

Boletín Chileno de Herpetología 4: 1-9 (2017)

Emisión de sonidos en lagartos nativos de Chile: el estado del arte

Emission of sounds by native lizards of Chile: the state of the art

Claudio Reyes-Olivares^{1,2*} & Antonieta Labra³

¹ Programa de Doctorado en Ciencias, con mención en Ecología y Biología Evolutiva, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

² Laboratorio de Neuroetología, Instituto de Ciencias Biomédicas, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

³ Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), Department of Bioscience, University of Oslo, Norway.

* Correspondencia a: creyeso@ug.uchile.cl

Resumen. Los lagartos dependen principalmente de señales químicas y visuales para comunicarse y, en menor medida, de señales acústicas, por lo que en general se ha considerado que estos reptiles no emiten sonidos. Sin embargo, representantes de diferentes familias de lagartos pueden producir sonidos a través de la boca y en distintos contextos. En Chile, los reportes sobre emisión de sonidos en lagartos son escasos y anecdóticos, por lo que en pocos casos estas señales acústicas han sido estudiadas en detalle. Pese a ello, el conocimiento sobre la emisión de sonidos de algunas especies nativas ha aumentado durante los últimos años. El objetivo de la presente revisión es analizar el estado del arte sobre la emisión de sonidos en lagartos nativos de Chile y conjuntamente, incentivar el desarrollo de investigación relativa a este particular modo de comunicación. Para ello, realizamos una recopilación exhaustiva de la información existente sobre este tópico. De las 121 especies de lagartos nativos de Chile, tan solo se ha reportado emisión de sonidos en 13 especies (10.7%), pertenecientes a los géneros *Diplolaemus*, *Garthia*, *Lepidodactylus*, *Liolaemus*, *Phyllodactylus*, *Phymaturus* y *Pristidactylus*. La mayor parte de estas especies emite sonidos en contextos de depredación, probablemente con la finalidad de disuadir el ataque de un depredador. Discutimos diversos aspectos a considerar en futuras investigaciones sobre emisión de sonidos en lagartos.

Palabras clave: depredación, *Diplolaemus*, *Garthia*, *Lepidodactylus*, *Liolaemus*, llamados de angustia, siseos, *Phyllodactylus*, *Phymaturus*, *Pristidactylus*

Abstract. Lizards mainly depend on chemical and visual signals to communicate and, to a lesser extent, on acoustic signals, so generally it has been considered that these reptiles do not emit sounds. However, representatives of different lizard families can emit sounds through their mouths and in different contexts. In Chile, the reports on the emission of sounds in lizards are scarce and anecdotal, and in very few cases, these acoustic signals have been studied in detail. However, the knowledge about sound emissions of some species of native lizards from Chile has increased during the last few years. The goal of this review is to define the state of the art on the emission of sounds in native lizards of Chile as well as to encourage the development of research related to this particular communication modality. For this, we made an exhaustive compilation of the existing information on this topic. Of the 121 species of native lizards in Chile, there are reports of sound emission for only 13 species (10.7%) of the genus *Diplolaemus*, *Garthia*, *Lepidodactylus*, *Liolaemus*, *Phyllodactylus*, *Phymaturus* and *Pristidactylus*. Most of these species emit sounds in predation contexts, probably for the purpose of deterring the attack of a predator. We discuss several aspects that should be considered for the future studies about lizard sounds.

Keywords: predation, *Diplolaemus*, *Garthia*, *Lepidodactylus*, *Liolaemus*, distress calls, hissing sounds, *Phyllodactylus*, *Phymaturus*, *Pristidactylus*

Introducción

Los lagartos dependen principalmente de señales químicas y visuales para comunicarse entre conspecíficos y en menor medida, de señales acústicas (Labra 2008, Vitt y Caldwell 2014), por lo que históricamente han sido considerados como animales que no emiten

sonidos (Frankenberg y Werner 1992). Sin embargo, es de amplio conocimiento que representantes de distintas familias de lagartos pueden emitir sonidos en distintos contextos (Gans y Maderson 1973, Marcellini 1978, Greene 1988, Frankenberg y Werner 1992, Young et al. 2014; Fig. 1). Los sonidos emitidos por lagartos corresponden a expulsiones orales de aire, que en algunos casos pueden ser moduladas por la vibración de estructuras de tejido blando ubicadas en la laringe (e.g. pliegues o cuerdas vocales; Gans

y Maderson 1973, Moore et al. 1991, Young et al. 2014). Estos sonidos han sido categorizados funcionalmente dependiendo de si son utilizados para comunicarse intraespecíficamente o en

interacciones interespecíficas (Frankenberg y Werner 1992, Young et al. 2014).

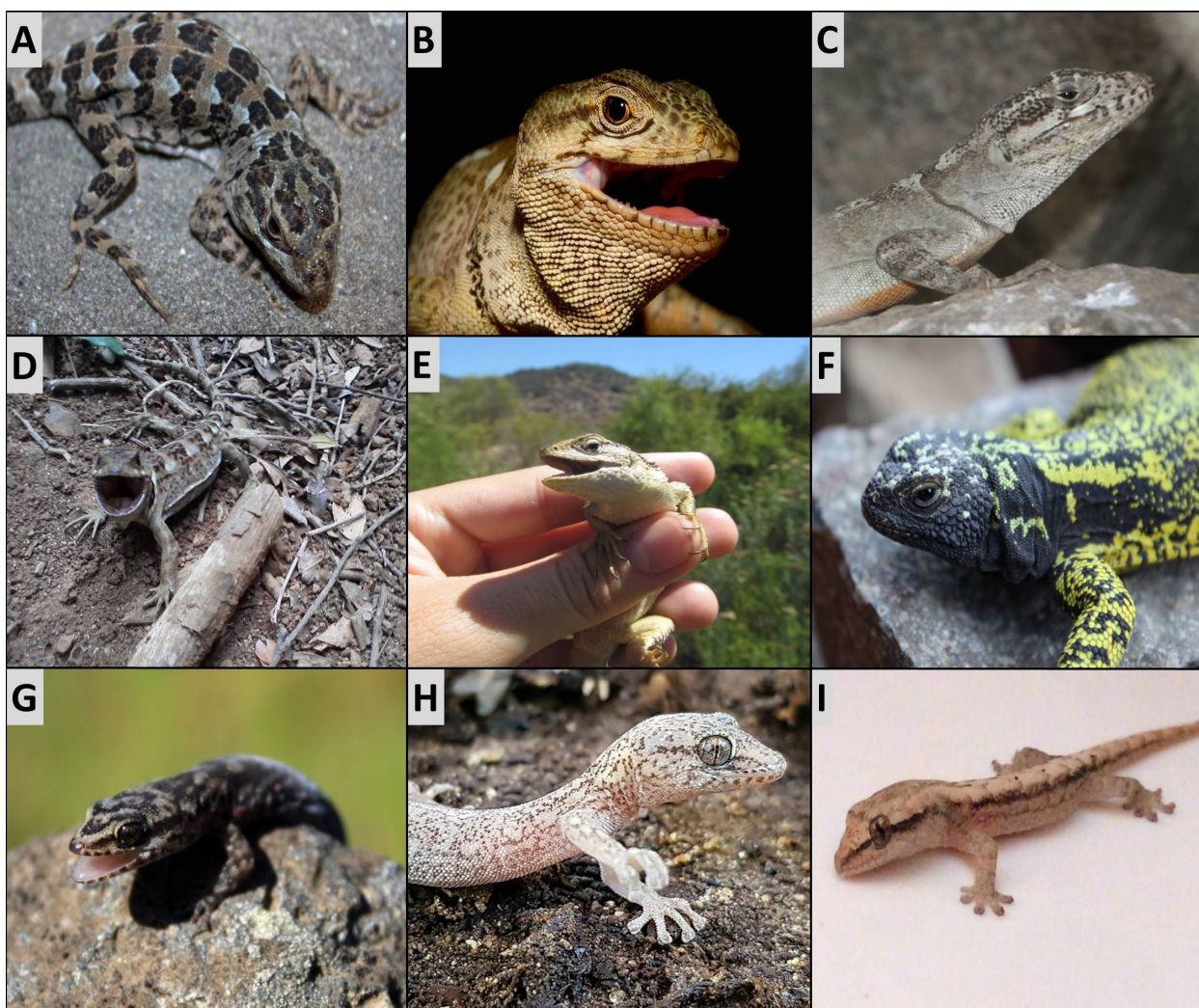


Figura 1: Algunas de las especies de lagartos nativos de Chile que producen sonidos: A) *Diplolaemus sexcinctus*, B) *Pristidactylus valeriae*, gruñendo, C) *P. volcanensis*, D) *P. torquatus*, gruñendo junto a una postura corporal agresiva, E) *Liolaemus chiliensis*, emitiendo un llamado de angustia, F) *Phymaturus vociferator*, G) *Garthia gaudichaudii*, H) *Phyllodactylus gerrhopygus*, e I) *Lepidodactylus lugubris* (Isla de Pascua). Créditos fotográficos: Paulo Assereto (I), Alexander Baus (B), Diego Casanova (D), Pablo A. González Gutiérrez (C), Claudio Reyes-Olivares (E y G), Alex Vera (H) y Michael Weymann (A y F).

En primer lugar, los lagartos del Infraorden Gekkota o geckos se caracterizan por presentar un gran desarrollo de la comunicación acústica a nivel intraespecífico (Frankenberg y Werner 1992, Young et al. 2014). De hecho, su nombre genérico “Gekko”, es una onomatopeya del sonido que emiten algunos de ellos (Marcellini 1978). A diferencia de la gran mayoría de los lagartos, los geckos presentan pliegues vocales especializados en su laringe que, al vibrar, modulan la frecuencia de sus sonidos (Moore et al. 1991, Young et al. 2014). Por presentar tal característica, sus sonidos son definidos como “vocalizaciones” (Gans y Maderson 1973). Los geckos emiten distintos tipos de vocalizaciones dependiendo del contexto social en que se encuentren (Marcellini 1978, Frankenberg y Werner 1992, Young et al. 2014). La gran mayoría emite *multiple clicks calls* o “llamados de múltiples clics”, los cuales pueden ser producidos por machos y hembras con la finalidad de mantener el territorio, buscar pareja y/o evitar conflictos con conespecíficos (Frankenberg 1982a, Frankenberg y Werner 1992, Tang et al. 2001, Jono e Inui 2012, Phongkangsananan et al. 2014). Estas vocalizaciones están conformadas por una serie de notas intercaladas por periodos regulares de silencio, y pueden ser

emitidas a baja o alta intensidad (Frankenberg y Werner 1992, Jono e Inui 2012, Phongkangsananan et al. 2014). Los llamados de múltiples clics de baja intensidad son difíciles de percibir por un humano en condiciones naturales, incluso a menos de tres metros de distancia, y generalmente son emitidos por geckos de pequeño tamaño al encontrarse en contacto directo con un conespecífico (Jono e Inui 2012, Phongkangsananan et al. 2014). Por otro lado, los llamados de múltiples clics de alta intensidad pueden ser percibidos por un humano a más de 200 m de distancia, y son emitidos por especies de gran tamaño, como *Gekko gekko* (Linnaeus 1758) (Marcellini 1978, Yu et al. 2011). Finalmente, los geckos también pueden emitir llamados de una nota durante interacciones sociales, como *churr calls* o “chirridos”, los cuales son producidos principalmente en contextos de agresión entre conespecíficos (Marcellini 1974, Regalado 2003).

Por otra parte, algunos lagartos no geckos también pueden emitir llamados de una nota en contextos agresivos. Por ejemplo, se ha observado que *Anolis grahmi* Gray 1845, produce chirridos al atacar o morder a un conespecífico (Milton y Jenssen 1979), mientras que algunos camaleones, como la especie *Chamaeleo*

gracilis Hallowell 1844, pueden vocalizar al encontrarse con un conespecífico rival (Bustard 1967, Marcellini 1978).

En relación a los sonidos emitidos en interacciones interespecíficas, diversas especies de lagartos producen sonidos en contextos de depredación (Frankenberg y Werner 1992, Young et al. 2014). Durante el ataque de un depredador, algunos pueden emitir *distress calls* o “llamados de angustia” al ser acorralados, atacados o capturados (Frankenberg y Werner 1984, Frankenberg y Werner 1992, Labra et al. 2013, Young et al. 2014, Magrath et al. 2015), incluso durante el cuidado parental (Hartdegen et al. 2001), por lo que se ha señalado que la principal función de estos sonidos sería disuadir un ataque depredatorio (Magrath et al. 2015). Conjuntamente, se ha propuesto que los conespecíficos podrían determinar que existe riesgo de depredación al escuchar los llamados de angustia de un lagarto que es capturado por un depredador (Hoare y Labra 2013).

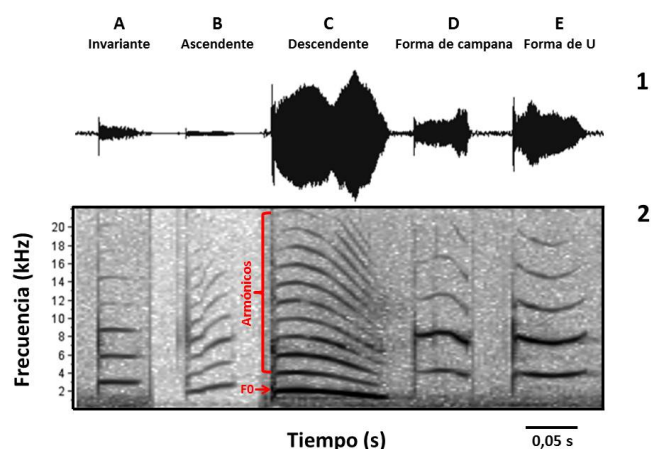


Figura 2: Oscilogramas (1) y espectrogramas (2) de cinco llamados de angustia de *Liolaemus chiliensis*. En el llamado del centro se ejemplifican la frecuencia o armónico fundamental (F0) y los demás armónicos. Se representan cinco categorías de llamados de angustia, definidas por el patrón de modulación de frecuencia, o como varían los armónicos a lo largo del llamado: A) invariante, B) ascendente, C) descendente, D) con forma de campana, y E) con forma de U. Note que en los espectrogramas de los llamados A y C las frecuencias superan los 20 kHz, por lo que alcanzan el ultrasonido. Las grabaciones fueron obtenidas a partir de los datos de Labra et al. 2013.

En general, los llamados de angustia corresponden a sonidos de una nota que presentan una estructura armónica (Fig. 2). Los armónicos corresponden a múltiplos integrales de la frecuencia fundamental, o armónico de menor valor en el espectro de frecuencia (Martins y Jim 2003; Fig. 2). Además, en algunos casos, el espectro armónico de los llamados de angustia puede alcanzar el ultrasonido (i.e. > 20 kHz o kilohertz de frecuencia; Brown 1984, Frankenberg y Werner 1984, Labra et al. 2013), y/o presentar fenómenos no lineales (Fig. 3), o características acústicas que emergen cuando los factores involucrados en la producción del sonido (e.g. amplitudes de los pliegues vocales) varían de formas que no son linealmente proporcionales entre ellos (Riede et al. 2000, Fitch et al. 2002, Labra et al. 2013). Sin embargo, algunos llamados de angustia de lagartos también pueden presentar un espectro de frecuencia uniforme, sin una estructura armónica clara, los cuales han sido llamados *hissing sounds* o “siseos” (Fig. 4; Gans y Maderon 1973, Labra et al. 2007). Los siseos tienen una estructura espectral uniforme debido a que en su emisión no estarían involucradas estructuras moduladoras de frecuencia, como pliegues vocales, al pasar el aire a través de la laringe (Marcellini 1978, Labra et al. 2007). Además, estos sonidos se caracterizan por ser

emitidos junto a posturas agresivas, tales como aperturas de boca, y levantamiento del cuerpo y de las extremidades (e.g. Labra et al. 2007).

En Chile se ha registrado emisión de sonidos sólo en algunas especies de lagartos, las que los producen principalmente en contextos de depredación (Labra 2008). La mayor parte de estas observaciones son anecdóticas, y provienen de la literatura relativa a su historia natural (Donoso-Barros 1966, Labra 2008), por lo que en pocos casos sus sonidos han sido estudiados en detalle (e.g. Labra et al. 2007, Labra et al. 2013, Labra et al. 2016). Pese a ello, durante los últimos años el conocimiento sobre la emisión de sonidos en ciertas especies nativas de Chile ha ido en aumento, lo cual ha permitido comprender de mejor forma las características acústicas de sus sonidos, así como su función y evolución (Labra et al. 2007, Labra et al. 2013, Labra et al. 2016). El objetivo de la presente revisión es definir el estado actual del arte sobre la emisión de sonidos en los lagartos nativos de Chile.

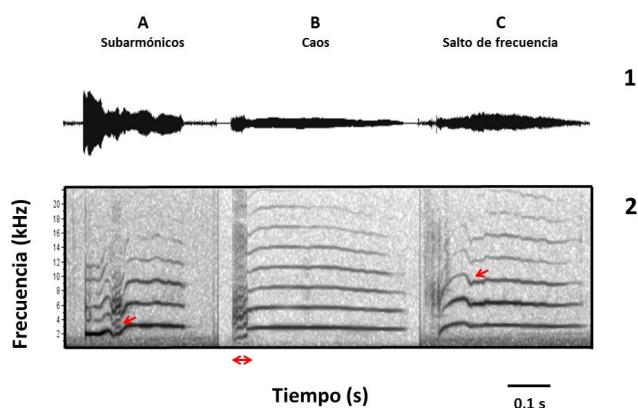


Figura 3: Oscilogramas (1) y espectrogramas (2) de tres llamados de angustia de *Liolaemus chiliensis* que presentan fenómenos no lineales (señalados con flechas rojas; para más detalles véase Riede et al. 2000, Fitch et al. 2002): A) Subarmónicos, i.e. bandas espectrales entremezcladas con los armónicos, B) caos determinístico, i.e. espectro de ancho de banda que comprende energía en múltiples frecuencias, y C) salto de frecuencia, i.e. cambios de frecuencia abruptos y discontinuos. Note que en los espectrogramas de los llamados B y C las frecuencias superan los 20 kHz, por lo que alcanzan el ultrasonido. Las grabaciones fueron obtenidas a partir de los datos de Labra et al. 2013.

Materiales y métodos

Se realizó una exhaustiva búsqueda bibliográfica con la finalidad de recopilar la información existente sobre la emisión de sonidos en especies de lagartos nativos de Chile. Específicamente, se revisaron publicaciones en artículos científicos y libros relacionados con esta temática. La información recopilada fue separada por familias y géneros de lagartos nativos de Chile. Además, cuando fue posible, se clasificaron los llamados de cada especie según el contexto y la manera en que son emitidos (i.e. llamados de angustia, llamados de múltiples clics, chirridos).

Resultados

De las 121 especies de lagartos nativos de Chile, distribuidas en siete familias y diez géneros (Ruiz de Gamboa 2016), solo se ha señalado emisión de sonidos en 13 especies (10.7%), representantes de cuatro familias (57%) y siete géneros (70%). A continuación, se detalla la información documentada para las distintas especies de lagartos de Chile que emiten sonidos.

Familia Leiosauridae Frost, Etheridge, Janies y Titus 2001

Género *Diplolaemus* Bell 1843

Los lagartos del género *Diplolaemus*, también conocidos como lagartos cabezones, son endémicos del cono sur de Sudamérica y poseen una distribución patagónica en Argentina y Chile (Ceí et al. 2003, Victoriano et al. 2010, Demangel 2016). En Chile, se reconocen tres especies: *D. bibronii* Bell 1843, *D. darwini* Bell 1843 y *D. sexcinctus* Ceí, Scolaro y Videla 2003 (Ruiz de Gamboa 2016), de las cuales solo se ha descrito emisión de sonidos en *D. bibronii* y *D. sexcinctus* (Fig. 1A; Demangel 2016). Estas especies emiten un sonido agudo por expulsión violenta de aire al ser molestadas (Demangel 2016), lo cual va acompañado de posturas agresivas, como aperturas de la boca y movimientos de la cola (C. Reyes-Olivares, obs. pers.). Debido a que su llamado es producido en contextos de amenaza directa, estos corresponderían a llamados de angustia (Magrath et al. 2015). No obstante, será necesario evaluar la estructura espectral de estos llamados para poder clasificarlos como llamados de angustia con una estructura armónica o uniforme (i.e. siseo).

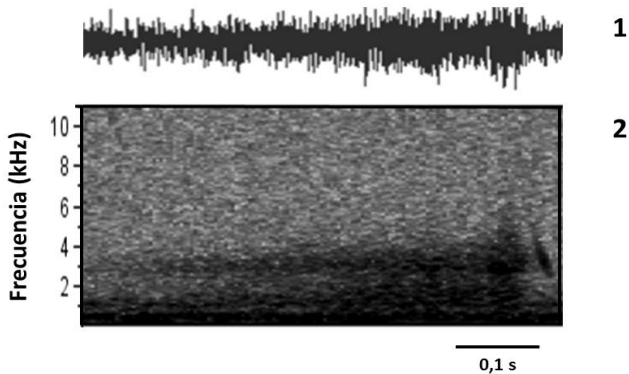


Figura 4: Oscilograma (1) y espectrograma (2) de un siseo emitido por *Pristidactylus volcanensis*. Grabación obtenida a partir de los datos de Labra et al. 2007.

Género *Pristidactylus* Fitzinger 1843

El género *Pristidactylus* está integrado por diez especies, todas sudamericanas (Etheridge y Williams 1985, Uetz y Hošek 2017), de las cuales cuatro son endémicas de Chile: *P. alvaroi* (Donoso-Barros 1975), *P. torquatus* (Philippi 1861), *P. valeriae* (Donoso-Barros 1966), y *P. volcanensis* Lamborot y Díaz 1987 (Demangel 2016, Ruiz de Gamboa 2016). En Chile, los lagartos del género *Pristidactylus* son conocidos comúnmente como “gruñidores” por emitir sonidos con la boca abierta, al ser amenazados o capturados (Fig. 1B y D; Donoso-Barros 1966, Lamborot y Díaz 1987, Núñez et al. 1992, Labra et al. 2007). De las cuatro especies de gruñidores presentes en Chile, solo se ha registrado emisión de sonidos en *P. torquatus*, *P. valeriae* y *P. volcanensis* (Fig. 1B-D; Donoso-Barros 1966, Lamborot y Díaz 1987, Núñez et al. 1992, Labra et al. 2007). Los sonidos de *P. torquatus* y *P. valeriae* han sido documentados de manera anecdótica (Donoso-Barros 1966, Lamborot y Díaz 1987, Núñez et al. 1992), mientras que los de *P. volcanensis* han sido descritos en detalle (Labra et al. 2007). El llamado emitido por *P. volcanensis* es clasificado como un siseo debido a que presenta un espectro uniforme, sin una estructura armónica clara (Fig. 4; Labra et al. 2007). *Pristidactylus volcanensis* puede emitir entre 5 y 28 siseos ante la aproximación de un depredador (e.g. mano de un experimentador), los que tienen una duración entre 340 y 640 ms

(milisegundos; Labra et al. 2007). Además, estos llamados poseen una frecuencia central, o frecuencia que posee la mayor diferencia de amplitud, que va desde los 2.4 - 3.6 kHz, e intensidades cercanas a los 70 dB SPL (decibeles de nivel de presión sonora, o *sound pressure level* en inglés; Labra et al. 2007). Finalmente, se ha planteado que estos siseos tendrían una función antidepredatoria por presentar una estructura acústica similar a los sonidos emitidos por otros lagartos en contextos antidepredatorios (Labra et al. 2007).

Familia Liolaemidae Frost y Etheridge 1989

Género *Liolaemus* Wiegmann 1834

Liolaemus es el segundo género de lagartos más diverso del mundo, luego de *Anolis* Daudin 1802, contando actualmente con unas 258 especies (Uetz y Hošek 2017). En Chile, este género constituye el 71% de la biodiversidad total de reptiles, y el 79% de los lagartos (Ruiz de Gamboa 2016). A la fecha, en este diverso género se ha observado emisión de sonidos en sólo cuatro especies. Pearson (1954), en un estudio con *L. multififormis* en Perú, actualmente *L. signifer* (Duméril y Bibron 1837), señala la ocurrencia de un *hiss*. Este llamado habría ocurrido en un contexto de agresión entre machos. Posteriormente Núñez y Labra (1985), indican que *L. curis* de las Termas del Flaco, VI Región, emite un sonido cuando es capturado. Sin embargo, J. Troncoso-Palacios (com. pers.) indica que durante un prolongado trabajo de campo con esta especie, no registró ningún sonido, por lo que es necesario realizar un estudio para determinar si esta especie realmente los emite. La tercera especie de *Liolaemus* para la cual existen reportes anecdóticos de emisión de sonidos es *L. zabalai*; Troncoso-Palacios et al. (2015), indican dentro de las observaciones de campo de la descripción de la especie que ésta produce sonidos, aun cuando no entregan más información sobre cuando éstos ocurrirían. Finalmente, la cuarta especie de *Liolaemus* para la cual se ha informado emisión de sonidos es *L. chiliensis*, conocido como lagarto llorón o chillón, debido a los sonidos que emite cuando es capturado (Fig. 1E; Donoso-Barros 1966). Carothers et al. (2001), estudiaron en 11 especies de *Liolaemus* de la zona central de Chile la respuesta de los lagartos cuando eran apresados. Estos autores encontraron que solo *L. chiliensis* emitió sonidos en esta situación. Además, describieron brevemente dichos sonidos, indicando que el 68% de los individuos chilló, y que la producción de sonido fue independiente del sexo y el tamaño de los individuos. Sin embargo, Lamborot et al. (2006), indican que sólo los machos diploides, las hembras triploides y algunas mosaicos (diploides y triploides), chillaban cuando eran capturados. Por otra parte, Constanzo (2012), estudió experimentalmente la respuesta de *L. chiliensis* cuando era enfrentado a sus depredadores más comunes: la culebra de cola larga, *Philodryas chamissonis* (Wiegmann 1835), y el cernícalo, *Falco sparverius* Linnaeus 1758 (Jaksić et al. 1982), concluyendo que en esta especie los chillidos sólo ocurren cuando los lagartos son apresados. Sin embargo, posteriores observaciones de laboratorio indican que algunos individuos sí chillan cuando se ven enfrenados a un depredador, aunque a muy baja frecuencia, < 1% (C. Reyes-Olivares, obs. pers.). Los chillidos de una población de *L. chiliensis*, procedente de Melipilla, R.M., fueron caracterizados por Labra et al. (2013), obteniéndolos a partir de la captura de los individuos, y mediante suaves toques en el *rostrum*. La primera conclusión de este estudio fue confirmar los resultados de Constanzo (2012), que los chillidos ocurren cuando los animales son apresados. Considerando entonces que *L. chiliensis* básicamente emite sonidos cuando es apresado, estos chillidos corresponden a llamadas de angustia (Magrath et al. 2015). Por otra parte, los llamados de *L. chiliensis* resultaron ser altamente complejos, mostrando diferentes patrones de modulación de frecuencia (i.e. variación de la frecuencia a lo

largo del tiempo; Fig. 2), fenómenos no lineales (Fig. 3), e incluso ultrasonido (Fig. 2 y 3; Labra et al. 2013). A diferencia de lo previamente indicado por Lamborot et al. (2006), no hubo diferencias en la frecuencia de los llamados entre machos y hembras, siendo la única discrepancia notable el hecho de que hubo diferencias sexuales en la frecuencia de la exhibición de fenómenos no lineales. Sin embargo, dado que esta diferenciación se obtiene al considerar el total de los llamados analizados, la sola presencia de los fenómenos no permite la discriminación del sexo de los individuos.

Carothers et al. (2001), sugirieron que los llamados de *L. chiliensis* permitirían “espantar” al depredador y/o informar a los conespecíficos del riesgo de depredación. Hoare y Labra (2013), probaron experimentalmente estas hipótesis, exponiendo a llamados de angustia reproducidos artificialmente, tanto a individuos de *L. chiliensis* como a individuos de *P. chamissonis*. Las autoras usaron el patrón de llamado más frecuente en la población, el descendente (Fig. 2C), y como estímulo acústico control, un ruido blanco con la misma duración que el llamado. Los resultados mostraron que los lagartos y las culebras fueron capaces de discriminar entre los llamados y el ruido blanco; así, los lagartos permanecieron inmóviles por un tiempo más prolongado cuando fueron expuestos a los llamados, que al ruido blanco. Esta inmovilidad sostenida sugiere que las llamadas de angustia actúan como un mecanismo de alarma del riesgo de depredación, y la inmovilidad reduciría las posibilidades de que los lagartos fueran detectados por el depredador que está “apresando” al conespecífico. Por otra parte, *P. chamissonis* respondió con una disminución de sus actividades durante la presentación de los llamados, y esta respuesta daría una oportunidad de escape al individuo capturado. La capacidad de la culebra de discriminar sonidos y responder a los llamados puede ser controversial, debido a la baja capacidad de percibir sonidos transmitidos por el aire que deriva de su particular morfología (carencia de oído externo y medio; Young 2003, Christensen et al. 2012). Más aun, Young (2003) ha reportado que algunas culebras sólo pueden detectar sonidos de baja frecuencia (< 1 kHz), valores inferiores a la frecuencia fundamental de los llamados del lagarto llorón (> 2 kHz; Labra et al. 2013). Las autoras sugieren que la culebra habría respondido a vibraciones transmitidas a través del sustrato. En resumen, los datos indican que las llamadas de angustia tendrían una doble funcionalidad, de alarma para los conespecíficos y posiblemente disuasivo de depredadores, al menos para la culebra de cola larga.

En Chile, *L. chiliensis* se distribuye desde los 30° a los 39°S (Donoso-Barros 1966), aun cuando en el sur del país la especie pasa a Argentina (Ceí 1986). Esta amplia distribución pareciera estar asociada a variaciones geográficas en los llamados de la especie (Labra et al. 2016; datos no publ.). Considerando esta variación geográfica, Labra et al. (2016), exploraron si las diferencias poblacionales en los llamados afectarían la capacidad de individuos de distintas poblaciones a responder a estas llamadas de angustia. Para ello estudiaron dos poblaciones distantes por unos 800 km, una de la parte norte de la distribución (Melipilla, R.M.) y otra del extremo sur de la distribución (Pucón, Región de la Araucanía). Ambas poblaciones de lagartos fueron expuestas a llamados de individuos de la misma población e individuos de la población foránea, según el caso, y a ruidos control. Los autores encontraron que la población de Melipilla sólo respondió con inmovilidad prolongada a los llamados de su propia población mientras que la población del sur reaccionó con inmovilidad prolongada cuando fue expuesta a los llamados de ambas poblaciones. Esto implica que las variaciones geográficas en las llamadas de angustia interfieren con

la posibilidad de decodificar el mensaje de peligro que llevan estas llamadas.

El estudio de los sonidos emitidos por lagartos *Liolaemus* es bastante incipiente, contando en la actualidad con algo de información sólo para *L. chiliensis*, desconociéndose por completo las características y funcionalidad de los llamados reportados para las otras tres especies de lagartos *Liolaemus*.

Género *Phymaturus* Gravenhorst 1838

El género *Phymaturus* se distribuye en las tierras altas de los Andes de Chile y Argentina, y en la estepa patagónica argentina (Ceí 1986, Morando et al. 2013). Este género actualmente comprende 46 especies (Uetz y Hošek 2017), de las cuales siete están presentes en Chile (Ruiz de Gamboa 2016). De las especies que se distribuyen en Chile, sólo se ha documentado emisión de sonidos en *P. vociferator* Pincheira-Donoso 2004 (Fig. 1F), hecho que motivó la etimología de la especie (Pincheira-Donoso 2002, 2004). *Phymaturus vociferator* puede emitir dos tipos de sonidos en contextos agresivos (Pincheira-Donoso 2002, 2004). En primer lugar, se ha observado que las hembras de esta especie pueden emitir, con la boca cerrada, sonidos agudos de intensidad moderada durante situaciones de estrés prolongado, como cuando son acorraladas o capturadas con la mano bajo las oquedades donde se ocultan (Pincheira-Donoso 2002). En segundo lugar, machos y hembras pueden emitir con la boca abierta sonidos “a modo de silbidos, agudos y metálicos”, en situaciones de estrés repentino, como cuando son capturados al estar en reposo en un terrario, los cuales van acompañados de posturas corporales agresivas (Pincheira-Donoso 2002). Dado que sus llamados son emitidos cuando los animales son capturados o acorralados, estos corresponderían a llamados de angustia.

Familia Phyllodactylidae Gamble, Bauer, Greenbaum y Jackman 2008

Género *Garthia* Donoso-Barros y Vanzolini 1965

Garthia es un género de gecónidos nocturnos endémico de Chile, el cual está compuesto por dos especies: *G. gaudichaudii* (Duméril y Bibron 1836) y *G. penai* (Donoso-Barros 1966) (Demangel 2016, Ruiz de Gamboa 2016). De éstas, sólo se ha documentado emisión de sonidos en *G. gaudichaudii* (Fig. 1G; Donoso-Barros 1966). Por un lado, se ha señalado que esta especie puede emitir un chillido al ser capturada (Mella 2005, Demangel 2016), por lo que éste correspondería a un llamado de angustia. Además, Donoso-Barros y Vanzolini (1965), y Donoso-Barros (1966), señalan que en cautiverio emite “un llamado de tonos apagados que recordaría al llamado de algunos grillos”. Dado que los sonidos más conspicuos que emiten los grillos corresponden a llamados compuestos por una serie de múltiples notas (Kavanagh 1987, Bailey 1991), es probable que el llamado reportado por Donoso-Barros y Vanzolini (1965), y Donoso-Barros (1966), para *G. gaudichaudii*, corresponda a uno de múltiples clics (Frankenberg y Werner 1992, Phongkangsananan et al. 2014). Sin embargo, estos autores no entregan mayor información al respecto, como el contexto en que este llamado es producido (e.g. época del año, contexto social), por lo que será necesario verificar si *G. gaudichaudii* emite llamados de múltiples clics.

Género *Phyllodactylus* Gray 1830

El género *Phyllodactylus* es un taxón de gecónidos que se distribuye ampliamente a lo largo del continente americano (Dixon 1964). En Chile, el único representante de este género es *P. gerrhopygus* (Wiegmann 1835) (Fig. 1H; Ruiz de Gamboa 2016). Al igual que en otros geckos, se ha observado que los individuos de

esta especie emiten un agudo llamado al verse amenazados (Donoso-Barros 1966). Específicamente, Donoso-Barros (1966) caracteriza este llamado como “un *iii* agudo que se exagera ante estímulos violentos”. Sin embargo, este autor no señala el contexto específico en el cual lo emite. Probablemente este llamado corresponda a un llamado de angustia por producirse en un contexto de amenaza (Donoso-Barros 1966). Recientes observaciones apoyarían esta tesis, ya que se ha informado que este lagarto puede emitir un llamado agudo al ser capturado (A. Vera, com. pers.).

Familia Gekkonidae Gray 1825

Género *Lepidodactylus* Fitzinger 1843

El género *Lepidodactylus* comprende más de 30 especies distribuidas ampliamente a nivel mundial, especialmente en áreas oceánicas de los océanos Índico y Pacífico (Brown y Parker 1977, Lever 2003, Uetz y Hošek 2017). *Lepidodactylus lugubris* (Duméril y Bibron 1836) (Fig. 11), es la única especie representante de este género en Chile (Ruiz de Gamboa 2016), la cual se encuentra exclusivamente en Isla de Pascua (Donoso-Barros 1966, Pincheira-Donoso 2006). Al igual que la mayoría de los geckos, *L. lugubris* emite distintos tipos de llamados en contextos ecológicos disímiles (Hunsaker y Breese 1967, Frankenberg y Werner 1992). Este gecko puede emitir llamados de múltiples clics durante contextos sociales (Hunsaker y Breese 1967, Frankenberg 1982b; Petren y Case 1998). Estos llamados son emitidos en interacciones entre hembras durante el cortejo homosexual, el cual puede ir acompañado de pseudocópulas (Werner 1980, Frankenberg 1982b). Cabe recordar que *L. lugubris* es una especie partenogenética que presenta poblaciones que casi en su totalidad son hembras (Cuéllar y Kluge 1972, Yamashiro et al. 2000). Aparentemente la emisión de llamados de múltiples clics, como también las pseudocópulas, estimularían la producción de huevos en las hembras partenogenéticas (Frankenberg 1982b). Además, pueden emitir llamados de múltiples clics antes, durante, y después de un encuentro agonístico, típicamente en series de 4-10 llamados (Petren y Case 1998). Por otro lado, *L. lugubris* puede producir llamados de una nota en encuentros agresivos intraespecíficos (i.e. chirridos), los que pueden ir acompañados de embestidas y mordidas (Hunsaker y Breese 1967, Petren y Case 1998), como también llamados de angustia al ser capturados, los que se diferenciarían acústicamente de los llamados producidos en contextos sociales (Frankenberg y Werner 1992). Es necesario destacar que a la fecha no existen estudios en la población de Isla de Pascua, y los antecedentes presentados corresponden a otras poblaciones.

Discusión

En la presente revisión damos cuenta de que distintas especies de lagartos nativos de Chile, representativos de diferentes familias y géneros, emiten sonidos, los cuales son producidos fundamentalmente en un contexto de riesgo de depredación. Sin embargo, el conocimiento general sobre la emisión de sonidos en estos lagartos sigue siendo muy escaso, a pesar de que en los últimos años ha aumentado la investigación relativa a este tópico. Por ejemplo, aspectos bioacústicos básicos, como la estructura acústica de los llamados y la morfología del aparato productor de sonidos, o evolutivos, como las presiones selectivas que han determinado la evolución de la producción de sonidos, así como el entendimiento de su función, no han sido analizados en la mayoría de éstos.

La estructura acústica de los sonidos emitidos por lagartos nativos ha sido analizada en sólo dos especies, *P. volcanensis* y *L. chiliensis*, las cuales producen sonidos que presentan un espectro de

frecuencia uniforme y armónico, respectivamente (Labra et al. 2007, Labra et al. 2013). La estructura uniforme del siseo emitido por *P. volcanensis* sugiere que este lagarto no poseería estructuras vibratorias (e.g. pliegues vocales) en su laringe, como han propuesto Labra et al. (2007). Por el contrario, la estructura armónica del llamado de angustia de *L. chiliensis*, como su gran complejidad acústica (e.g. presencia de modulaciones de frecuencia, fenómenos no lineales), sugieren fuertemente que esta especie presentaría estructuras vibratorias especializadas en su laringe (Labra et al. 2013). Sin embargo, en ninguna de estas especies de lagartos, ni en otras que también emiten sonidos, se ha analizado la morfología de su aparato productor de sonidos. Será necesario por tanto, realizar a futuro estudios descriptivos de la morfología de sus laringes que permitan relacionar las características acústicas de sus llamados con las estructuras involucradas en su producción.

Como se ha documentado en esta revisión, la mayor parte de los sonidos emitidos por lagartos de Chile corresponden a llamados de angustia. Estos llamados, como otras conductas antidepredatorias, corresponden a adaptaciones que les permitirían a los animales aumentar las probabilidades de disuadir un ataque depredatorio, y eventualmente, sobrevivir (Endler 1986, Lingle et al. 2012). Para comprender como han evolucionado estos llamados es fundamental poder evaluar su papel funcional antidepredatorio. En los lagartos nativos de Chile, sólo ha sido examinado el papel funcional de los llamados de angustia en *L. chiliensis*, los cuales disminuirían la actividad de su depredador, la culebra *P. chamissonis*, permitiéndole al lagarto aumentar sus probabilidades de escapar ante un eventual ataque (Hoare y Labra 2013). Sin embargo, esta evaluación resulta controversial, debido a que las culebras poseerían una baja sensibilidad auditiva (< 1 kHz), que no se correspondería de buena manera con el espectro de frecuencias del llamado de *L. chiliensis* (Fig. 2). Por tales razones, resulta necesario evaluar la función antidepredatoria de los llamados de angustia considerando depredadores que posean una mayor sensibilidad auditiva, como mamíferos (e.g. zorros) o aves (e.g. rapaces) (Isley y Gysel 1975, Caldford et al. 1985).

Hasta la fecha, *L. chiliensis* es la especie de la cual más se conoce sobre sus sonidos. Diversos estudios han descrito las características acústicas de sus llamados de angustia y han evaluado su papel funcional (Carothers et al. 2001, Constanzo 2012, Labra et al. 2013, Hoare y Labra 2013, Labra et al. 2016). Sin embargo, aún quedan por entender distintos aspectos de la comunicación acústica de este lagarto. Por ejemplo, no se ha evaluado la potencial función que tendrían el ultrasonido y los fenómenos no lineales que presentan sus llamados (Labra et al. 2013), ni su capacidad auditiva. Todos estos elementos cobran vital importancia al momento de entender la evolución de los llamados de angustia en esta especie, que resulta ser un modelo idóneo para estudiar emisión de sonidos en lagartos.

Un aspecto interesante del género *Liolaemus* es que a pesar de ser tan diverso (> 250 spp.), sólo se ha observado emisión de sonidos en cuatro especies (*L. chiliensis*, *L. curis*, *L. signifer* y *L. zabalai*). Algo similar ocurre con el diverso género *Anolis*, que con más de 400 especies (Uetz y Hošek 2017), solo unas 20 emiten sonidos (Milton y Jenssen 1979, Alonso y Rodríguez 2004). Las especies de *Anolis* que producen sonidos no presentan relaciones filogenéticas cercanas ni tienen preferencias por ciertos hábitats que condicionen esta novedad evolutiva (Milton y Jenssen 1979, Alonso y Rodríguez 2004, Poe et al. 2017), por lo que son desconocidas las presiones selectivas subyacentes a la producción de sonidos en este género. De igual manera, las especies de *Liolaemus* que emiten sonidos tampoco son filogenéticamente cercanas ni tienen

preferencias similares de hábitat (Donoso-Barros 1966, Núñez y Labra 1985, Lobo 2005, Troncoso-Palacios et al. 2015, Aguilar et al. 2016), lo cual sugiere un origen evolutivo independiente de esta conducta en el grupo. Labra et al. (2013), propusieron que los llamados en *L. chiliensis* podrían haber evolucionado en condiciones que restringen la visibilidad (e.g. vegetación frondosa), al igual que como se ha propuesto para explicar la evolución de los gruñidos emitidos por *Pristidactylus* (Labra et al. 2007). Sin embargo, es muy probable que esta presión selectiva no haya estado involucrada en la evolución de la emisión de sonidos en las otras especies del género *Liolaemus*, debido a que éstas no presentan restricciones evidentes de visibilidad en sus hábitat (lugares montañosos con escasa vegetación; Pearson 1954, Núñez y Labra 1985, Troncoso-Palacios et al. 2015). Es clara la falta de estudios que permitan esclarecer cómo ha evolucionado la emisión de sonidos en *Liolaemus*, como en otros grupos de lagartos.

Por otro lado, es probable que exista un origen ancestral, y no independiente, de la emisión de sonidos en los géneros *Diplolaemus* y *Pristidactylus*. Estos géneros, junto con *Leiosaurus*, el cual no está presente en Chile, conforman el clado Leiosaurae (Morando et al. 2015). La mayor parte de los representantes chilenos de este clado, pertenecientes a los géneros *Diplolaemus* y *Pristidactylus*, emiten siseos al verse amenazados (Donoso-Barros 1966, Lamborot y Díaz 1987, Núñez et al. 1992, Labra et al. 2007). Asimismo, otras especies de este grupo también producen sonidos en contextos de amenaza (Laspiur et al. 2007). Dos especies de leiosáuridos argentinos, *Leiosaurus catamarcensis* Koslowsky 1898 y *Pristidactylus scapulatus* (Burmeister 1861), emiten dos tipos de sonidos al simular encuentros agresivos, los cuales han sido denominados como llamados de advertencia y de ataque (Laspiur et al. 2007). La ocurrencia de emisión de sonidos en diferentes especies del clado Leiosaurae que se encuentran emparentadas filogenéticamente (Abdala et al. 2009, Morando et al. 2015), sugiere que esta conducta podría ser ancestral dentro de este grupo. Deberá corroborarse esta hipótesis vinculando la ocurrencia de emisión de sonidos con las relaciones filogenéticas de las especies que integran este clado.

Si bien es cierto que las especies del Infraorden Gekkota se caracterizan por emitir señales acústicas para comunicarse intraespecíficamente (Frankenberg y Werner 1992, Young et al. 2014), hasta la fecha esto no se ha sido documentado para las especies que habitan en Chile, *G. gaudichaudii*, *G. penai* y *P. gerrhopygus*. No obstante, es probable que los llamados similares a los de un grillo que documentan para *G. gaudichaudii* Donoso-Barros y Vanzolini (1965), y Donoso-Barros (1966), potencialmente correspondan a llamados de múltiples clics, los cuales son emitidos en contextos sociales, tales como durante el cortejo (Marcellini 1978, Frankenberg y Werner 1992, Young et al. 2014). Además, y aunque no ha sido observado, es probable que *P. gerrhopygus* emita llamados de múltiples clics de baja intensidad, dado que otras especies de este género, como *P. tuberculatus*, los producen (Marcellini 1978).

La escasez de registros sobre emisión de sonidos en los lagartos nativos de Chile, probablemente sea una consecuencia de la baja intensidad que estos pudieran presentar. Por ejemplo, en el género *Gekko* Laurenti 1768, la especie *G. japonicus* fue considerada por mucho tiempo como un lagarto que no emitía sonidos (Jono e Inui 2012), a pesar de que la mayoría de sus congéneres emiten llamados en interacciones sociales (Marcellini 1978). Sin embargo, a partir de observaciones conductuales en cautiverio, posteriormente se descubrió que esta especie emitía

llamados de baja intensidad durante encuentros sociales (Jono e Inui 2012). Lo anterior sugiere que es necesario utilizar metodologías adecuadas (e.g. grabación con micrófonos de alta sensibilidad, utilización de sonómetros) para evaluar si otras especies de lagartos nativos de Chile emiten sonidos.

La bioacústica de las especies de lagartos residentes en Chile requiere de concentrar más esfuerzos, pues lo que se sabe hasta ahora es muy poco. Esperamos que esta revisión motive nuevos estudios en el ámbito de la comunicación acústica de lagartos nativos de Chile.

Agradecimientos

Agradecemos a Paulo Assereto, Alexander Baus, Diego Casanova, Pablo González, Alex Vera y Michael Weymann por compartir sus fotografías, y a dos revisores anónimos que contribuyeron significativamente al manuscrito. C. Reyes-Olivares reconoce a Beca Conicyt de Doctorado Nacional 2015. Los autores agradecen a Fondecyt 1120181 (AL).

Referencias

- ABDALA V, A MANZANO, L NIETO & R DIOGO (2009) Comparative myology of Leiosauridae (Squamata) and its bearing on their phylogenetic relationships. *Belgian Journal of Zoology* 139: 109-09.
- AGUILAR C, PL WOOD, MC BELK, MH DUFF & JW SITES (2016) Different roads lead to Rome: Integrative taxonomic approaches lead to the discovery of two new lizard lineages in the *Liolaemus montanus* group (Squamata: Liolaemidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 448-467.
- ALONSO R & A RODRÍGUEZ (2004) *Anolis lucius* (Coronel, Gorrita). Vocalization. *Herpetological Review* 35: 385-386.
- BAILEY WJ (1991) Acoustic behaviour of insects. An evolutionary perspective. xv + 225 pp. Chapman and Hall Ltd.
- BROWN AM (1984) Ultrasound in gecko distress calls (Reptilia: Gekkonidae). *Israel Journal of Zoology* 33: 95-101.
- BROWN WC & F PARKER (1977) Lizards of the genus *Lepidodactylus* (Gekkonidae) from the Indo-Australian Archipelago and the islands of the Pacific, with description of new species. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Fourth Series* 41: 253-265.
- BUSTARD HR (1967) The comparative behavior of chameleons: fight behavior in *Chameleo gracilis* Hallowell. *Herpetologica* 23: 44-50.
- CALFORD MB, LZ WISE & JD PETTIGREW (1985) Coding of sound location and frequency in the auditory midbrain of diurnal birds of prey, families Accipitridae and Falconidae. *Journal of Comparative Physiology A* 157: 149-160.
- CAROTHERS JH, JG GROTH & FM 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.
- CEI JM (1986) Reptiles del Centro, Centro-oeste y Sur de la Argentina. *Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italy.
- CEI JM, J SCOLARO & F VIDELA (2003) A taxonomic revision of recognized Argentine species of the leiosaurid genus *Diplolaemus* (Reptilia: Squamata: Leiosauridae). *Facena* 19: 87-106.

- CHRISTENSEN CB, J CHRISTENSEN-DALSGAARD, C BRANDT & PT MADSEN (2012) Hearing with an atympanic ear: good vibration and poor sound-pressure detection in the royal python, *Python regius*. The Journal of Experimental Biology 215: 331-342.
- CONSTANZO J (2012) Respuestas antidepredatorias de lagartos: una comparación entre *Liolaemus chiliensis* y *L. nitidus*. Memoria para optar al grado de Médico Veterinario. Universidad de Chile, Santiago.
- CUÉLLAR O & AG KLUGE (1972) Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris*. Journal of Genetics 61: 14-26.
- DEMANGEL D (2016) Reptiles en Chile. Fauna Nativa Ediciones. 619 pp.
- DIXON JR (1964) The systematics and distribution of lizards of the genus *Phyllodactylus* in North and Central America. New Mexico State University Scientific Bulletin 64: 1-139.
- DONOSO-BARROS R (1966) Reptiles de Chile. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- DONOSO-BARROS R & PE VANZOLINI (1965) El género *Garthia* y los geckos afines. Publicación Ocasional del Museo de Historia Natural 7: 1-8.
- ENDLER JA (1986) Defense against predation. En: ME Feder y GV Lauder (Eds), Predator-prey relationships, perspectives and approaches from the study of lower vertebrates. pp. 109-134. University of Chicago Press, Chicago.
- ETHERIDGE R & E WILLIAMS (1985) Notes on *Pristidactylus* (Squamata: Iguanidae). Breviora 483: 1-18.
- FITCH WT, J NEUBAUER & H HERZEL (2002) Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. Animal Behaviour 63: 407-418.
- FRANKENBERG E (1982a) Vocal behavior of the Mediterranean house gecko, *Hemidactylus turcicus*. Copeia 1982: 770-775.
- FRANKENBERG E (1982b) Social Behaviour of the Parthenogenetic Indo-Pacific Gecko, *Hemidactylus garnotii*. Ethology 59: 19-28.
- FRANKENBERG E & YL WERNER (1984) The defensive vocal "distress" repertoire of gekkonid lizards: intra-and inter-specific variation. Amphibia-Reptilia 5: 109-124.
- FRANKENBERG E & YL WERNER (1992) Vocal communication in the Reptilia-facts and questions. Acta Zoológica Lilloana 41: 45-62.
- GANS C & PF MADERSON (1973) Sound producing mechanisms in recent reptiles: review and comment. American Zoologist 13: 1195-1203.
- GREENE HW (1988) Antipredator mechanisms in reptiles. En: Biology of the Reptilia. Gans C y RB Huey (Eds). 1-152 pp. Alan R. Liss, INC., New York, USA.
- HARTDEGEN RW, MJ RUSSELL, B YOUNG & RD REAMS (2001) Vocalization of the crocodile skink, *Tribolonotus gracilis* (De Rooy, 1909), and evidence of parental care. Contemporary Herpetology 2: 1-9.
- ISLEY TE & LW GYSEL (1975) Sound-source localization by the red fox. Journal of Mammalogy 56: 397-404
- HOARE M & A LABRA (2013) Searching for the audience of the weeping lizard's distress call. Ethology 119: 860-868.
- HUNSAKER D & P BREESE (1967) Herpetofauna of the Hawaiian Islands. Pacific Science 21: 423-428.
- JAKSIĆ FM, HW GREENE, K SCHWENK & RL SEIB (1982) Predation upon reptiles in mediterranean habitats of Chile, Spain and California: a comparative analysis. Oecologia 53: 152-159.
- JONO T & Y INUI (2012) Secret calls from under the eaves: acoustic behavior of the Japanese house gecko, *Gekko japonicus*. Copeia 2012: 145-149.
- KAVANAGH MW (1987) The efficiency of sound production in two cricket species, *Gryllotalpa australis* and *Teleogryllus commodus* (Orthoptera: Grylloidea). Journal of Experimental Biology 130: 107-119.
- LABRA A (2008) Comunicación en Reptiles. En: Herpetología de Chile. Vidal MA y A Labra (Eds). Science Verlag, Santiago, Chile.
- LABRA A, J SUFÁN-CATALÁN, R SOLIS & M PENNA (2007) Hissing sounds by the lizard *Pristidactylus volcanensis*. Copeia 2007: 1019-1023.
- LABRA A, G SILVA, F NORAMBUENA, N VELÁSQUEZ & M PENNA (2013) Acoustic features of the weeping lizard's distress call. Copeia 2013: 206-212.
- LABRA A, C REYES-OLIVARES & M WEYMANN (2016) Asymmetric response to heterotypic distress calls in the lizard *Liolaemus chiliensis*. Ethology 122: 758-768.
- LAMBOROT M & N DÍAZ (1987) A new species of *Pristidactylus* (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. Journal of Herpetology 21: 29-37.
- LAMBOROT M, ME MANZUR & E ALVAREZ-SARRET (2006) Triploidy and mosaicism in *Liolaemus chiliensis* (Sauria: Tropiduridae). Genome 49: 445-453.
- LASPIUR A, E SANABRIA & JC 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.
- LEVER C (2003) Naturalized Reptiles and Amphibians of the World. 318 pp. Oxford University Press. Oxford.
- LINGLE S, MT WYMAN, R KOTRBA, LJ TEICHROEB & CA ROMANOW (2012) What makes a cry a cry? A review of infant distress vocalizations. Current Zoology 58: 698-726.
- LOBO F (2005) Las relaciones filogenéticas dentro del grupo *chiliensis* (Iguania: Liolaemidae: *Liolaemus*): sumando nuevos caracteres y taxones. Acta Zoológica Lilloana 49: 65-87.
- MAGRATH RD, TM HAFF, PM FALLOW & AN RADFORD (2015) Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. Biological Reviews 90: 560-586.
- MARCELLINI DL (1974) Acoustic behavior of the gekkonid lizard, *Hemidactylus frenatus*. Herpetologica 30: 44-52.
- MARCELLINI DL (1978) The acoustic behavior of lizards. En: Greenberg N y P MacLean (Eds). Behavior and neurology of lizards. 287-300 pp. Bethesda, MD: National Institute of Mental Health.
- MARTINS IA & J JIM (2003) Bioacoustic analysis of advertisement call in *Hyla nana* and *Hyla sanborni* (Anura, Hylidae) in Botucatu, São Paulo, Brazil. Brazilian Journal of Biology 63: 507-516.

- MELLA JE (2005) Guía de Campo Reptiles de Chile: Zona Central. Peñaloza APG, F Novoa y M Contreras (Eds). Ediciones del Centro de Ecología Aplicada Ltda. 147 pp + xii.
- MILTON TA & TA JENSSEN (1979) Description and significance of vocalizations by *Anolis grahami* (Sauria, Iguanidae). *Copeia* 1979: 481-489.
- MOORE BA, AP RUSSELL & AM BAUER (1991) Structure of the larynx of the tokay gecko (*Gekko gecko*), with particular reference to the vocal cords and glottal lips. *Journal of Morphology*. 210: 227-238.
- MORANDO M, LJ AVILA, CH PEREZ, MA HAWKINS & JW SITES (2013) A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 694-714.
- MORANDO M, M OLAVE, LJ AVILA, E BAKER & JW SITES JR. (2015) Molecular phylogeny of the lizard clade Leiosaurae endemic to Southern South America. *Herpetologica* 71: 322-331.
- NÚÑEZ H & MA LABRA (1985) *Liolaemus curis*, a new lizard from los Andes Range, central Chile. *Copeia* 1985: 556-559.
- NÚÑEZ H, J SUFÁN, H TORRES & FA JAKSIC (1992) Autoecological observations on the endemic central Chilean lizard *Pristidactylus volcanensis*. *Journal of Herpetology* 26: 228-230.
- PEARSON OP (1954) Habits of the lizard *Liolaemus multiformis multiformis* at high altitudes in southern Perú. *Copeia* 1954: 111-116.
- PETREN K & TJ CASE (1998) Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 95: 11739-11744.
- PHONGKANGSANANAN N, L SCHWARZKOPF & DA PIKE (2014) Chatty females and quiet males: complex vocal communication in the northern dtella, *Gehyra dubia*. *Herpetological Conservation and Biology* 9: 285-296.
- PINCHEIRA-DONOSO D (2002) Sobre la emisión de sonidos en *Phymaturus flagellifer* (Bell, 1843) (Sauria-Tropiduridae-Liolaeminae). *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 348: 8-9.
- PINCHEIRA-DONOSO D (2004) Una nueva especie del género *Phymaturus* (Iguania: Tropiduridae: Liolaemini) del centro-sur de Chile. *Multequina* 13: 57-70.
- PINCHEIRA-DONOSO D (2006) Los geckos de Chile (Scleroglossa, Gekkonidae, Gekkoninae). Parte I. Síntesis histórica de los estudios taxonómicos y sistemáticos. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 358: 3-11.
- POE S, A NIETO-MONTES DE OCA, O TORRES-CARVAJAL, K DE QUEIROZ, JA VELASCO ET AL. (2017) A phylogenetic, biogeographic, and taxonomic study of all extant species of *Anolis* (Squamata; Iguanidae). *Systematic Biology* 66: 663-697.
- REGALADO R (2003) Roles of visual, acoustic, and chemical signals in social interactions of the tropical house gecko (*Hemidactylus mabouia*). *Caribbean Journal of Science* 39: 307-320.
- RIEDE T, H HERZEL, D MEHWALD, W SEIDNER, E TRUMLER, G BÖHME & G TEMBROCK (2000) Nonlinear phenomena in the natural howling of a dog-wolf mix. *The Journal of the Acoustical Society of America* 108: 1435-1442.
- RUIZ DE GAMBOA M (2016) Lista actualizada de los reptiles de Chile. *Boletín Chileno de Herpetología* 3: 7-12.
- TANG YZ, LZ ZHUANG & ZW WANG (2001) Advertisement calls and their relation to reproductive cycles in *Gekko gecko* (Reptilia, Lacertilia). *Copeia* 2001: 248-253.
- TRONCOSO-PALACIOS J, HA DÍAZ, D ESQUERRÉ & FA URRRA (2015) Two new species of the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Iguania, Liolaemidae) from Andean highlands of southern Chile. *Zookeys* 500: 83-109.
- UETZ P & J HOŠEK (2017) The Reptile Database. En: <http://www.reptile-database.org>, editor., visitada en diciembre, 2017.
- VICTORIANO PF, TM CORONADO & JC ORTIZ (2010) A multivariate analysis of taxonomic limits in *Diplolaemus* Bell 1843. *Gayana* 74: 23-26.
- VITT LJ & JP CALDWELL (2014) *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, San Diego. xiv + 757 pp.
- WERNER YL (1980) Apparent homosexual behaviour in an all-female population of a lizard, *Lepidodactylus lugubris* and its probable interpretation. *Ethology* 54: 144-150.
- YAMASHIRO S, M TODA & H OTA (2000) Clonal composition of the parthenogenetic gecko, *Lepidodactylus lugubris*, at the northernmost extremity of its range. *Zoological Science* 17: 1013-1020
- YOUNG BA (2003) Snake bioacoustics: Toward a richer understanding of the behavioral ecology of snakes. *Quarterly Review of Biology* 78: 303-325.
- YOUNG BA, N MATHEVON & Y TANG (2014) Reptile auditory neuroethology: what do reptiles do with their hearing? En: *Insights from comparative hearing Research*. Köppl C, GA Manley, AN Popper y RR Fay (Eds). 323-346 pp. Springer Handbook of Auditory Research.
- YU X, Y PENG, A AOWPHOL, L DING, SE BRAUTH & YZ TANG (2011) Geographic variation in the advertisement calls of *Gekko gecko* in relation to variations in morphological features: implications for regional population differentiation. *Ethology Ecology and Evolution* 23: 211-228

Recibido: Julio 2017

Aceptado: Septiembre 2017

Publicado: Diciembre 2017

Editor a cargo: Damien Esquerré