sinauer, Sunderland, Mass.
- 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.
- Breitman, M. F., L. J. Avila, J. W. Sites Jr y M. Morando. 2011. Lizards from the end of the world: Phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **59**:364-376.

- Bulova, S. J. 1994. Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. *Copeia* **1994**:980-992.
- Caro, T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press, Chicago.
- 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.
- Conover, M. R. 1994. Stimuli eliciting distress calls in adult passerines and response of predators and birds to their broadcast. *Behaviour* **131**:19-37.
- Crowley, S. R. y R. D. Pietruszka. 1983. Aggressiveness and vocalization in the leopard lizard (*Gambelia wislizenii*): The influence of temperature. *Animal Behaviour* **31**:1055-1060.
- Davies, N. B., J. R. Krebs y S. A. West. 2012. An introduction to behavioural ecology. John Wiley and Sons.
- Donoso-Barros, R., editor. 1966. Reptiles de Chile. Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Endler, J. A. 1991. Interactions between predators and prey. *Behavioural ecology: An evolutionary approach*, (ed. J.R. Krebs y N.B. Davies) pp. 169- 196, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Endler, J. A. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **340**:215-225.
- Fallow, P. M., B. J. Pitcher y R. D. Magrath. 2013. Alarming features: Birds use specific acoustic properties to identify heterospecific alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**:20122539.
- Font, E., P. Carazo, G. Pérez i de Lanuza y D. Barbosa. 2010. Comportamiento y comunicación animal: ¿Qué nos enseñan los lagartos? *Acta Zoologica Lilloana*. **54**:11- 34.
- 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.
- Gerhardt, H. C. 2013. Geographic variation in acoustic communication: Reproductive character displacement and speciation. *Evolutionary Ecology Research* **15**:605-632.

- Greene, H. W. 1988. Antipredator mechanisms in reptiles. En C. Gans y R.B. Huey (eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 16. Pp: 1-152. Alan R. Liss, New York.
- Griffin, A. 2004. Social learning about predators: a review and prospectus. *Animal Learning and Behavior* **32**:131- 140.
- Hampton, P. M., C. D. Foster y J. B. Towey. 2004. *Scincella lateralis* (Ground Skink). Predation. *Herpetological Review* **35**: 269- 270.
- Hartdegen, R. W., M. J. Russell, B. Young y R. D. Reams. 2001. Vocalization of the crocodile skink, *Tribolonotus gracilis* (De Rooy, 1909), and evidence of parental care. *Contemporary Herpetology* **2**:1-9.
- Helfman, G. 1989. Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **24**:47-58.
- Hoare, M. y A. Labra. 2013. Searching for the audience of the weeping lizard's distress call. *Ethology* **119**:860-868.
- Hoare, M., J. Lagos y A. Labra. 2012. Variación poblacional en las vocalizaciones del lagarto chillón. III Coloquio de Anfibios y Reptiles, Lican Ray, Chile.
- Ito, R., I. Ikeuchi y A. Mori. 2013. A day gecko darkens its body color in response to avian alarm calls. *Current Herpetology* **32**:26-33.
- 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.
- Kats, L. B. y L. M. Dill. 1998. The scent of death: Chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* **5**:361-394.
- 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.
- Labra, A. 2006. Chemoreception and the assessment of fighting abilities in the lizard *Liolaemus monticola*. *Ethology* **112**:993-999.
- Labra, A. y H. M. Niemeyer. 1999. Intraspecific chemical recognition in the lizard *Liolaemus tenuis* *Journal of Chemical Ecology* **25**:1799-1811.

- 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. Sufán-Catalán, R. Solis y M. Penna. 2007. Hissing sounds by the lizard *Pristidactylus volcanensis*. *Copeia* **2007**:1019- 1023.
- Laspiur, A., E. Sanabria y J. C. Acosta. 2007. Primeros datos sobre vocalización en *Leiosaurus catamarcensis* (Koslowsky, 1898) y *Pristidactylus scapulatus* Burmeister, 1861, (Iguania, Leiosauridae) de San Juan, Argentina. *Revista Peruana de Biología* **14**:217-220.
- Lingle, S. y T. Riede. 2014. Deer mothers are sensitive to infant distress vocalizations of diverse mammalian species. *The American Naturalist* **184**:510-522.
- Martín, J. 2002. Evolución de estrategias antidepredatorias en reptiles. *Evolución: la base de la biología*. (ed. M. Soler) pp. 471-478, Proyecto Sur, Granada, España.
- Martín, J. y P. López. 1990. Amphibians and reptiles as prey of birds in southwestern Europe. *Smithsonian Herpetological Information Service* **1990**:21- 43.
- McKinney, C. O. y R. E. Ballinger. 1966. Snake predators of lizards in western Texas. *The Southwestern Naturalist*:410-412.
- Mella, J., editor. 2005. Guía de campo reptiles de Chile: Zona central. Peñaloza APG, Novoa F y M contreras (Eds). Ediciones del Centro de Ecología Aplicada Ltda:147 pp + xii.
- 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.
- Ouboter, P. E. 1990. Vocalization in *Podarcis sicula salfii*. *Amphibia-reptilia* **11**:419-421.
- Rainey, H. J., K. Zuberbühler y P. J. Slater. 2004. Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**:755.
- Regalado, R. 2003. Social behavior and sex recognition in the puerto rican dwarf gecko *Sphaerodactylus nicholsi*. *Caribbean Journal of Science* **39**:77- 93.
- Schwenk, K. 1995. Of tongues and noses: Chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology and Evolution* **10**:7-12.

- Seyfarth, R. M., D. L. Cheney y P. Marler. 1980. Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science* **210**:801-803.
- Shepard, D. B. 2005. *Eumeces fasciatus* (Five- Lined Skink). Predation. *Herpetological Review* **36**: 177.
- Sicuro, F. L., G. E. Iack-Ximenes, H. Wogel y M. Bilate. 2013. Vocal patterns of adult females and juveniles *Caiman yacare* (Crocodilia: Alligatoridae) in Brazilian Pantanal wetland. *Revista de Biología Tropical* **61**:1401-1413.
- Sih, A., L. B. Kats y R. D. Moore. 1992. Effects of predatory sunfish on the density, drift, and refuge use of stream salamander larvae. *Ecology* **73**:1418-1430.
- Teichroeb, L. J., T. Riede, R. Kotrba y S. Lingle. 2013. Fundamental frequency is key to response of female deer to juvenile distress calls. *Behavioural processes* **92**:15-23.
- Træholt, C. 1997. Effect of masking the parietal eye on the diurnal activity and body temperature of two sympatric species of monitor lizards, *Varanus s. salvator* and *Varanus b. nebulosus*. *Journal of Comparative Physiology B* **167**:177-184.
- Vargens, M. M. F., A. B. D'Angiolella y E. J. Dias. 2005. *Coleodactylus meridionalis* (NCN). Predation. *Herpetological Review* **36**: 173- 174.
- Velásquez, N. A., J. Marambio, E. Brunetti, M. A. Méndez, R. A. Vásquez y M. Penna. 2013. Bioacoustic and genetic divergence in a frog with a wide geographical distribution. *Biological Journal of the Linnean Society* **110**:142-155.
- Vidal, N. y S. B. Hedges. 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies* **328**:1000-1008.
- Vitousek, M. N., J. S. Adelman, N. C. Gregory y J. J. St Clair. 2007. Heterospecific alarm call recognition in a non-vocal reptile. *Biology letters* **3**:632-634.
- Walls, G. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. *The Journal of Nervous and Mental Disease* **100**:332.
- Webster, M. M., N. Atton, A. J. W. Ward y P. J. B. Hart. 2007. Turbidity and foraging rate in threespine sticklebacks: the importance of visual and chemical prey cues. *Behaviour* **144**:1347-1360.

- Werner, E. E. y B. R. Anholt. 1996. Predator-induced behavioral indirect effects: consequences to competitive interactions in anuran larvae. *Ecology* **77**:157-169.
- Werner, E. E. y S. D. Peacor. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* **84**:1083-1100.
- Werner, Y. L. y P. G. Igić. 2002. The middle ear of gekkonoid lizards: interspecific variation of structure in relation to body size and to auditory sensitivity. *Hearing research* **167**:33-45.
- Werner, Y. L., S. D. Safford, M. Seifan y J. C. Saunders. 2005. Effects of age and size in the ears of gekkonomorph lizards: Middle-ear morphology with evolutionary implications. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* **283**:212-223.
- Wheeler, B. C. 2008. Selfish or altruistic? An analysis of alarm call function in wild capuchin monkeys, *Cebus apella nigrinus*. *Animal Behaviour* **76**:1465-1475.
- Wilkins, M., N. Seddon y R. Safran. 2013. Evolutionary divergence in acoustic signals: Causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution* **28**:156-166.
- Wilson, B. S. 1991. Latitudinal variation in activity season mortality rates of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecological Monographs* **61**:393-414.
- Wisenden, B. D. 2000. Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **355**:1205-1208.
- Wojnowski, D. y E. Selemo. 2005. *Hemidactylus mabouia* (Tropical House Gecko). Predation. *Herpetological Review* **36**: 178- 179.
- Woodland, D., Z. Jaafar y M.-L. Knight. 1980. The "pursuit deterrent" function of alarm signals. *American Naturalist* **12**:748-753.
- Zuberbühler, K. 2009. Survivor signals: The biology and psychology of animal alarm calling. *Advances in the Study of Behavior* **40**:277-322.

7. ANEXO

124/13

Acepta - Visualización de Documento



RESOLUCIÓN EXENTA N° 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 N° 5 de 1998; la Resolución N° 2433 del 2012 del Director Nacional del Servicio Agrícola y Ganadero; y la Ley N° 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 N°9.033.870-6 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.

N° 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 Constanza, 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.

- 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, dirproren.metropolitana@sag.gob.cl, a la Dirección Regional SAG Región de Valparaíso al mail, de la encargada R.N.R. aurore.espinosa@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, dirproren@sag.gob.cl, las fechas y sitios específicos de captura, además de un número de teléfono y/o dirección de correo electrónico de contacto.
 - 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.
- 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

Anejos

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

Adjuntos

Documento	Fecha Publicación
781R/2013 Registro de Ingreso de documento Externo	18/10/2013

RAF/SSG

