



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CARACTERIZACIÓN DE LAS VOCALIZACIONES DE UNA LAGARTIJA
ENDÉMICA DE MÉXICO, *ASPIDOSCELIS COSTATUS COSTATUS*
(SQUAMATA: TEIIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

EDGAR DE LA ROSA SILVA



ASESOR DE TESIS: DR. OSWALDO HERNÁNDEZ GALLEGOS
COASESORA DE TESIS: DRA. MARÍA ANTONIETA LABRA LILLO

TOLUCA, ESTADO DE MÉXICO

OCTUBRE DE 2022

ÍNDICE GENERAL

-Dedicatoria	iii
-Agradecimientos	iv
-Resumen	1
-Abstract	2
-Introducción	3
-Antecedentes	5
-El estudio de la producción vocal en tetrápodos	5
-Estudios de la comunicación vocal en Sauropsida no Aves	7
-Vocalizaciones en el Orden Crocodylia	8
-Vocalizaciones en el Orden Rhynchocephalia	11
-Vocalizaciones en el Orden Testudines	13
-Vocalizaciones en el Orden Squamata: Clado Gekkota	16
-Vocalizaciones en el Orden Squamata: Clado Unidentata	18
-Justificación	25
-Objetivos	26
-Materiales y Métodos	27
-Área de estudio	27
-Recolecta de organismos y obtención de registros de vocalizaciones	27
-Caracterización de las vocalizaciones	28
-Pruebas estadísticas	31
-Resultado	32
-Obtención de las vocalizaciones y relación con la temperatura corporal	32
-Caracterización de las vocalizaciones	32
-Discusión	36
-Descripción de las vocalizaciones de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i>	36
-Emisión de vocalizaciones y temperatura corporal	37

-Función de las vocalizaciones producidas por <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> y evolución en la producción de vocalizaciones	38
-Ontogenia de las vocalizaciones	40
-Algunos aspectos que desarrollar	41
-Conclusiones	42
-Literatura citada	43

ÍNDICE DE CUADROS

-Cuadro 1. Descripción de los parámetros acústicos medidos en las vocalizaciones emitidas por individuos de *Aspidoscelis costatus costatus*. Para algunas variables, se indica en paréntesis la figura que muestra un ejemplo de cómo se midió tal variable.

-Cuadro 2. Valores promedio de las variables espectro-temporales de las vocalizaciones de *Aspidoscelis costatus costatus*; n= tamaño de muestra (número de individuos que vocalizaron). Algunas lagartijas emitieron vocalizaciones cuyas variables no pudieron ser medidas en su totalidad (debido a la presencia de caos determinístico), por lo que existen diferencias en el tamaño de la muestra.

ÍNDICE DE FIGURAS

-Figura 1. Procedimiento realizado para estimular la producción de vocalizaciones en los individuos capturados de *Aspidoscelis costatus costatus* en el campo. Mostrada aquí se encuentra también la grabadora digital empleada para grabar las vocalizaciones, aunada a la cubierta protectora para filtrar los sonidos del viento.

-Figura 2. (A) oscilograma, (B) espectrograma, y (C) espectro de poder de una llamada de angustia simple con un patrón de modulación en forma de campana emitida por una hembra de *Aspidoscelis costatus costatus* (longitud hocico-cloaca de 84 mm). Específicamente, el espectro de poder presentado aquí fue obtenido de la zona media de la vocalización. Esto permite determinar las frecuencias fundamentales para caracterizar el patrón de modulación de la llamada. En esta vocalización, la frecuencia fundamental (F0) y la frecuencia dominante (Fd) fueron las mismas.

-Figura 3. Espectrogramas de cinco tipos de llamadas de angustia, dos simples y tres complejas, es decir, con fenómenos no lineares, de *Aspidoscelis costatus costatus*. Simples: (A) descendente y (B) ascendente. Complejas: (C) caos determinístico, (D) un mix de caos determinístico y un salto de frecuencia, y (E) un mix de salto de frecuencia y subarmónico. Se abrevió a los siguientes fenómenos no lineares al interior de la figura: caos determinístico (CD), salto de frecuencia (SF) y subarmónico (SH).

RESUMEN

La comunicación vocal ha sido analizada en algunas especies de lagartijas; sin embargo, debido a la falta de estudios sobre este comportamiento, existen vacíos importantes en su conocimiento, especialmente en el clado Unidentata. *Aspidoscelis costatus costatus* (Huico Correlón) es una lagartija endémica al área continental oriental mexicana, de la cual se tienen registros anecdóticos que indican que es capaz de vocalizar. En este estudio, se da el primer paso para entender la funcionalidad de la producción de sonido de esta lagartija. Para ello, se caracterizaron las vocalizaciones y se analizó el efecto de la temperatura en la emisión de sonidos. Se recolectaron diecinueve hembras y seis machos de *A. costatus costatus*, de las cuales se obtuvieron veinticuatro vocalizaciones provenientes de siete hembras y cuatro machos. Las vocalizaciones fueron tonales, cortas y con un tono relativamente bajo, con varios armónicos. Los individuos vocalizaron cuando fueron apresados o manipulados, de este modo, sus vocalizaciones se categorizaron como llamadas de angustia. Los individuos con temperatura corporal más baja emitieron menos llamadas que aquéllos con temperaturas más altas. Las hembras vocalizaron menos que los machos. Finalmente, se compararon los sonidos producidos por *A. costatus costatus* con aquéllos registrados para otras especies de lagartijas, incluyendo registros de producción de sonido dentro del género *Aspidoscelis*.

ABSTRACT

Vocal communication has been reported in the order Squamata, although there are still few studies on this behavior, which constrain our understanding of the functionality and evolution of vocalizations produced in Squamates, especially in the clade Unidentata. *Aspidoscelis costatus costatus* (Balsas Basin Whiptail) is an endemic lizard to the western Mexican continental area, which has been anecdotally reported to vocalize. We take the first step in understanding the functionality of the species' sound production by determining when individuals vocalize, characterizing these sounds by measuring the spectro-temporal variables, and assessing the effect of the temperature on vocal production. We collected 19 females and six males of *A. costatus costatus* and obtained 24 vocalizations from seven females and four males. Vocalizations were tonal, short, and relatively low-pitched with several harmonics. Individuals vocalized when caught or cornered, interpreted as distress calls, and individuals at low temperatures emitted fewer calls than those at higher temperatures. Finally, we compared the sounds produced by *A. costatus costatus* with those reported for other lizard species, including reports within the genus *Aspidoscelis*.

INTRODUCCIÓN

La comunicación acústica puede ser definida como la transmisión de mensajes a través del cifrado de información, involucrando la producción y recepción de sonidos a través de estructuras especializadas, que le permiten a los organismos interactuar aún cuando se encuentran a larga distancia, en la oscuridad, o bajo condiciones ambientales restringidas, como lo son impedimentos visuales en su entorno (Vergne *et al.*, 2009).

Aunque este tipo de comunicación ocurre en todos los grupos de tetrápodos (Carrington, 1973; Ladich y Winkler, 2017), gran parte de la investigación relacionada con la descripción, entendimiento de su funcionalidad, y evolución de la producción de sonidos, se ha enfocado principalmente en aves (Baker, 2001; Lewis *et al.*, 2021), mamíferos y anuros (Köhler *et al.*, 2017). En Sauropsida no aves, considerados como organismos silenciosos, se ha descubierto que la producción de sonido y la comunicación acústica está presente en los cuatro órdenes que lo integran (Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia y Squamata; Pough *et al.*, 2019). Los Sauropsida no aves son capaces de producir sonidos a través de diversos medios, como la exhalación forzada de aire mediante siseos o rugidos, presentes en serpientes, lagartijas y cocodrilos, la inhalación y expulsión de aire por medio de la cloaca (“pops cloacales”) en serpientes y geckos, el frote de escamas en víboras del desierto y la vibración de los cascabeles de la cola en *Crotalus* (Gans y Maderson, 1973). Mientras que las vocalizaciones pueden ser descritas como la expulsión oral producida y potencialmente modulada por un sistema vocal (Gans y Maderson, 1973; Fitch *et al.*, 2002; Ladich y Winkler, 2017).

Los animales vocalizan bajo diferentes contextos, desde señales de exhibición en interacciones sociales (*e.g.* interacciones territoriales o reproducción; Russell y Bauer, 2020), a señales de angustia como respuesta ante la depredación (Magrath *et al.*, 2014). Las llamadas de angustia son producidas por un organismo que es capturado o apresado por un depredador, dichas llamadas presentan diferentes funciones, incluyendo desalentar al depredador mientras el organismo pelea por soltarse y escapar (Klump y Shalter, 1984; Carter *et al.*, 2015).

Entre los órdenes que componen a los Sauropsida no aves, Squamata es el Orden más diverso y representado de forma importante por lagartijas, contando con 7,176 especies (Uetz *et al.*, 2022). En lagartijas, el principal registro que involucra a las vocalizaciones proviene de los miembros del clado Gekkota, los cuales son notables por emplear vocalizaciones durante interacciones intraespecíficas que incluyen señales de exhibición, antagónicas y copulatorias, emitidas durante el comportamiento social, agonístico, territorial y reproductor (Capshaw *et al.*, 2021).

Los miembros del clado Unidentata normalmente vocalizan durante interacciones interespecíficas (e.g. bajo riesgo de depredación; Böhme *et al.*, 1985; Labra *et al.*, 2013), aunque hay evidencia de algunas lagartijas vocalizando durante interacciones intraespecíficas (Milton y Jenssen, 1979). Las vocalizaciones producidas durante interacciones interespecíficas son denominadas “llamadas de angustia”, y son emitidas por especies de diversas familias de lagartijas, entre ellas Crotaphytidae, Dactyloidae, Scincidae, Liolaemidae, Lacertidae, Leiosauridae, Tropiduridae y Teiidae (Wever, 1966; Milton y Jenssen, 1979; Gans y Maderson, 1973; Reyes-Olivares y Labra, 2017; Russell y Bauer, 2020; Capshaw *et al.*, 2021; Fernandes y Cunha-Passos, 2021).

La evidencia preliminar sugiere que individuos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*) también emiten vocalizaciones cuando son manipuladas (Hernández-Gallegos, observación personal), aunque estas no han sido caracterizadas. El estudio de la producción de sonido no ha sido abordado a profundidad en Teiidae, siendo este trabajo uno de los primeros registros y análisis de vocalizaciones producidas por una especie dentro del género *Aspidoscelis*, incluso cuando este género tiene una gran diversidad con 44 especies (Uetz *et al.*, 2022).

ANTECEDENTES

El estudio de la producción vocal en tetrápodos

Desde el siglo IV antes de Cristo, Aristóteles había comentado con respecto a la producción de sonidos en tetrápodos, mencionando que tanto anuros y aves eran capaces de emitir llamadas (Frankenberg y Werner, 1992; Zanatta, 2013). Sin embargo, no se le dio mucha importancia a este aspecto del comportamiento hasta la llegada de autores como Darwin (1871), quien, principalmente estudió este fenómeno en aves y primates, clados que son capaces de emitir sonidos y transmitir información a sus congéneres, donde la producción vocal representa una estructura vital de su comportamiento.

Paulatinamente, el interés hacia el estudio de las vocalizaciones en tetrápodos se incrementó, dando lugar a investigaciones extensas que buscaban examinar, describir, y clasificar a las llamadas de los organismos, así como estudios enfocados en determinar la función de las vocalizaciones con base en su estructura, y en el análisis de los mecanismos anatómicos que permitían la producción de sonidos (García y Favaro, 2017). Por supuesto, la mayoría de estos análisis se enfocaron en tetrápodos con llamadas o vocalizaciones conspicuas, específicamente aves (Baker, 2001; Lewis *et al.*, 2021), mamíferos y anuros (Köhler *et al.*, 2017). Dicho esto, ¿qué se conoce de cada uno de los integrantes de estos grupos, en lo correspondiente a la producción de vocalizaciones?

Comenzando con mamíferos, Fitch (2006), establece que la producción de sonidos en esta clase taxonómica proviene de un sistema vocal tetrápodo conservado ancestralmente, el cual está constituido por pulmones, laringe y un tracto vocal, con sinapomorfías propias de los mamíferos que han evolucionado independientemente. Las vocalizaciones en mamíferos son empleadas en tanto contextos intraespecíficos (*e.g.* comunicación social, llamadas de advertencia, defensa y establecimiento de territorios, atracción de parejas, encuentros agonísticos entre machos), así como contextos interespecíficos (*e.g.* llamadas de alarma y llamadas de angustia) (McComb y Reby, 2014).

En Mammalia, dentro los órdenes que integran a grupos que poseen especies que vocalizan se encuentran: Artiodactyla, Carnivora, Cetacea, Chiroptera, Perissodactyla, Primates, Proboscidea, Rodentia, y Scandentia (Briefer, 2012). De todos estos, el Orden Primates ha sido el que ha recibido mayor interés (Seyfarth y Cheney, 2009). Posiblemente, esto se deba a la búsqueda por la comunidad científica para determinar las diferencias y similitudes que presentan las vocalizaciones de monos y primates con respecto al habla humana, permitiéndonos conocer cómo esta última ha evolucionado (Lieberman, 1968).

En lo que respecta a las aves, se ha determinado que las vocalizaciones pueden adquirir la forma de cantos complejos (Kroodsma y Byers, 1991), y son generadas por medio de un órgano vocal especializado conocido como siringe, exclusivo de muchas especies de este grupo, con la laringe participando poco o nada en la producción de sonido (Nowicki y Marler, 1988). La producción vocal en aves es un aspecto preponderante de su conducta, y presenta distintas funciones, como lo es la comunicación social para mantener cohesión con conespecíficos (Nice, 1943), apareamiento (atracción de parejas y estimulación de la hembra durante la copula), defensa territorial y mantenimiento de posiciones jerárquicas en machos, así como proporcionar señales honestas sobre el estado físico del individuo (Collias, 1952; Kroodsma y Byers, 1991).

Van (2011) informa sobre algunos de los órdenes de aves que son capaces de emitir vocalizaciones tanto de forma diurna como nocturna: Anseriformes, Galliformes, Podicipediformes, Phaethontiformes, Columbiformes, Caprimulgiformes, Apodiformes, Cuculiformes, Gruiformes, Gaviliformes, Procellariiformes, Ciconiiformes, Pelecaniformes, Charadriiformes, Accipitriformes, Strigiformes, Trogoniformes, Piciformes, Coraciiformes, Falconiformes, Psittaciformes y Passeriformes (este último con la mayor diversidad de familias que vocalizan).

Por último, se tiene a los anfibios, específicamente al Orden Anura, cuyos miembros son capaces de producir vocalizaciones mediante el uso de un sistema vocal constituido por pulmones, laringe (con cuerdas vocales) y el tracto vocal.

Adicionalmente presentan una estructura conocida como saco vocal, el cual permite a los machos vocalizar por periodos prolongados (Starnberger *et al.*, 2014). Las llamadas producidas por anuros tienen función tanto de forma intraespecífica (e.g. llamadas de cortejo, territoriales o agonísticas), como de forma interespecífica (e.g. llamadas de angustia, producidas por machos, hembras y juveniles) (Gerhardt, 1994; De Toledo y Baptista-Haddad, 2009).

Hasta el conocimiento actual, la vocalización es vital para la interacción social en Anura, por lo que solo un muy reducido número de especies no producen vocalizaciones, específicamente aquéllas al interior de los géneros *Ascaphus* y *Leiopelma*, pertenecientes a las familias existentes más primitivas, Ascaphidae y Leiopelmatidae, respectivamente (Wilczynski, 2017).

Estudios de la comunicación vocal en Sauropsida no Aves

Desafortunadamente, no todos los grupos han recibido la misma atención en lo que se refiere a la investigación de la comunicación vocal. En general, el estudio de las vocalizaciones en Sauropsida no aves ha sido abordado muy recientemente, aún cuando personajes tan ilustres como Aristóteles, en el siglo IV a.C., habían observado que algunos miembros como las tortugas vocalizaban, denotando también los siseos en serpientes (Frankenberg y Werner, 1992).

Además de algunas observaciones anecdóticas, de acuerdo con Gans y Maderson (1973) y Frankenberg y Werner (1992), durante el siglo pasado, solo el estudio auxiliar de Mertens (1946), el cual recopilaba toda la información relacionada a la emisión de vocalizaciones en Sauropsida no aves, representaba todo el conocimiento disponible de este aspecto del comportamiento para ese entonces.

La razón detrás de la falta de estudios del comportamiento en Sauropsida no aves, como explican Brattstrom (1974) y Lambert *et al.* (2019), radica en que por mucho tiempo se ha considerado a los miembros de este grupo como organismos simples y carentes de complejidad (en lo que respecta a su comportamiento), pensándose que eran menos inteligentes que otros vertebrados. Este paradigma se basa en los

estudios de conducta realizados en estos organismos, los cuales habían sido llevados a cabo bajo temperaturas inadecuadas, factor que les impedía aprender y desempeñarse apropiadamente, así como limitar las observaciones a solo ciertos aspectos de su conducta, al ignorarse la diversidad de los sistemas de comportamiento que presentaban (Northcutt y Heath, 1971; Brattstrom, 1974; Greenberg, 1978; Doody *et al.*, 2013).

Adicionalmente, Russell y Bauer (2020), postularon que la negligencia observada en la comunidad científica con respecto a la investigación de la emisión de vocalizaciones en Sauropsida no aves podría radicar en los múltiples orígenes independientes que la comunicación vocal ha tenido en este grupo, careciendo igualmente de alguna tendencia central en los mecanismos acústicos o comportamiento que facilite su estudio.

Afortunadamente, grandes avances se han realizado gracias a un cambio en el paradigma que permeaba a la comunidad científica en ese entonces, así como herramientas conceptuales y experimentales novedosas (como lo son estudios de la estructura laringotraqueal en varios grupos de Sauropsida no aves, revisiones del conocimiento disponible relacionadas a las vocalizaciones, análisis filogenéticos, y uso de tecnología para grabar y estudiar las llamadas) que han sido empleadas para estudiar fenómenos bioacústicos con gran eficacia (Russell y Bauer, 2020). Debido a la novedad de los descubrimientos, mucho del significado evolutivo y funcionalidad de las vocalizaciones en estos órdenes no se comprenden del todo. El conocimiento actual correspondiente a la comunicación vocal en Sauropsida no aves se aborda a detalle a continuación.

Vocalizaciones en el Orden Crocodylia

Uno de los órdenes en donde ha existido un interés significativo en el estudio de las vocalizaciones es el Orden Crocodylia, debido a lo ubicuo que resulta la producción de llamadas en este grupo, especialmente en organismos juveniles (Vergne *et al.* 2009).

En lo que respecta a las vocalizaciones emitidas por juveniles (desde crías hasta sub-adultos), se tiene registro de la capacidad por parte de los cocodrilos para vocalizar desde antes, después e inmediatamente tras la eclosión (Burghardt, 1977; Herzog y Burghardt, 1977; Vergne *et al.* 2009). Vergne *et al.* (2009) denominan a tales sonidos como llamadas de incubación, las cuales son vocalizaciones complejas constituidas por varios armónicos. Estas proporcionan pautas comportamentales tanto a los hermanos en el nido (permitiendo sincronizar la eclosión) como a la madre, causando que esta última auxilie a sus crías a eclosionar (Vergne y Mathevon, 2008).

El segundo tipo de vocalización producida por los juveniles se conoce como llamadas de contacto y permite a las crías mantener cohesión (Mathevon *et al.*, 2013), al moverse en grupos o mientras se alimentan, así como posiblemente fungir como un tipo de alerta; presentan una estructura general y duración muy similar a las llamadas post-incubación (Vergne *et al.*, 2009).

Las llamadas de angustia representan el tercer tipo de sonido que producen los juveniles, e inducen en las hembras una respuesta de cuidado parental (Vergne *et al.*, 2012; Mathevon *et al.*, 2013). Son emitidas por crías que son apresadas o han percibido la presencia de un potencial depredador, presentando un mayor costo energético y amplitud durante su emisión (Vergne *et al.*, 2009).

Adicionalmente, Britton (2001), también define las llamadas de molestia o enojo, las cuales son vocalizaciones agudas con un volumen alto, producidas cuando los cocodrilos juveniles son apresados. Presentan una frecuencia de banda más grande y una frecuencia dominante mayor, comparada a las llamadas de angustia, acompañada de intentos de mordida por parte del juvenil.

Finalmente, se tienen a las llamadas de amenaza o perturbación, las cuales son emitidas cuando los juveniles se sienten amenazados (Vergne *et al.*, 2012). Las crías producen siseos o gruñidos ante posibles depredadores, junto con otros comportamientos agresivos (*e.g.* inflado del cuerpo, intentos de ataque; Britton, 2001). Estas presentan un volumen alto, sin una estructura armónica claramente definida, con una intensidad y repetición altamente variables (Vergne *et al.*, 2009).

Aunque en general los cocodrilidos reducen en forma significativa la producción de vocalizaciones cuando llegan a la etapa adulta (Vergne *et al.*, 2009), aún presentan un repertorio significativo de llamadas que emplean al ser expuestos a ciertos estímulos. En primera instancia, se tiene a los rugidos y a los bramidos, producidos por cocodrilos y aligatores, respectivamente (Dinets, 2011). Los rugidos y bramidos pueden ser emitidos tanto por machos como hembras, y ocurren en diversos contextos, como lo son la atracción de conoespecíficos y parejas potenciales, cortejo, defensa territorial y protección de la progenie, generados cuando el animal se encuentra en el agua (Vergne *et al.*, 2009; Reber *et al.*, 2015). Tanto rugidos como bramidos son vocalizaciones complejas, presentando varios armónicos, con una concentración de energía en el sonido que va desde los 0.02 hasta los 0.25 Kilohertz (kHz) (Vergne *et al.*, 2009).

De acuerdo con Garrick *et al.* (1978) y Vergne *et al.* (2009), los gruñidos profundos son otro tipo de llamada en adultos, y son empleados por las hembras para captar la atención de los juveniles y atraerlos hacia el agua; estos responden con vocalizaciones propias para posteriormente seguir a la madre. Los gruñidos profundos son sonidos de baja frecuencia con una estructura armónica compleja.

Vergne *et al.* (2009) mencionan que los cocodrilos adultos pueden emitir un siseo, el cual se encuentra distribuido en todo el orden Crocodylia, y es empleado por la hembra como respuesta antidepredatoria y territorial al encontrarse su nido amenazado, así como durante enfrentamientos territoriales entre machos. Se caracteriza por presentar una frecuencia fundamental menor a 1 kHz, una estructura armónica pobremente definida y una duración de pocos segundos, siendo empleada como una señal de corta distancia.

Se tiene evidencia de la producción de otras vocalizaciones por parte de individuos adultos en algunas especies de cocodrilos. Llamadas parecidas a una “tos” son emitidas por ambos sexos antes de que se efectúe la copula en el Aligador Americano (*Alligator mississippiensis*; Garrick y Lang, 1977). Sonidos parecidos a un mugido son emitidos por el Aligador Chino (*Alligator sinensis*), causando que los congéneres huyan del sitio o se sumerjan (Wang *et al.*, 2007). Garrick y Lang (1977)

también mencionan que el Aligador Americano, junto con los Cocodrilos del Nilo (*Crocodylus niloticus*) y Americano (*Crocodylus acutus*), producen frecuencias infrasónicas que se desplazan por el agua durante el cortejo. Finalmente, se tiene constancia de que tanto el gavial (*Gavialis gangeticus*), como el falso gavial (*Tomistoma schlegelii*) son capaces de producir llamadas de angustia (Bonke *et al.*, 2015).

Estudios filogenéticos realizados por Murray *et al.* (2019), señalan que la producción de un rugido durante el cortejo y atracción de potenciales parejas es el estado basal dentro del Orden Crocodylia, siendo la emisión de otros tipos de vocalizaciones (bramidos, zumbidos, gemidos o la ausencia de llamadas) un tipo de evolución independiente en otras especies. Todas las familias que componen a los miembros existentes del orden Crocodylia (Alligatoridae, Crocodylidae y Gavialidae) presentan especies que vocalizan.

Aún con todos los descubrimientos realizados, y la importancia que tienen las llamadas, existen vacíos importantes en lo que corresponde al estudio de las vocalizaciones en el orden Crocodylia, desconociéndose factores importantes como lo son la estructura acústica, su producción, su función y el procesamiento de la información sonora en el cerebro de varias especies (Vergne *et al.*, 2009).

Vocalizaciones en el Orden Rhynchocephalia

El Orden Rhynchocephalia está constituido por una sola especie genéticamente variable: *Sphenodon punctatus*, el Tuátara, la cual habita solo en las zonas aledañas a la isla de Nueva Zelanda (Pough, 2001). Aunque existen muy pocos estudios relacionados a las llamadas generadas por esta especie, se han identificado algunas características importantes de estas. Aparentemente, existen varios tipos de vocalizaciones. Wojtusiak (1973), representa uno de los primeros (si no es que el primer estudio) donde se aborda a grandes rasgos el comportamiento del Tuátara. Se describen dos tipos de sonidos en este trabajo, el primero siendo un croar fuerte y corto, emitido cuando el animal se encuentra excitado, y el segundo un gruñido o

gemido más débil, que se propone puede ser empleado en despliegues de apareamiento o durante la alimentación, aunque no existen pruebas para argumentar esto.

El primer sonido recibió un análisis bioacústico por parte de Wojtusiak y Majlert (1973), empleándose un osciloscopio para explorar la grabación, obteniéndose una banda de frecuencia que contenía solo los armónicos más altos después de 1 kHz. Se considera que estos resultados fueron erróneos, debido al método empleado, ya que la sensibilidad auditiva óptima del Tuátara se encuentra entre los 0.1 a 0.8 kHz, disminuyendo rápidamente la capacidad de escuchar debajo o arriba de estas frecuencias, por lo que los individuos serían incapaces de percibir tal croar (Gans y Wever, 1976).

En cualquier caso, parece que el croar se encuentra correlacionado con un comportamiento agonístico relacionado a la competencia por hembras; los machos de *S. punctatus* arremeten contra sus conoespecíficos con la boca abierta, produciendo el sonido previamente descrito (Capshaw *et al.*, 2021). Igualmente, tal croar agonístico es emitido cuando un macho muerde a otro, presentando una frecuencia de entre 0.2 a 0.4 kHz (Russell y Bauer, 2020).

Adicionalmente, Gans y Wever (1976), registraron la producción de una serie de vocalizaciones en tres especímenes de *S. punctatus* tras molestarlos, con los investigadores ocasionalmente tocando sus cuerpos. Los sonidos fueron grabados y analizados, alcanzando su pico máximo a los 0.3 kHz, con una frecuencia secundaria observable desde los 0.6 a los 2 kHz, seguida por un declive gradual hasta los 7 kHz, donde la llamada se pierde con el sonido externo. Las llamadas producidas, de acuerdo con la sensibilidad auditiva del Tuátara, podían ser captadas por tales organismos.

Este croar también es descrito por Capshaw *et al.* (2021) tras la captura y manipulación de individuos, emitiéndose también cuando dos individuos intentaron salir de la misma madriguera, causando que se atoraran. Tal croar ha sido identificado por Russell y Bauer (2020) como un tipo de llamada de angustia,

consistiendo en 4 a 14 pulsos articulados con una frecuencia que va desde 1 a 4 kHz, con armónicos que pueden alcanzar hasta los 8 kHz.

Finalmente, durante el cortejo, croares similares a la llamada de angustia son generados por los organismos silvestres, siendo mucho más débiles en volumen al encontrarse los individuos poco estresados (Russell y Bauer, 2020).

Estas tres vocalizaciones, la agonística, la llamada de angustia y la de cortejo, parecen ser los únicos sonidos producidos por *S. punctatus*. Sin embargo, aún se requieren muchos estudios para verificar si esto es correcto, así como definir apropiadamente el contexto comportamental en el cual se producen, y el significado biológico de tal comportamiento (Capshaw *et al.*, 2021).

Vocalizaciones en el Orden Testudines

Las tortugas presentan varios estudios en donde se confirma su capacidad para vocalizar (Frankenberg y Werner, 1992). El comportamiento preponderante por el cual las tortugas terrestres vocalizan ha sido identificado como el proceso de monta durante la cópula, y en algunas especies, representa el único momento en el cual se producen vocalizaciones (Galeotti *et al.*, 2005). En general, parece que las tortugas presentan una buena sensibilidad auditiva ante frecuencias menores a 1 kHz (Ferrara *et al.*, 2013).

Aunque originalmente se creía que las vocalizaciones en el Orden Testudines ocurrían casi exclusivamente en organismos terrestres, debido a que el gasto energético requerido para producir vocalizaciones bajo o dentro del agua sería bastante alto (Galeotti *et al.*, 2005), se ha identificado que la emisión de llamadas por parte de tortugas acuáticas es bastante común (Ferrara *et al.*, 2013). Con esto establecido, se abordarán primero las vocalizaciones realizadas por las tortugas terrestres, para después pasar a las tortugas acuáticas.

De acuerdo con Russell y Bauer (2020), el propósito comportamental en la emisión de vocalizaciones durante la cópula aún no está del todo claro, ya que su función parece ser diferente de acuerdo con la especie. Las vocalizaciones podrían ser

generadas durante la monta con el fin de inhibir el movimiento de la hembra (Tortuga Gigante de Pinta, *Chelonoidis abingdonii* y la Tortuga Radiada, *Astrochelys radiata*) o potencialmente podrían transmitir información relacionada al tamaño, salud, y a la condición fisiológica en machos, considerándose como señales honestas de su estado, relacionadas al éxito en la monta (Tortuga Marginada, *Testudo marginata* y Tortuga Mora, *Testudo graeca*).

Otros contextos en donde se ha observado la generación de llamadas en tortugas terrestres son durante combates agonísticos entre congéneres (Ferrara *et al.*, 2014), como es el caso de la Tortuga Mediterránea (*Testudo hermanni*), especie la cual cuenta con machos “alfa” más agresivos, con un mayor éxito en la monta, y produciendo igualmente más rugidos que los machos “beta”, ambos teniendo un éxito relativamente similar en lo que respecta al apareamiento; por lo tanto, se argumenta que caracteres secundarios sexuales dependientes de la condición del organismo, como las vocalizaciones, podrían ser señales menos confiables cuando se trata de determinar la calidad del macho (Russell y Bauer, 2020).

También se tiene constancia del uso de llamadas de angustia y alarma en la Tortuga del Desierto del Mojave (*Gopherus agassizii*) y la Tortuga Terrestre de Patas Rojas (*Chelonoidis carbonaria*), las cuales emitieron dos tipos de vocalizaciones: un gruñido corto, y un gemido largo (Campbell y Evans, 1967). Incluso, hay evidencia que indica que al menos *Gopherus agassizi* emite vocalizaciones durante el proceso de exploración de nuevas áreas (Ferrara *et al.*, 2014).

En lo que respecta a las tortugas acuáticas, se sabe que tanto las que habitan cuerpos de agua dulce como las marinas se comunican con diversos tipos de sonidos (Russell y Bauer, 2020). Ferrara *et al.* (2014), sostienen que tales sonidos pueden ser emitidos en diversos contextos, tanto en tierra como debajo del agua. Las tortugas marinas producen sonidos en tierra cuando son lastimadas o asesinadas, y la Tortuga Laúd (*Dermochelys coriacea*) los realiza cuando se encuentra desovando en la arena. Una tortuga de agua dulce, la Tortuga Galápagos del Bosque (*Glyptemys insculpta*) produce siseos durante encuentros agonísticos entre dos individuos bajo el agua o en tierra firme (Kaufmann, 1992).

La Tortuga Cuello de Serpiente (*Chelodina colliei*) y la Charapa Arrau (*Podocnemis expansa*) producen bajo el agua vocalizaciones cortas y a frecuencias muy bajas, casi imperceptibles para el oído humano (de 0.1 a 3.5 kHz en *Chelodina colliei*, frecuencia dominante menor a 1 kHz; Ferrara *et al.*, 2014). *Chelodina colliei* tiene un repertorio vocal empleado como despliegue de exhibición y consiste en 17 sonidos diferentes, los cuales son altamente variables, siendo estos clicks, clacks, graznidos, aullidos, chirridos, gemidos, hoos, gruñidos, estacatos, e incluso un sonido parecido a un redoble de tambor (Giles *et al.*, 2009). *Podocnemis expansa* emite vocalizaciones durante el periodo reproductor, empleando llamadas de baja frecuencia, durante procesos migratorios y al asolearse, los cuales se cree tienen como fin el formar grupos de localidades distantes para desplazarse largas distancias al unísono, mientras que llamadas de alta frecuencia son empleadas al desovar, permitiendo la sincronización de las hembras a ascender a las playas, y evitando atraer depredadores a la distancia como caimanes, ya que longitudes de onda más cortas incrementan la probabilidad de que una hembra receptora identifique el origen del sonido (Ferrara *et al.*, 2014).

Los juveniles de tortuga verde (*Chelonia mydas*), producen 10 vocalizaciones diferentes, las cuales fueron clasificadas en chillidos, pulsos, llamadas de baja amplitud y sonidos modulados por frecuencia; tales vocalizaciones parecen jugar un papel importante en la comunicación social, al presentar una frecuencia que puede ser captada por el oído de las tortugas verdes (entre los 0.05 a los 1.6 kHz bajo el agua; Charrier *et al.*, 2022). Russell y Bauer (2020), concluyen que la producción de sonidos en las tortugas acuáticas podría ser importante para formar una estructura social.

Aunque el interés en la producción de vocalizaciones ha radicado en la Familia Testudinidae, se ha informado de su emisión en otras familias dentro del Suborden Cryptodira, como lo son Trionychidae, Emydidae, Kinosternidae, Cheloniidae, Dermochelyidae y Geoemydidae, así como en el Suborden Pleurodira, en las familias Podocnemididae y Chelidae (Frankenberg y Werner, 1992; Ferrara *et al.*, 2014; Russell y Bauer, 2020).

Vocalizaciones en el Orden Squamata: Clado Gekkota

El Orden Squamata, el cual incluye a lagartijas (7,176 especies), serpientes (3,971 especies) y anfisbénidos (aproximadamente 160 especies), puede subdividirse en varios clados de acuerdo con sus características morfológicas y genéticas (Vidal y Hedges, 2005; Pyron *et al.*, 2013; Uetz *et al.*, 2022). En lo que respecta al estudio de la comunicación vocal, en el clado Gekkota, se sabe que Gekkonidae, Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae, Diplodactylidae, Carphodactylidae, y Pygopodidae presentan especies capaces de producir vocalizaciones complejas y altamente variables (Russell y Bauer, 2020). Aunque se conoce su capacidad para vocalizar desde el siglo XIX (Smith, 1849), este aspecto relacionado a su comportamiento no había sido apropiadamente abordado hasta mediados del siglo pasado (Marcellini, 1977).

Las llamadas producidas por geckos son usualmente intraespecíficas, presentando una función social (Marcellini, 1977), codificando mensajes de exhibición, agonísticos (durante combates que involucran a dos machos), de defensa del territorio y copulatorios (Greene, 1988; Capshaw *et al.*, 2021). También existe evidencia de comunicación interespecífica, en forma de llamadas de angustia, cuando los organismos son apresados (Frankenberg, 1975).

Tanto Frankenberg y Werner (1992), como Russell y Bauer (2020) establecen que las vocalizaciones intraespecíficas pueden estar conformadas por un solo sonido parecido a un clic, o ser llamadas de múltiples clics: vocalizaciones constituidas por una secuencia de clics con una distancia más o menos igual, y parecidos entre sí. En algunas especies (*Ptenopus spp.* y *Ptyodactylus spp.*), solo los machos las producen, mientras que, en otras (Gecko Común, *Hemidactylus frenatus*; Gecko de Kotschy, *Cyrtodactylus kotschy*), ambos sexos son capaces de emitirlos.

Potencialmente las llamadas también difieren en la duración, velocidad y número de clics, e incluso en la frecuencia, dependiendo de su uso y de acuerdo con la especie. Se considera que es posible que el componente temporal de los clics pueda fungir para el reconocimiento de la especie (Chen *et al.*, 2017).

Con respecto a sus características espectrotemporales, Russell y Bauer (2020) mencionan que las llamadas de exhibición producidas por geckos tienen en promedio una frecuencia de 3.18 kHz, por lo que pueden fácilmente captar las vocalizaciones de sus congéneres, al tener su oído una sensibilidad auditiva que va de los 0.1 a los 10 kHz (Werner, 1978; Russell y Bauer, 2020). La frecuencia de las llamadas de angustia, por otra parte, es significativamente mayor, saliendo del intervalo de audición de los geckos (8 a 10 kHz), probablemente conteniendo componentes ultrasónicos (Frankenberg y Werner, 1992).

De acuerdo con descubrimientos realizados por Brumm y Zollinger (2017), los geckos potencialmente presentan plasticidad vocal como la observada en aves y mamíferos, siendo capaces de ajustar los mensajes generados en respuesta a cambios en el ambiente. La gran capacidad vocal que tienen los geckos se debe a la presencia de cuerdas vocales que posibilitan la emisión de llamadas complejas (Phongkangsananan *et al.*, 2014) como las previamente descritas. La evolución de tales estructuras, que han permitido el desarrollo de la capacidad vocal, proviene de los hábitos predominantemente nocturnos que han evolucionado en los geckos, debido a que la comunicación visual es poco efectiva en la oscuridad de la noche (Gamble *et al.*, 2015; Russell y Bauer, 2020).

Aún con todos los descubrimientos que han sido explicados en esta sección, todavía existe mucho que explorar en lo que respecta a la comunicación vocal en Gekkota. Nulos o escasos estudios relacionados a las especies que se consideraban como “mudas” (al aparentemente carecer de vocalizaciones intraespecíficas, solo produciendo llamadas de angustia) habían sido realizadas hasta hace poco tiempo, descubriéndose que, si emitían vocalizaciones complejas, aunque a baja intensidad, y a distancias muy cortas (Chen *et al.*, 2017; Russell y Bauer, 2020), siendo esta la razón por la cual no habían sido detectadas previamente.

Vocalizaciones en el Orden Squamata: Clado Unidentata

A diferencia de Gekkota, las vocalizaciones en este clado no son tan conspicuas, por lo que es evidente la razón por la cual han pasado desapercibidas. Sin embargo, sería un error no considerar a las llamadas emitidas por las especies que lo conforman como un aspecto importante de su conducta. Después de todo, como se ha descrito aquí, la comunicación vocal si representa una parte importante del comportamiento en los Sauropsida no aves, por lo que dejarla a un lado sería un error que nos impediría comprender efectivamente a estos interesantes seres.

Definiendo a Unidentata, de acuerdo con Vidal y Hedges (2005), se trata de lagartijas que no son dibámidos o geckónidos, siendo el término referente a la presencia de un solo diente de huevo, encontrándose el clado compuesto por especies que son principalmente forrajeras activas e identifican a sus presas predominantemente por medio de información visual y vomeronasal.

Russell y Bauer (2020), consideran dos tipos de comunicación vocal primordiales en lagartijas, siendo estos los siseos y las vocalizaciones (o chillidos), que a su vez pueden subdividirse en llamadas intraespecíficas (realizadas durante encuentros sociales o agonísticos con conoespecíficos), o bien, en llamadas interespecíficas, como un tipo de comportamiento antidepredatorio (e.g. por medio de las llamadas de angustia).

Reyes-Olivares y Labra (2017), establecen que la diferencia entre los siseos y los chillidos radica en su estructura espectral: los siseos presentan una frecuencia uniforme, al carecer de armónicos, mientras que los chillidos están constituidos por una estructura armónica. La estructura armónica de una vocalización (y en general de muchos sonidos) se conforma por varias frecuencias o armónicos, los cuales se encuentran separados uniformemente; los armónicos son a su vez múltiplos integrales del armónico más bajo, también denominado frecuencia fundamental (Köhler *et al.*, 2017).

Adicionalmente, algunas vocalizaciones (como las llamadas de angustia) pueden presentar en su espectro armónico componentes ultrasónicos (> 20 kHz), o bien,

contar con fenómenos no lineales, debido a que las estructuras involucradas en la generación de sonidos (e.g. amplitudes de los pliegues vocales) pueden sufrir variaciones en la forma, por lo que dejan de ser linealmente proporcionales entre sí (Reyes-Olivares y Labra, 2017). Con esta información establecida, la siguiente sección se enfocará principalmente en lagartijas, dejando a un lado a las serpientes.

Esto, debido a que la mayoría de las serpientes producen siseos, constituidos por sonido blanco de banda ancha (y con un espectro de frecuencia ancho con una FD cerca de los 7.5 kHz), los cuales carecen de modulación de frecuencia, amplitud o patrón temporal, y funcionan principalmente como llamadas de advertencia (Russell y Bauer, 2020). Dicho esto, algunas especies, entre ellas la Culebra Casera (*Pituophis melanoleucus*), emite adicionalmente a los siseos, soplos que inician con una alta amplitud y frecuencia, seguidos por un periodo prolongado de amplitud baja y frecuencia constante; la Cobra Rey (*Ophiophagus hannah*), por otra parte, genera gruñidos, es decir, siseos modificados (Russell y Bauer, 2020).

Gracias a un mayor interés relacionado al estudio de la producción vocal en lagartijas, se ha podido determinar que, adicionalmente a Gekkota, otras familias con miembros que emiten sonidos bajo diferentes contextos, y en algunos casos, bajo riesgo de depredación, son: Crotaphytidae, Iguanidae, Chamaeleonidae, Scincidae, Dactyloidae, Varanidae, Lacertidae, Liolaemidae, Leiosauridae, Tropiduridae, Phrynosomatidae y Teiidae (Wever, 1966; Milton y Jenssen, 1979; Gans y Maderson, 1973; Reyes-Olivares y Labra, 2017; Laspiur *et al.*, 2007; Camargo-Fernandes y Cunha-Passos, 2021; Hodges, 2004).

Pero ¿qué estudios se han realizado que nos han permitido conocer la capacidad vocal de las lagartijas? A continuación, se abordan algunos estudios relevantes a la vocalización en las familias previamente mencionadas.

Entre los pioneros en el estudio relacionado a la producción de vocalizaciones en lagartijas se tiene a Wever (1966), quien realizó una investigación en la Lagartija Leopardo de Hocico Largo, *Gambelia wislizenii* (Familia Crotaphytidae, Suborden Iguania), la cual al sentirse amenazada o provocada, emitía ruidos vocales reminiscentes a lamentos o gemidos, especialmente al no haber alcanzado una

temperatura apropiada de termorregulación. Estudios posteriores concernientes a la relación entre la temperatura y la vocalización en esta especie fueron realizados, llegando a la conclusión que las vocalizaciones son emitidas a bajas temperaturas corporales, cuando *G. wislizenii* es incapaz de emplear su principal método de defensa: un escape rápido (Crowley y Pietruszka, 1983).

En México, existe un registro relacionado al comportamiento de la Iguana Negra, *Ctenosaura pectinata* (Familia Iguanidae, Suborden Iguania), un iguánido endémico de la zona central y suroeste de México, la cual huye o adquiere una posición de ataque cuando detecta a un potencial depredador, abriendo sus fauces y produciendo siseos (Tauber *et al.*, 1967).

Desde los años setenta, se sabía que algunas especies de camaleones (Familia Chamaeleonidae, Suborden Iguania) producen sonidos similares a ladridos durante encuentros antagónicos entre machos, así como siseos al sentirse amenazados por depredadores (Marcellini, 1978).

Milton y Jenssen (1979), mencionan que, en lo correspondiente a la familia Dactyloidae, Suborden Iguania, al menos 16 especies de *Anolis* vocalizan, siendo uno de los mejor estudiados el Anolis de Graham (*Anolis grahami*). Esta especie produce siete tipos de sonidos bajo distintos contextos conductuales: (1) chillido, empleado durante enfrentamientos antagónicos entre dos machos; (2) chillido emitido por un macho al morder a un conoespecífico; (3) gruñido producido solo por machos al ser apresados, constituido por pulsos separados y cortos; (4) gruñido asociado al anterior, con un pulso más rápido y diferentes armónicos, al incrementarse la presión durante la manipulación; (5) chirrido similar al de un pájaro, con un volumen bajo, incidental y con armónicos, producido por individuos inmóviles; (6) gemido largo, emitido cuando el organismo forcejeaba al ser apresado, y (7) gemido con armónicos, emitido principalmente por hembras al ser apresadas y al intentar morder al investigador.

En Varanidae, se ha identificado la producción de vocalizaciones en forma de siseos emitidos con la boca cerrada, siendo estos modulados por tanto las fosas nasales que funcionan como posibles resonadores, y el inflado de la estructura gular; los siseos

se producen al ser molestados, lo que indicaría algún tipo de respuesta antidepredatoria (Young *et al.*, 1998).

En la familia Scincidae, se sabe que el Escinco Cocodrilo (*Tribolonotus gracilis*), produce vocalizaciones interespecíficas, que se cree pueden tener un rol antidepredatorio (llamadas de angustia), siendo generadas por tanto hembras como machos al ser sujetadas por una persona; también, las hembras emitieron llamadas al detectar un posible peligro para sus huevos, lo que evidencia cuidado parental en esta especie (Hartdegen *et al.*, 2001). Bauer *et al.* (2004) también describen los chillidos producidos por otra especie dentro de Scincidae, el Escinco Enano Gracil de Nueva Caledonia (*Nannoscincus gracilis*), emitidos al ser éste manipulado, acompañados por intentos de escape y mordidas, aunque, aún no se sabe si tales vocalizaciones tienen una función intraespecífica o interespecífica. Ellos también mencionan otros escincos que vocalizan al sentirse amenazados, como es el caso del Mabuya de Benson (*Trachylepis bensonii*), y el Escinco Ocelado (*Chalcides ocellatus*).

Un estudio significativo en el análisis de las llamadas de angustia fue realizado por Labra *et al.* (2013), en el cual se aborda los sonidos que produce el Lagarto Llorón, *Liolaemus chiliensis* (Familia Liolaemidae, Suborden Iguania) al sentirse amenazado. En este trabajo, se clasifican las vocalizaciones de acuerdo con sus características espectrotemporales y de forma visual mediante su separación en llamadas simples o complejas, de acuerdo con la ausencia o presencia de fenómenos no lineales (indicadores de estrés en el organismo) al interior de las vocalizaciones (Labra *et al.*, 2013).

En la Familia Lacertidae, se tiene evidencia extremadamente reciente de la producción de sonido por un solo individuo de la Lagartija Carpetana (*Iberolacerta cyreni*), en forma de sonidos similares a chillidos (consistentes en 3 a 7 notas emitidas en rápida sucesión, con una duración promedio de 122 milisegundos (ms), repetidos cada 6.4 segundos en promedio y con una frecuencia fundamental de 3.0 kHz), los cuales fueron generados tras acercarse una persona y manipular al individuo, una hembra (García-Roa *et al.*, 2017).

También, Baeckens *et al.* (2019) mencionan que la Lagartija Colilarga (*Psammodromus algirus*) emite llamadas de angustia al ser manipulada. Las llamadas de angustia toman la forma de chillidos agudos, constituidos por múltiples armónicos, una modulación de frecuencia marcada y una estructura espectral compleja, características por las cuales los autores proponen que los chillidos pudieran ser potencialmente detectados por múltiples depredadores (aves de rapiña, alcaudones, comadrejas y zorros). Adicionalmente, se midió la frecuencia y amplitud de las llamadas, sugiriéndose que éstas proporcionan información honesta del tamaño y capacidad de mordida; esta información podría ser potencialmente usada para disuadir a potenciales depredadores, notificándoles acerca de la capacidad de lucha del individuo.

Como comenta Reyes-Olivares y Labra (2017), algunas especies del género *Diplolaemus* (Familia Leiosauridae), o lagartos cabezones, específicamente la Iguana de Bibron (*Diplolaemus bibronii*) y *Diplolaemus sexcintus*, parecen presentar llamadas de angustia consistentes en un sonido agudo acompañado por posturas agresivas al sentirse amenazadas por un posible depredador, aunque aún no se sabe si los sonidos producidos deben clasificarse como siseos o vocalizaciones.

Adicionalmente, los miembros del género *Pristidactylus* (Familia Leiosauridae) de Chile, son capaces de emitir un sonido parecido a un gruñido o siseo, a través de la expulsión violenta de aire, por lo que en ese país son comúnmente conocidos como Gruñidores (Garin *et al.*, 2020). Los Gruñidores producen tal gruñido con el hocico abierto, al sentirse amenazados o apresados (Reyes-Olivares y Labra, 2017), por lo que tales vocalizaciones parecen tener una función interespecífica.

Entre las especies de *Pristidactylus* que presentan investigaciones realizadas en lo correspondiente a sus llamadas, está el Matuasto (*Pristidactylus scapulatus*), el cual produce dos tipos de vocalizaciones, una corta y una larga, siendo ambas al parecer de tipo interespecífico, y empleadas en un contexto antidepredatorio, con la primera usada tras adoptar una conducta agresiva y arremeter contra un potencial depredador, mientras que la segunda es emitida cuando se aproxima el depredador, adoptando la lagartija una postura defensiva (Laspiur *et al.*, 2007).

Labra *et al.* (2007), presentan un estudio extenso del Gruñidor de El Volcán (*Pristidactylus volcanensis*), en lo relacionado a la emisión de sus vocalizaciones, clasificándolas como siseos al carecer de una estructura armónica evidente y contando con un espectro uniforme; esta lagartija emite entre 5 a 28 siseos al acercarse un posible depredador, los siseos presentan una duración de entre 340 a 640 ms, y una frecuencia fundamental de 2.4 a 3.6 kHz. Otros Gruñidores que presentan registros anecdóticos de vocalizaciones son el Gruñidor del Sur (*Pristidactylus torquatus*), y el Gruñidor de Valeria (*Pristidactylus valeriae*; Reyes-Olivares y Labra, 2017). Dentro del género *Leiosaurus*, el Matuasto de Catamarca (*Leiosaurus catamarcensis*), produce vocalizaciones en contextos muy similares a las descritas previamente por Laspiur *et al.* (2007).

Uno de los descubrimientos más recientes en lo que respecta a vocalizaciones ha sido registrado por Camargo-Fernandes y Cunha-Passos (2021), quienes encontraron la producción de un clic, corto en duración, y carente de algún tipo de modulación en su frecuencia en *Tropidurus catalanensis* (Familia Tropiduridae), al sentirse amenazado.

Aunque no es propiamente una vocalización, Hodges (2004), también describió la producción de un siseo emitido por una Lagartija Cornuda de Roca (*Phrynosoma ditmarsii*; Familia Phrynosomatidae), específicamente un macho, tras ser expuesto a un perro. El macho también se abalanzó y cargo contra el perro.

Finalmente, en lo que concierne a la familia Teiidae, Winck y Cechin (2008), identifican en el Lagarto Overo (*Salvator merianae*), la emisión de vocalizaciones por machos tras un evento de dormancia y durante el establecimiento del territorio; estas vocalizaciones tienen una frecuencia baja y solo son audibles a una distancia máxima de 10 metros del animal. También, se ha mencionado la producción de llamadas sibilantes durante interacciones sociales en el género *Dracaena*, también en Teiidae (Strussmann, 1997).

Para concluir, en Teiidae, los primeros registros que existen con respecto a la producción de vocalizaciones, y posiblemente, llamadas de angustia, provienen de dos especies de *Aspidoscelis*. Campbell (1969) indicó que frecuentemente se ha

registrado que el Huico Tigre del Noroeste (*Aspidoscelis tigris*) produce sonidos que recuerdan a chillidos cuando los individuos son manipulados, aunque no existe una descripción muy detallada de estas vocalizaciones. Adicionalmente, Bowker (1980), describió la emisión de un chillido corto y monosilábico producido por individuos del Huico Pinto del Noroeste (*Aspidoscelis gularis*) tras ser molestado, ya sea al haber sido manipulado, o sostenido por la cola.

Con base a este conocimiento correspondiente a la Familia Teiidae, se parte con el fin de expandir la información disponible en lo que respecta a las vocalizaciones producidas en *Aspidoscelis*, específicamente en la especie *Aspidoscelis costatus costatus*.

JUSTIFICACIÓN

En México, además de algunos registros anecdóticos relacionados a la producción de sonidos (específicamente siseos, que no son clasificados como vocalizaciones debido a su estructura simple; Reyes-Olivares y Labra, 2017) en Iguanidae (Tauber *et al.*, 1967), y en Phrynosomatidae (Hodges, 2004), no existen estudios que profundicen en la caracterización de vocalizaciones en una especie de escamado. Por lo tanto, los resultados del presente estudio, efectuados en *Aspidoscelis costatus costatus*, representan el primer estudio dedicado al análisis de las vocalizaciones del clado Unidentata en México. Se espera que se pueda obtener información desconocida de la especie, como la función de las vocalizaciones, el contexto bajo el cual son emitidas (social o antidepredatorio), el efecto que estas potencialmente tienen sobre congéneres y otras especies, así como las conductas asociadas a su generación. Adicionalmente, el dilucidar si existe un efecto de la temperatura en la emisión de llamadas podría permitirnos identificar factores que potencialmente modulen las características de las vocalizaciones emitidas por la especie (e.g., Wever *et al.*, 1966; Labra *et al.*, 2013). Finalmente, este trabajo podría ser importante para inspirar más investigaciones conductuales que exploren la funcionalidad de la producción del sonido en lagartijas, al desconocerse varios aspectos relevantes de las vocalizaciones en el Orden Squamata, clado Unidentata.

OBJETIVOS

General

- Caracterizar las vocalizaciones producidas por *Aspidoscelis costatus costatus* al ser estos apresados o manipulados.

Particulares

1. Mediante la medición de las variables espectrotemporales, caracterizar las vocalizaciones de *Aspidoscelis costatus costatus*.
2. Identificar si existen diferencias en la emisión de vocalizaciones con respecto a la temperatura corporal de los individuos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Se recolectaron individuos de *Aspidoscelis costatus costatus* de forma manual el 4 de Julio de 2019, en un área aislada de 2700 m² cercana a una carretera de asfalto, al interior de la zona urbana de Ixtapan de la Sal (18°50'34.5" N, 99°40'51.8"W, 1880 m.s.n.m.), en el Estado de México, México. La vegetación en el sitio de estudio incluyó una gran variedad de pastos, plantas herbáceas anuales y perennes, así como especies de árboles sudamericanos introducidos del género *Jacaranda*, y arbustos no-nativos ornamentales (Gómez-Benítez *et al.*, 2020).

Recolecta de organismos y obtención de registros de vocalizaciones

Los organismos fueron recolectados levantando rocas y apresando a los organismos que se encontraban debajo (lagartijas inactivas) o buscando individuos mientras forrajeaban o termorregulaban (lagartijas activas). Se midió la temperatura corporal inmediatamente después de su captura, con un termómetro cloacal Miller y Weber®; subsecuentemente, el punto de recolecta fue georreferenciado. Directamente después, se estimuló a las lagartijas a vocalizar mediante un protocolo modificado por Labra *et al.* (2013). Este consistió en sostener cuidadosamente al animal por el torso con una mano, mientras su hocico era acariciado gentilmente de dos a tres minutos de forma continua con el dedo índice de la otra mano. Se colocó a 10 cm del organismo un micrófono integrado a una grabadora digital (TASCAM DR-100MKIII, equipada con una cubierta protectora para filtrar el sonido externo del viento, Fig. 1). Si el organismo no vocalizó en el lapso proporcionado, se le colocó en una bolsa herpetológica para permitirle descansar, aunque se marcó la falta de la emisión de llamada. Tras la obtención del registro de las vocalizaciones, se midieron los datos biométricos de los organismos: 1) longitud hocico-cloaca (LHC) con una regla; 2) peso mediante una balanza Pesola® y 3) sexados con base en la morfología y el número de las escamas post-cloacales (Ashton, 2003). Los

organismos fueron regresados al mismo lugar donde fueron recolectados como un protocolo de conservación.



Figura 1. Procedimiento realizado para estimular la producción de vocalizaciones en los individuos capturados de *Aspidoscelis costatus costatus* en campo. En la imagen se observa la grabadora digital empleada para registrar las vocalizaciones, también la cubierta protectora para filtrar los sonidos del viento.

Caracterización de las vocalizaciones

Los archivos .WAV generados en las grabaciones (96 kHz, 16 bits) fueron analizados mediante el programa Raven Pro 1.5, empleando una transformación de Fourier rápida a corto plazo, con una longitud de ventana de Hanning de 512 puntos, y una superposición del 50%. La resolución temporal fue de 3.54 milisegundos (ms), mientras que la resolución espectral fue de 86.1 Hertz (Hz). Estas características nos permiten estandarizar a los archivos WAV obtenidos para su análisis. Para cada vocalización, se obtuvieron ocho variables espectro-temporales, definidas en el

Cuadro 1, mientras que la Fig. 2 ejemplifica aquellas mediciones tomadas en el oscilograma (Fig. 2A), espectrograma (Fig. 2B) o en la porción del espectro de poder (Fig. 2C). Para la caracterización de las llamadas, se llevó a cabo la medición de las frecuencias fundamentales y dominantes, más el número de armónicos, al inicio de la vocalización. Por inspección visual (e.g. Eckenweber y Knörschild, 2016), y de acuerdo con la clasificación hecha por Labra *et al.* (2013), se caracterizaron las vocalizaciones como simples o complejas, acorde a la ausencia o presencia de fenómenos no lineares en los espectrogramas, respectivamente. Las llamadas simples variaron en el tipo de patrones de modulación, y para clasificarlas, se determinó la frecuencia fundamental (F0) al inicio, mitad y final de cada vocalización. Usando esos tres valores, se reconocieron los siguientes patrones (véase también Labra *et al.* 2013): (1) descendente: declive progresivo del F0; (2) ascendente: incremento progresivo del F0; (3) forma de campana: hay un incremento significativo del F0 hasta la zona media de la vocalización, seguido por una caída, lo cual le da una forma de campana; (4) invariante: el F0 se mantiene constante por la duración completa de la vocalización (se consideró un patrón invariante solo cuando la medición del F0 presentó una desviación de menos del 4% en cualquiera de los tres puntos considerados), y (5) forma de u: decremento significativo del F0 hasta la zona media de la vocalización, seguido por un incremento.

Las llamadas complejas son vocalizaciones que poseen transiciones acústicas rápidas y cualitativas embebidas al interior de una sola llamada o entre llamadas- y ocurren debido a inestabilidades en las oscilaciones de la estructura vocal durante la producción del sonido, es decir, fenómenos no lineares (Fitch *et al.*, 2002; Tokuda, 2018). En este estudio, se identificaron tres tipos de estos fenómenos no lineares (Fitch *et al.*, 2002; Riede *et al.*, 2004; Labra *et al.*, 2013): (1) caos determinístico: la vocalización contiene componentes auditivos adicionales, no azarosos; (2) salto de frecuencia: la F0 en la vocalización cambia repentinamente, y (3) subarmónicos: compuestos espectrales secundarios que pueden manifestarse intercalados entre los primarios, debido a diferencias en las frecuencias vibratorias innatas de la estructura vocal. Finalmente, las vocalizaciones que exhibieron dos o más de estos fenómenos explicados aquí fueron denominados como mix.

Adicionalmente a las categorías previamente abordadas, algunas llamadas se encuentran interrumpidas por un silencio a la mitad de la vocalización, condición que ha sido denominada presencia de una ruptura.

Cuadro 1. Descripción de los parámetros acústicos medidos en las vocalizaciones emitidas por individuos de *Aspidoscelis costatus costatus*. Para algunas variables se indica en paréntesis la figura que muestra un ejemplo de cómo se midió la variable.

Variable	Descripción
Duración (s)	Tiempo(s) desde el comienzo hasta el final de una vocalización, obtenida en el oscilograma (Fig. 2B-C).
Frecuencia Fundamental (kHz)	Frecuencia del armónico más bajo de la vocalización obtenido en el espectrograma o espectro de poder (Fig. 2B-C).
Frecuencia Dominante (kHz)	Frecuencia del armónico con la mayor energía del sonido, obtenido en el espectrograma o espectro de poder (Fig. 2B-C).
Frecuencia Máxima (kHz)	La frecuencia en la cual se presenta el poder máximo al interior de la vocalización obtenida en el espectrograma.
Frecuencia Delta (kHz)	La diferencia entre los límites de frecuencia superiores e inferiores de la vocalización obtenidos considerando la información del espectrograma o espectro de poder.
Entropía Agregada (bits)	Medición del caos en un sonido, que analiza la distribución de energía dentro de la vocalización, medido en el espectrograma. Valores más altos corresponden con un mayor caos en la vocalización.
Ancho de Banda (90%, kHz)	La diferencia entre las frecuencias del 5% y el 95% grabadas en una vocalización, medidas en el espectrograma.
Número de armónicos	Número total de armónicos en una vocalización identificada en el espectrograma y/o en el espectro de poder si es necesario (Fig. 2B-C).

Pruebas estadísticas

Se usó una prueba de Mann-Whitney para determinar si la temperatura corporal difería entre lagartijas inactivas y activas; también se comparó la emisión vocal entre ambos tipos de lagartijas. Los estadísticos fueron realizados en STATGRAPHICS Centurion XVII y se determinaron los resultados como significativos si $P < 0.05$.

RESULTADOS

Obtención de las vocalizaciones y relación con la temperatura corporal

Se capturaron 25 individuos, entre los cuales se incluían 11 lagartijas inactivas y 14 activas. De estas, se obtuvo la temperatura de 8 inactivos, y de 13 activos, debido a que, en algunos casos, tras la captura inicial, no se pudo tomar la temperatura inmediatamente, por lo que se consideró que la temperatura del investigador pudo potencialmente afectar a la del individuo. Por lo tanto, se omitieron tales individuos. La temperatura corporal difirió significativamente ($U= 4.0$, $P= 0.0005$) entre organismos inactivos (mediana 27.0°C, intervalo: 25.4–30.0°C, $n= 8$) e activos (mediana 34.0°C, intervalo: 28.0–42.0°C, $n= 13$).

Solo 13 lagartijas (52%) vocalizaron, tres de las inactivas (dos hembras y un macho) y 10 de los individuos activos (seis hembras, cuatro machos). La LHC promedio de los machos que vocalizaron fue de 99.8 ± 8.5 mm, intervalo 77-115 mm; la LHC promedio de las hembras fue de 82.3 ± 1.7 mm, intervalo 77-90 mm. Desafortunadamente, no se pudieron grabar las vocalizaciones de dos lagartijas inactivas; una vocalizó tan pronto fue agarrada (y no produjo más vocalizaciones), mientras que la otra solo emitió una llamada durante la evaluación de su temperatura, antes de configurar la grabadora correctamente. Consecuentemente, se grabaron las vocalizaciones de siete hembras y cuatro machos (es decir, una lagartija inactiva y 10 activas); un mayor porcentaje de hembras no vocalizó (63%).

Caracterización de las vocalizaciones

Los valores medios de las variables espectro-temporales para las vocalizaciones de *Aspidoscelis costatus costatus* se presentan en el Cuadro 2, con cada individuo siendo representado por el promedio de sus vocalizaciones. El espectro de poder de las vocalizaciones fue obtenido de la zona media de la vocalización (Fig. 2). Esto permite determinar las frecuencias fundamentales para caracterizar el patrón de modulación de la llamada. Esta especie produce vocalizaciones tonales, cortas y con un tono relativamente bajo, con varios armónicos (Figs. 2–3); cuando las

lagartijas vocalizaron lo hicieron escasamente. Individuos de *A. costatus costatus* vocalizaron principalmente cuando fueron sujetados o agarrados, como en el caso de *Liolaemus chiliensis* (Labra *et al.*, 2013), lo cual sugiere que estos sonidos son llamadas de angustia.

En total, se obtuvieron 24 vocalizaciones durante el proceso de estimulación: una hembra vocalizó dos veces, un macho y una hembra lo hicieron tres veces, otra hembra vocalizó cuatro veces, y finalmente, una hembra vocalizó seis veces durante la grabación. Todos los demás individuos (siete) vocalizaron solo una vez durante el procedimiento experimental, aunque se denotó que algunos individuos vocalizaron al interior de los sacos herpetológicos, y cuando fueron manipulados al obtener sus datos morfométricos. De las 24 llamadas producidas, el 80% eran complejas y el resto eran simples. La única vocalización grabada de una lagartija inactiva era un mix, es decir, una llamada compleja con caos determinístico y saltos de frecuencia. Por otra parte, las vocalizaciones de las lagartijas activas eran tanto simples como complejas.

Se identificaron tres patrones de modulación de cinco para llamadas simples. Los porcentajes (basados en el número total de las vocalizaciones) y el número de cada patrón de modulación simple encontrado, son descritos a continuación: (1) descendente (Fig. 3A), 8%, dos; (2) ascendente (Fig. 3B), 4%, uno; y (3) forma de campana (Fig. 2B), 8%, dos. Con respecto a las vocalizaciones complejas, se identificaron tres patrones de modulación compleja. Los porcentajes y número de cada vocalización compleja fue: (1) caos determinístico (Fig. 3C–3D), 29%, siete; (2) mix (Fig. 3D), 38%, nueve; (3) salto de frecuencia (Fig. 3E), 13%, tres.

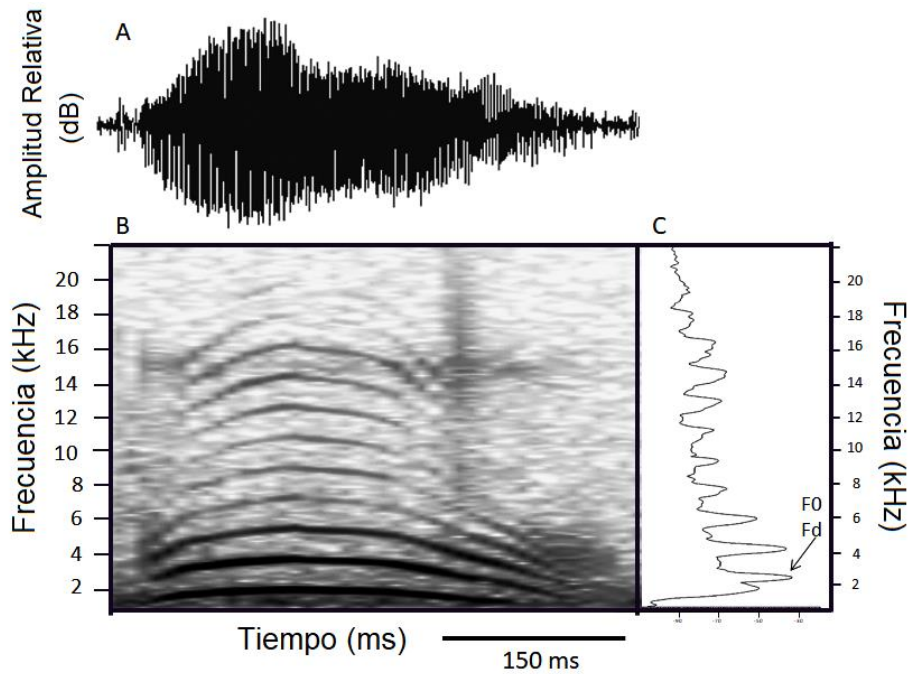


Figura 2. (A) Oscilograma, (B) espectrograma, y (C) espectro de poder de una llamada de angustia simple con un patrón de modulación en forma de campana emitida por una hembra de *Aspidoscelis costatus costatus* (longitud hocico-cloaca de 84 mm). En esta vocalización, la frecuencia fundamental (F0) y la frecuencia dominante (Fd) fueron las mismas.

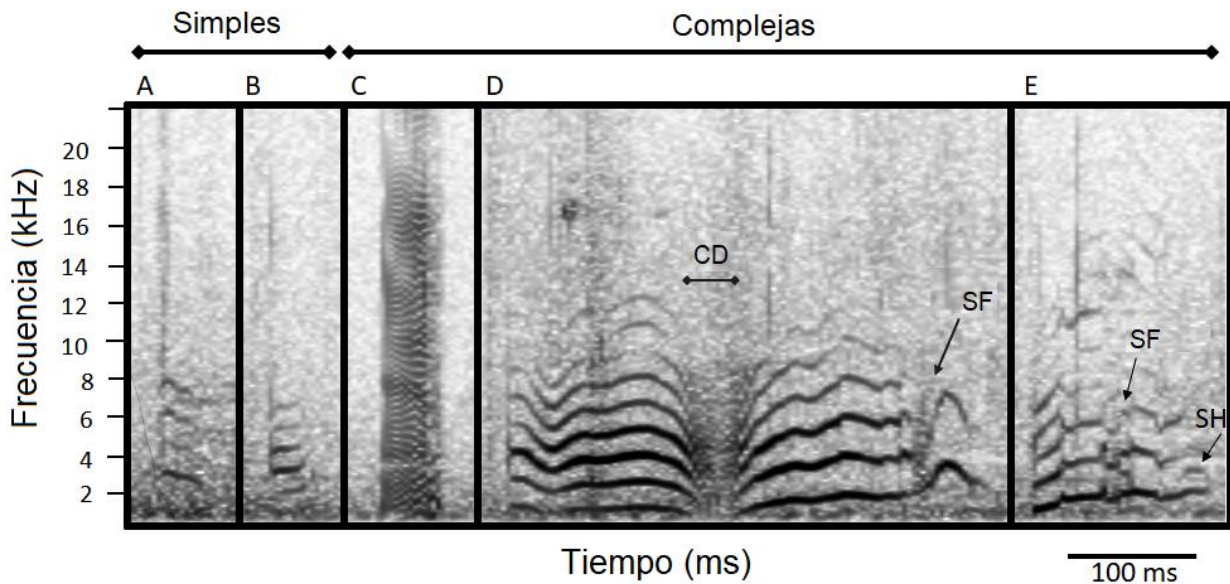


Figura 3. Espectrogramas de cinco tipos de llamadas de angustia, dos simples y tres complejas, es decir, con fenómenos no lineares, de *Aspidoscelis costatus costatus*, pertenecientes a diferentes individuos y sexos. Simples: (A) descendente y (B) ascendente. Complejas: (C) caos determinístico,

(D) un mix de caos determinístico y un salto de frecuencia, y (E) un mix de salto de frecuencia y subarmónico. Se abrevió a los siguientes fenómenos no lineares al interior de la figura: caos determinístico (CD), salto de frecuencia (SF) y subarmónico (SH).

Cuadro 2. Valores promedio de las variables espectro-temporales de las vocalizaciones de *Aspidoscelis costatus costatus*; n= tamaño de muestra (número de individuos que vocalizaron). Algunas lagartijas emitieron vocalizaciones cuyas variables no pudieron ser medidas en su totalidad (debido a la presencia de caos determinístico), por lo que existen diferencias en el tamaño de la muestra.

Variable	Promedio ± Desviación Estándar (Intervalo: mínimo – máximo)	n
Duración (s)	0.14 ± 0.03 (0.04–0.36)	11
Frecuencia Fundamental (kHz)	1.65 ± 0.12 (1.32–2.27)	9
Frecuencia Dominante (kHz)	2.76 ± 0.35 (1.38–4.31)	9
Frecuencia Máxima (kHz)	2.32 ± 0.28 (0.95–4.05)	11
Frecuencia Delta (kHz)	12.5 ± 1.51 (6.89–21.23)	11
Entropía Agregada (bits)	4.9 ± 0.25 (4.18–7.08)	11
Ancho de Banda (90%, kHz)	3.38 ± 1.1 (1.1–1.47)	11
Número de armónicos	7.6 ± 0.8 (4.0–11.0)	9

DISCUSIÓN

Descripción de las vocalizaciones de *Aspidoscelis costatus costatus*

Los patrones de sonido producidos por *Aspidoscelis costatus costatus* fueron caracterizados a partir de 24 vocalizaciones. Las vocalizaciones fueron tonales, cortas y con un tono relativamente bajo, con varios armónicos. Se determinó que éstas solo fueron emitidas al ser los organismos apresados y/o manipulados. Aunado al comportamiento antidepredatorio observado (e.g. intentos de mordida), se determinó que la especie presenta llamadas de angustia. Las llamadas de angustia funcionan como una defensa secundaria cuando los organismos son incapaces de recurrir a un escape rápido o a la cripsis. Se plantea que las llamadas de angustia podrían sorprender o asustar a posibles depredadores, lo cual permitiría el escape del individuo apresado, o bien, avisar a los conespecíficos del peligro.

Las llamadas de angustia emitidas por *Aspidoscelis costatus costatus* son complejas, exhibiendo diferentes patrones de modulación y fenómenos no lineales, una variación que posiblemente presente un valor informativo, como es el caso de las llamadas de angustia de *Liolaemus chiliensis* (Ruiz-Monachesi y Labra, 2020). Esta complejidad en la producción de las vocalizaciones sugiere la existencia de una estructura vocal especializada que modula la expulsión del aire, ya que las secciones no lineales en las llamadas son producidas en otros taxa por medio de especializaciones anatómicas en la laringe, como cuerdas vocales u otros osciladores (Fitch *et al.*, 2002; Russell y Bauer, 2020), y, por lo tanto, es poco probable que las vocalizaciones sean tan solo una respuesta involuntaria al manejo. Adicionalmente, si la manipulación fuera la causa de las vocalizaciones, todas las lagartijas hubieran emitido sonidos.

La lagartija *Aspidoscelis costatus costatus* emite vocalizaciones tonales, usualmente separadas entre sí en el lapso de 2 a 3 minutos de duración que tuvieron las grabaciones. Por lo tanto, estos sonidos no pueden ser considerados como repeticiones de pulso, como aquéllos vistos en géneros de geckos, al ser estos una serie de clicks emitidos en sucesión rápida (Gans y Maderson, 1973; Haacke, 1976). Además, las llamadas de angustia de *A. costatus costatus* no presentaron una

frecuencia igual, duración o se encontraban en intervalos claramente definidos, como en las vocalizaciones producidas por los geckos *Ptenopus maculatus* y *P. kochi* (Haacke, 1976).

Emisión de vocalizaciones y temperatura corporal

Pocos individuos inactivos vocalizaron (27.5%), comparados con la proporción de lagartijas activas que vocalizaron (71.4%). Aunque un mayor tamaño de muestra es necesario, las diferencias en la temperatura corporal entre los organismos inactivos y activos posiblemente determinaron la disimilitud en la producción de sonido. El comportamiento defensivo de varias especies de reptiles se encuentra modulado por su temperatura corporal (Huey, 1987). Crowley y Pietruzka (1983) registraron que individuos de la lagartija Leopardo de Hocico Largo (*Gambelia wislizenii*) presentan estrategias antidepredatorias distintas de acuerdo con la temperatura: bajo temperaturas corporales altas optaban por un escape rápido de depredadores, mientras que a temperaturas corporales bajas adoptaban una postura de protección, en la cual se veían involucrados movimientos defensivos, vocalizaciones y ataques. Considerando que los individuos activos de *Aspidoscelis costatus costatus* vocalizaban más, se postula que, en esta especie, una cantidad significativa de energía es necesaria para vocalizar. Es decir, las lagartijas a mayor temperatura vocalizarán más que aquéllas a menor temperatura. Marcellini (1974), por ejemplo, identificó que la proporción en las llamadas de insectos, anuros y en el Gecko Común (*Hemidactylus frenatus*) sufren un incremento significativo al elevarse la temperatura; mientras tanto, la proporción de las llamadas en el género *Ptenopus* se reduce significativamente con un descenso en la temperatura (situación similar a lo registrado en *A. costatus costatus*). Por lo tanto, las vocalizaciones pueden ser escasas o inexistentes cuando las lagartijas presentan temperaturas corporales bajas ($\leq 30^{\circ}\text{C}$), menores que la temperatura corporal de campo de *A. costatus costatus*, $\approx 38.7 \pm 0.18^{\circ}\text{C}$ (Rubio-Blanco, 2007).

Función de las vocalizaciones producidas por *Aspidoscelis costatus costatus* y evolución en la producción de vocalizaciones

La lagartija *Aspidoscelis costatus costatus* es una forrajera activa (Aguilar-Moreno *et al.*, 2010; Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012), y su principal método de defensa contra depredadores es un escape rápido (Huey y Pianka, 1981; Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012). Como explican Price (1992) y Punzo (2007), las lagartijas en el género *Aspidoscelis* son negativamente impactadas por la pérdida de la cola, al afectar adversamente este evento a la capacidad locomotriz; por lo tanto, las especies han evolucionado estrategias como una detección temprana de potenciales depredadores y/o velocidad para huir, buscando minimizar el contacto físico con depredadores. Asimismo, es probable que esta especie también haga uso de la cripsis durante el escape, considerando los cambios estacionales que se presentan en el patrón de coloración dorsal relativo a las características de los microhábitats (Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012).

Ninguna lagartija vocalizó en el momento que detectó un potencial depredador (como, por ejemplo, un humano), y las lagartijas activas optaron por un escape rápido. En lugar de ello, las vocalizaciones fueron producidas solamente tras ser capturadas y/o apresadas. Por lo tanto, si las vocalizaciones son respuestas antidepredatorias, estas no son una defensa primaria, o como ha sido determinado para otras especies, podría tratarse de una señal de advertencia del riesgo de depredación para los conoespecíficos (Hoare y Labra, 2013).

Algunos individuos (aproximadamente seis, cinco hembras y un macho) también vocalizaron al interior de las bolsas herpetológicas donde fueron mantenidos temporalmente. Este comportamiento podría ser un esfuerzo final para sorprender o engañar al “depredador”, al encontrarse restringidas en su movimiento, e incapaces de escapar de vuelta a su hábitat. Tales características se encuentran presentes en otros organismos que también producen llamadas de angustia (Magrath *et al.*, 2014; Wu *et al.*, 2019). También se observó, como comenta Zuberbühler (2009), otros tipos de respuestas antidepredatorias, como mordidas

(Fig. 1). Por lo tanto, es posible que estas llamadas también funcionen como una señal desalentadora para los depredadores.

La lagartija *Aspidoscelis costatus costatus* podría hacer uso de las llamadas de angustia como mecanismo defensivo ante potenciales depredadores como serpientes, entre ellas *Masticophis spp.* (Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012), y la Bejuquillo Café, *Oxybelis microphthalmus* (que se sabe depreda a especies dentro del género *Aspidoscelis*; Bucio-Jiménez y Flores Loyola, 2021), junto con mamíferos, como el Cacomixtle (*Bassariscus astutus*), al alimentarse la especie ocasionalmente de diferentes especies de lagartijas (Rodríguez-Estrella *et al.*, 2000; Herrera-Flores, 2018). Hoare y Labra (2013), han determinado que la Culebra de Cola Larga (*Philodryas chamissonis*) responde ante llamadas de angustia emitidas por el Lagarto Chillón (*L. chiliensis*), o más específicamente, por las vibraciones causadas por el sonido, reduciendo significativamente su movimiento, posiblemente buscando evitar la detección por depredadores secundarios como el Zorro Culpeo (*Lycalopex culpaeus*), al ser los zorros atraídos a las llamadas de angustia. Asimismo, se ha postulado por Baeckens *et al.* (2019) que las llamadas de angustia de la Lagartija Colilarga (*Psammmodromus algirus*), las cuales proporcionan información honesta del tamaño del cuerpo de la lagartija y la capacidad de mordida máxima, podían ser empleadas como disuasorios contra comadrejas (*Mustela nivalis*) y zorros (*Vulpes vulpes*). Por lo tanto, no es descabellado pensar que las llamadas de angustia de *A. costatus costatus* podrían tener un efecto similar en sus depredadores.

Adicionalmente a *Aspidoscelis costatus costatus*, la emisión de vocalizaciones por lagartijas cuando son apresadas ha sido mencionado en *Aspidoscelis tigris* (Campbell, 1969) y *Aspidoscelis gularis* (Bowker, 1980), por lo que podrían ser llamadas de angustia como las descritas en el presente trabajo. Las vocalizaciones de *A. gularis* presentaban una frecuencia fundamental de entre 2.0 a 5.7 kHz (Bowker, 1980), con una frecuencia similar a la encontrada para *A. costatus costatus*. La sensibilidad auditiva de los teíidos se encuentra en una frecuencia media (Bowker, 1980), que va de los 2.7 a 6.3 kHz en la subfamilia Teiinae (Wever

et al., 1963; Wever, 1978; Manley *et al.*, 2018), la cual incluye al género *Aspidoscelis* (Harvey *et al.*, 2012). Por lo tanto, las vocalizaciones de al menos *A. gularis* y *A. costatus costatus* podrían ser potencialmente escuchadas por conespecíficos y actuar como una señal de advertencia para éstos, como es con el caso de *L. chiliensis*, observándose una reducción significativa del movimiento por periodos de tiempo prolongados al exponerse a llamadas de angustia de conespecíficos (Hoare y Labra, 2013; Ruiz-Monachesi y Labra, 2020). Dicho esto, aún se requieren más estudios para confirmar que las vocalizaciones si presentan esta función en la especie.

Con respecto a la evolución de la producción de vocalizaciones, las tres especies de *Aspidoscelis* que se han registrado capaces de vocalizar pertenecen a dos grupos diferentes, el grupo *A. sexlineatus* (que incluye a *A. costatus costatus* y *A. gularis*; este estudio; Bokwer, 1980) y el grupo *A. tigris* (*A. tigris*; Campbell, 1969). Por el momento, la pregunta de un origen único o múltiple de las vocalizaciones en el género *Aspidoscelis* no puede resolverse. Sin embargo, la relación filogenética de estas tres especies (Reeder *et al.*, 2002; Barley *et al.*, 2019), y la ausencia de vocalizaciones en diferentes especies de *Aspidoscelis* (Hernández-Gallegos, observación personal), sugiere al menos dos orígenes en lo correspondiente a la producción de sonido vocal, en lugar de uno solo. Sin embargo, hasta que estudios apropiados puedan ser realizados, esta situación filogenética permanece solo como una hipótesis.

Ontogenia de las vocalizaciones

Datos preliminares indican que las crías de *Aspidoscelis costatus costatus* no vocalizan, ya que un estudio paralelo involucrando el desarrollo de crías no logró hacerlas vocalizar tras estimularlas, en la primera semana de eclosionadas (Hernández-Gallegos, observación personal), incluso cuando procedimientos similares a los presentados en este estudio fueron aplicados. Potencialmente, la emisión de vocalizaciones ocurre posteriormente en el proceso de ontogenia, tal vez mientras los individuos maduran en sub-adultos.

Algunos aspectos que desarrollar

Como se puede ver, debido a la novedad que representa el estudio de vocalizaciones en el clado Unidentata, siendo ignorado este campo de investigación en la Herpetología por mucho tiempo, muchas preguntas aún permanecen sin resolver. Este trabajo es un estudio que busca sentar las bases para inspirar a más investigaciones relacionadas que exploren la funcionalidad de la producción de sonido en lagartijas. Sin embargo, en futuros proyectos también se busca abordar algunos aspectos que no pudieron desarrollarse en la presente tesis. Aquí se enuncian algunos:

1. Aunque la información preliminar relacionada a la emisión de vocalizaciones respecto a la temperatura corporal sugiere que, las lagartijas activas vocalizan más frecuentemente que las inactivas, es necesario incrementar el tamaño de muestra en trabajos futuros, para evaluar que este resultado se mantenga de manera similar.
2. Igualmente, será importante en el futuro poder analizar un mayor número de vocalizaciones producidas por individuos inactivos, ya que solo se obtuvo un mix en la única grabación obtenida, con el fin de determinar si existen diferencias en los patrones de modulación respecto a los individuos activos.
3. Debido a que aún se desconoce la función precisa de las llamadas de angustia generadas, también será importante explorar la reacción de potenciales depredadores y conespecíficos al ser expuestas a estas.
4. Sería también interesante determinar si ocurren vocalizaciones en contextos sociales.
5. Para evaluar las vocalizaciones desde una perspectiva filogenética, es también necesario determinar que otras especies del género *Aspidoscelis* producen vocalizaciones (i. e., llamadas de angustia).
6. Debido a que existe dimorfismo sexual en *A. costatus costatus*, se buscará determinar si también existen diferencias en la producción de vocalizaciones con respecto al sexo.
7. Finalmente, estudios posteriores buscarán determinar si existen más patrones de modulación en *A. costatus costatus* que no fueron identificados en las vocalizaciones analizadas.

CONCLUSIONES

- Se caracterizaron los patrones de sonido producidos por *Aspidoscelis costatus costatus* mediante 24 vocalizaciones. Las vocalizaciones presentaron una complejidad significativa, siendo estas tonales, cortas y con un tono relativamente bajo, con varios armónicos. Al ser estas producidas solo cuando los organismos se encontraban apresados o eran manipulados, observándose también comportamiento antidepredatorio (e.g. intentos de mordida), se identificó que se trataban de llamadas de angustia.
- Mediciones espectrotemporales permitieron una clasificación en vocalizaciones simples o complejas, de acuerdo con la ausencia o presencia de fenómenos no lineares. Se identificaron tres patrones de modulación simple (descendente, ascendente, y forma de campana) y tres patrones de modulación complejos (caos determinístico, mix y salto de frecuencia), en las grabaciones de las 13 lagartijas que vocalizaron.
- Se identificaron diferencias en la emisión de vocalizaciones con respecto a la temperatura corporal, con un menor número de individuos inactivos vocalizando (27.5%), comparados con la cantidad de lagartijas activas que vocalizaron (71.4%).

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Moreno, M., Rodríguez-Romero, F. J., Aragón-Martínez, A., Muñoz-Manzano, J. A., Granados-González, G., y Hernández-Gallegos, O. (2010). Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83, 585–592.
- Ashton, K. G. (2003). Sexing *Cnemidophorus* lizards using a postanal scale character. *Herpetological Review*, 34, 109–111.
- Baeckens, S., Llusia, D., García-Roa, R., y Martín, J. (2019). Lizard calls convey honest information on body size and performance: a role in predator deterrence? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73, 1–11.
- Baker, M. C. (2001). Bird song research: The past 100 years. *Bird Behavior*, 14, 3–50.
- Barley, A. J., Nieto-Montes de Oca, A., Reeder, T. W., Manríquez-Morán, N. L., Arenas-Monroy, J. C., Hernández-Gallegos, O., y Thompson, R. C. (2019). Complex patterns of hybridization and introgression across evolutionary timescales in Mexican Whiptail Lizards (*Aspidoscelis*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 132, 284–295.
- Bauer, A. M., Jackman, T., Smith, S. A., Sadler, R. A., y Austin, C. C. (2004). *Nannoscincus gracilis* (New Caledonian Gracile Dwarf Skink) Vocalization. *Herpetological Review*, 35, 268–269.
- Böhme, W., Hutterer, R., y Bings, W. (1985). Die Stimme der Lacertidae, speziell der Kanareneidechsen (Reptilia: Sauria). *Bonner zoologische Beiträge*, 36, 337-354.
- Bonke, R., Whitaker, N., Rödder, D., y Böhme, W. (2015). Vocalizations in two rare crocodylian species: A comparative analysis of distress calls of *Tomistoma schlegelii* (Müller, 1838) and *Gavialis gangeticus* (Gmelin, 1789). *North-Western Journal of Zoology*, 11, 151–162.
- Bowker, R. G. (1980). Sound production in *Cnemidophorus gularis*. *Journal of Herpetology*, 14, 187–188.

- Brattstrom, B. H. (1974). The evolution of reptile social behavior. *American Zoologist*, 14, 35–49.
- Briefer, E. F. (2012). Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence. *Journal of Zoology*, 228, 1–20.
- Britton, A. R. C. (2001). Review and classification of call types of juvenile crocodylians and factors affecting distress calls. En G. C. Grigg, F. Seebacher y C. E. Franklin (Eds.). *Crocodylian Biology and Evolution* (pp. 364–377). Surrey Beatty & Sons.
- Brumm, H., y Zollinger, S. A. (2017). Vocal plasticity in a reptile. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 1–6.
- Bucio-Jiménez, L. D., y Flores-Loyola, C.M. (2021). Depredación de la lagartija *Aspidoscelis communis* (Teiidae) por la serpiente *Oxybelis microphthalmus* (Colubridae) en Michoacán, México. *Revista Latinoamericana de Herpetología*, 4, 131–132.
- Burghardt, G. M. (1977). Of iguanas and dinosaurs: social behavior and communication in neonate reptiles. *American Zoologist*, 7, 177–190.
- Camargo-Fernandes, D., y Cunha-Passos, D. (2021). The voices of an alleged mute: sound emissions in a *Tropidurus* lizard. *Behavior*, 158, 819–828.
- Campbell, H. W., y Evans, W. E. (1967). Sound production in two species of tortoises. *Herpetologica*, 23, 204–209.
- Campbell, H. W. (1969). The effects of temperature on the auditory sensitivity in lizards. *Physiological Zoology*, 42, 183–210.
- Capshaw, G., Willis, K. L., Han, D., y Bierman, H. S. (2021). Reptile sound production and perception. En C.S. Rosenfield, y F. Hoffman (Eds.), *Neuroendocrine Regulation of Animal Vocalization* (pp. 101–118). Academic Press.
- Carrington, R. (1973). Sound production in vertebrates: Summary and prospectus. *American Zoologist*, 13, 1249–1255.

- Carter, G., Schoeppler, D., Manthey, M., Knörnschild, M., y Denzinger, A. (2015). Distress calls of a Fast-Flying Bat (*Molossus molossus*) provoke inspection flights but not cooperative mobbing. *PLoS One*, *10*, 1–15. e0136146.
- Charrier, I., Jeantet, L., Maucourt, L., Régis, S., Benhalilou, A., y Chevallier, D. (2022). First evidence of underwater vocalization in green sea turtles *Chelonia mydas*. *Endangered Species Research*, *48*, 31–41.
- Chen, J., Jono, T., Cui, J., Yue, X., y Tang, Y. (2017). The acoustic properties of low intensity vocalizations match hearing sensitivity in the webbed-toed gecko, *Gekko subpalmatus*. *PLoS One*, *12*, 1–12. e0170831.
- Collias, N. E. (1952). The development of social behavior in birds. *The Auk*, *69*, 127–159.
- Crowley, S. R., y Pietruzka, R. D. (1983). Aggressiveness and vocalization in the leopard lizard (*Gambelia wislizenii*): The influence of temperature. *Animal Behavior*, *31*, 1055–1060.
- Darwin, C. (1871). Comparison of the Mental powers of man and the lower animals. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (pp. 33-69). John Murray.
- De Toledo, L. F., y Baptista-Haddad, C. F. (2009). Defensive vocalizations of neotropical anurans. *South American Journal of Herpetology*, *4*, 25–42.
- Dinets, V. (2011). Effects of aquatic habitat continuity on signal composition in crocodylians. *Animal Behaviour*, *82*, 191–201.
- Doody, J. S., Burghardt, G. M., y Dinets, V. (2013). Breaking the social-non-social dichotomy: A role for reptiles in vertebrate social behavior research? *Ethology*, *118*, 1–9.
- Eckenweber, M., y Knörnschild, M. (2016). Responsiveness to conspecific distress calls is influenced by day-roost proximity in bats (*Saccopteryx bilineata*). *Royal Society Open Science*, *3*, 1– 8.

- Ferrara, C. R., Vogt, R. C., y Sousa-Lima, R. S. (2013). Turtle vocalizations as the first evidence of posthatching parental care in Chelonians. *Journal of Comparative Psychology*, 127, 24–32.
- Ferrara, C. R., Vogt, R. C., Giles, J. C., y Juchling, G. (2014). Chelonian vocal communication. En G. Witzany (Ed.), *Biocommunication of Animals* (pp. 261-274). Springer Science and Business Media.
- Frankenberg, E. (1975). Distress calls of gekkonid lizards from Israel and Sinai. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 24, 45–53.
- Frankenberg, E., y Werner Y. (1992). Vocal communication in the reptilia – facts and questions. *Acta Zoologica Lilloana*, 41, 45–62.
- Fitch, W. T., Neubauer, J., y Herzel, H. (2002). Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour*, 63, 407–418.
- Fitch, T. (2006). Production of Vocalizations in Mammals. En Asher, R. (Ed.), *Encyclopedia of Language & Linguistics* (pp. 115–121). Elsevier.
- Galeotti, P., Sacchi, R., Fasola, M., y Ballasina, D. (2005). Do mounting vocalisations in tortoises have a communication function? A comparative analysis. *Herpetological Journal*, 15, 61–71.
- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T. R., y Bauer, A. M. (2015). Into the light: diurnality has evolved multiple times in geckos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115, 896–910.
- Gans, C., y Maderson, P. F. A. (1973). Sound producing mechanisms in recent reptiles: Review and comment. *American Zoologist*, 13, 1195–1203.
- Gans, C., y Wever, E. G. (1976). Ear and hearing in *Sphenodon punctatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 73, 4244–4246.
- García, M., y Favaro, L. (2017). Animal vocal communication: function, structures, and production mechanisms. *Current Zoology*, 63, 417–419.

- García-Roa, R., Llusia, D., López, P. y Martín, J. (2017). First evidence of sound production in the genus *Iberolacerta* Arribas, 1997 (Squamata: Sauria: Lacertidae). *Herpetozoa*, 29, 175–181.
- Garin, C. A., Lobos, G., y Hussein, Y. E. (2020). *Gruñidores de Chile*. Impresos Llantén Ltda.
- Garrick, L. D., y Lang, J. W. (1977). Social signals and behaviors of adult alligators and crocodiles. *American Zoologist*, 17, 225–239.
- Garrick, L. D., Lang, J. W., y Herzog, H. A. (1978). Social signals of adult American alligators. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 160, 153–192.
- Gerhardt, H. C. (1994). The Evolution of Vocalization in Frogs and Toads. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 293–324.
- Giles, J. C., Davis, J. A., McCauley, R. D., y Kuchling, G. (2009). Voice of the turtle: The underwater acoustic repertoire of the long-necked freshwater turtle, *Chelodina oblonga*. *Journal of the Acoustical Society of America*, 126, 434–443.
- Gómez-Benítez, A., Walker, J. M., López-Moreno, A. E., y Hernández-Gallegos, O. (2020). The influence of urbanization on morphological traits in the Balsas Basin Whiptail lizard (*Aspidoscelis costatus costatus*). *Urban Ecosystems*, 24, 327–333.
- Greenberg, N. (1978). Ethological considerations in the experimental study of lizard behavior. *Ecology and Evolutionary Biology Publications and other works* (pp. 203–226). University of Tennessee, Knoxville.
- Greene, H. W. (1988). Antipredator mechanisms in reptiles. En C. Gans, y R. B. Huey (Eds.). *Biology of the Reptilia* (pp. 1–152). Alan R. Liss Inc.
- Haacke, W. D. (1976). The call of the barking geckos (Gekkonidae: Reptilia). *Scientific Papers of the Namib Desert Research Station*, 1976, 83–93.
- Hartdegen, R. W., Russell, M. J., Young, B., y Reams, R. D. (2001). Vocalization of the crocodile skink, *Tribolonotus gracilis* (De Rooy, 1909) and evidence of parental care. *Contemporary Herpetology*, 2001, 1–6.

- Harvey, M. B., Ungueto, G. N., y Gutberlet Jr., R. L. (2012). Review of Teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa*, 3459, 1–156.
- Hernández-Gallegos, O., y Domínguez-Vega, H. (2012). Cambio estacional en la coloración dorsal de la lagartija *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae). *Revista de Biología Tropical*, 60, 405–412.
- Herrera-Flores, R.N. (2018). Análisis de la dieta del cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en Zapotitlán Salinas, Puebla. [Tesis de Licenciatura]. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Herzog, H. A., y Burghardt, G. M. (1977). Vocalization in juvenile crocodylians. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 44, 294–304
- Hoare, M., y Labra, A. (2013). Searching for the audience of the Weeping lizard's distress call. *Ethology*, 119, 860–868.
- Hodges, W. L. (2004). Defensive blood squirting in *Phrynosoma ditmarsii* and a high rate of human-induced blood squirting in *Phrynosoma asio*. *The Southwestern Naturalist*, 49, 267–270.
- Huey, R. B., y Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62, 991–999.
- Huey, R. B. (1987). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En C. Gans, y F. H. Pough (Eds.). *Biology of the Reptilia* (pp. 25–91). Academic Press.
- Kaufmann, J. H. (1992). The social behavior of Wood Turtles, *Clemmys insculpta* in Central Pennsylvania. *Herpetological Monographs*, 6, 1–25.
- Köhler, J., Jansen, M., Rodríguez, A., Kok, P. J. R., Toledo, L. F., Emmrich, M., Glaw, F., Haddad, C. F. B., Rödel, M.O., y Vences, M. (2017). The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods, and recommendations for best practice. *Zootaxa*, 4251, 1–124.

- Klump, G. M., y Shalter, M. D. (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.
- Kroodsma, D. E., y Byers, B. E. (1991). The function(s) of bird song. *American Zoologist*, 31, 318–328.
- Labra, A., Sufán-Catalán, J., Solis, R., y Penna, M. (2007). Hissing sounds by the lizard *Pristidactylus volcanensis*. *Copeia*, 2013, 1019–1023.
- Labra, A., Silva, G., Norambuena, F., Velásquez, N., y Penna, M. (2013). Acoustic features of the weeping lizard's distress call. *Copeia*, 2013, 206–212.
- Ladich, F., y Winkler, H. (2017). Acoustic communication in terrestrial and aquatic vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 220, 2306–2317.
- Lambert, H., Carder, G. y D'Cruze, N. (2019). Given the cold shoulder: a review of the scientific literature for evidence of reptile sentience. *Animals (Basel)*, 9, 821–844.
- Laspiur, A., Sanabria, E., y Acosta, J. C. (2007). Primeros datos sobre la vocalización en *Leiosaurus catamarcensis* (Koslowky, 1898) y *Prystidactylus scapulatus*. Burmeister, 1861, (Iguania, Leiosauridae) de San Juan, Argentina. *Revista Peruana de Biología*, 14, 217–220.
- Lewis, R. N., Williams, L. J., y Gilman, R. T. (2021). The uses and implications of avian vocalizations for conservation planning. *Conservation Biology*, 35, 50–63.
- Lieberman, P. (1968). Primate vocalizations and human linguistic ability. *The Journal of the Acoustic Society of America*, 44, 1574–1584.
- Magrath, R. D., Haff, T. M., Fallow, P. M., y Radford, A. N. (2014). Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biological Reviews*, 90, 560–586.
- Manley, G. A., Wartini, A., Schwabedissen, G., y Siegl, E. (2018). Spontaneous otoacoustic emissions in teiid lizards. *Hearing Research*, 363, 98–108.

- Marcellini, D. L. (1974). Acoustic behavior of the gekkonid lizard, *Hemidactylus frenatus*. *Herpetologica*, 30, 44–52.
- Marcellini, D. L. (1977). The function of a vocal display of the lizard *Hemidactylus frenatus* (Sauria: Gekkonidae). *Animal Behaviour*, 25, 414–417.
- Marcellini, D. L. (1978). The acoustic behavior of lizards. En N. Greenberg, y P. D. MacLean (Eds.), *Behavior and Neurology of Lizards: An Interdisciplinary Colloquium* (pp. 287-300). U.S. Department of Health, Education and Welfare.
- Mathevon N., Vergne, A., y Aubin, T. (2013). Acoustic communication in crocodiles: How do juvenile calls code information? *Proceedings of Meetings on Acoustics*, 19, 1–5.
- McComb, K. y Reby, D. (2014). *Communication in terrestrial mammals*. University of Sussex.
- Mertens, R. (1946). Die Warn- und Droh- Reaktionen der Reptilien. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 471, 1–108.
- Milton, T. H., y Jenssen, T. A. (1979). Description and significance of vocalizations by *Anolis grahami*. *Copeia*, 1979, 481–489.
- Murray, C. M., Crother, B. I., y Doody, J. S. (2019). The evolution of crocodylian nesting ecology and behavior. *Ecology and Evolution*, 2010, 131–149.
- Nice, M. (1943). *Studies in the life history of the Song Sparrow. II. The behavior of the Song Sparrow and other Passerines*. Dover Publications.
- Northcutt, R. G., y Heath, J. E. (1971). Performance of Caimans in a T-Maze. *Copeia*, 1971, 557–560.
- Nowicki, S., y Marler, P. (1988). How do birds sing? *Music Perception: An Interdisciplinary Journal* (pp. 391–426). University of California.
- Phongkangsananan, N., Schwarzkopf, L., y Pike D. A. (2014). Chatty females and quiet males: complex vocal communication in the Northern Dtella, *Gehyra dubia*. *Herpetological Conservation and Biology*, 9, 285–296.

- Pough, F. H. (2001). Biodiversity of Reptiles. En S. A. Levin, (Ed.), *Encyclopedia of Diversity* (pp. 145–159). Elsevier.
- Pough, F. H., Andrews, R. M., Crump, M. L., Savitzky, A. H., Wells, K. D., y Brandley, M. C. (2019). Systematics and diversity of extant reptiles. *Herpetology* (pp.41–106). Sinauer Associates, Inc.
- Price, A. H. (1992). Comparative behavior in lizards of the genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with comments on the evolution of parthenogenesis in reptiles. *Copeia*, 1992, 323–331.
- Punzo, F. (2007). Spring speed and degree of wariness in two populations of whiptail lizards (*Aspidoscelis tesselata*) (Squamata Teiidae). *Ethology Ecology & Evolution*, 19, 159–169.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., y Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 1–53.
- Reber, S. A., Nishimura, T., Janisch, J., Robertson, M., y Fitch, W. T. (2015). A Chinese alligator in heliox: formant frequencies in a crocodylian. *Journal of Experimental Biology*, 218, 2442–2447.
- Reeder, T. W., Cole, C. J., y Dessauer, H. C. (2002). Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution and review of hybrid origins. *American Museum Novitates*, 3365, 1–61.
- Reyes-Olivares, C., y Labra, A. (2017). Emisión de sonidos de lagartos nativos de Chile: El estado del arte. *Boletín Chileno de Herpetología*, 4, 1–9.
- Riede, T., Owren, M. J., y Arcadi, A. C. (2004). Nonlinear acoustics in pant hoots of common chimpanzees (*Pan troglodytes*): Frequency jumps, subharmonics, biphonation and deterministic chaos. *American Journal of Primatology*, 64, 277–291.

- Rodríguez-Estrella, R., Moreno, A. R., y Tam, K. G. (2000). Spring diet of the endemic ring-tailed cat (*Bassariscus astutus insulicola*) population on an island in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 44, 241–246.
- Rubio-Blanco, T. (2007). *Sobrevivencia, crecimiento y termorregulación de Aspidoscelis costata en Tonalico, Estado de México*. [Tesis de Licenciatura]. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México.
- Ruiz-Monachesi, M. R., y Labra, A. (2020). Complex distress calls sound frightening: the case of the weeping lizard. *Animal Behaviour*, 165, 71–77.
- Russell, A. P., y Bauer, A. M. (2020). Vocalization by extant non-avian reptiles: a synthetic overview of phonation and the vocal apparatus. *The Anatomical Record*, 304, 1478–1528.
- Seyfarth, R. M. y Cheney, D. L. (2009). Production, usage, and comprehension in animal vocalizations. *Brain & Language*, 115, 92–100.
- Smith, A. (1849). Interior of South Africa. *Illustrations of the Zoology of South Africa* (pp. 6). Stewart and Murray.
- Starnberger, I., Preininger, D., y Hödl, W. (2014). The anuran vocal sac: a tool for multimodal signaling. *Animal Behavior*, 97, 281–288.
- Strussmann, C. (1997). *Dracaena paraguayensis* (Paraguayan Caiman-Lizard) courtship. *Herpetological Review*, 28, 151.
- Tauber, E. S., Rojas-Ramírez, J., y Hernández-Peón, R. (1967). Electrophysiological and behavioral correlates of wakefulness and sleep in the lizard, *Ctenosaura pectinata*. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 24, 424–433.
- Tokuda, I. T. (2018). Non-linear dynamics in mammalian voice production. *Anthropological Science*, 126, 35–51.
- Uetz, P., Freed, P., y Hosek, J. (Eds). (2022). *How many species? The Reptile Database*. Recuperado el 17 de Septiembre de 2022 de <http://www.reptiledatabase.org>

- Van, T. L. (2011). Diurnal and nocturnal birds vocalize at night: A review. *The Condor*, 114, 245–257.
- Vergne, A. L., y Mathevon, N. (2008). Crocodile egg sounds signal hatching time. *Current Biology*, 18, 513–514.
- Vergne, A. L., Pritz, M. B., y Mathevon, N. (2009). Acoustic communication in crocodilians: from behaviour to brain. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 84, 391–411.
- Vergne, A. L., Aubin, T., Martin, S., y Mathevon, N. (2012). Acoustic communication in crocodilians: information encoding and species specificity of juvenile calls. *Animal Cognition*, 15, 1095–1109.
- Vidal, N., y Hedges, S. B. (2005). The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Evolution*, 328, 1000–1008.
- Wang, X., Wang, D., Wu, X., Wang, R., y Chaolin, W. (2007). Acoustic signals of Chinese alligators (*Alligator sinensis*): social communication. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 121, 2984–2989.
- Wever, E.G., Crowley, D. E., y Peterson, E. A. (1963). Auditory sensibility in four species of lizards. *Journal of Auditory Research*, 3, 151–157.
- Wever, E. G., Hepp-Reymond, M. C., y Vernon, J. A. (1966). Vocalization and hearing in the Leopard Lizard. *Psychology*, 55, 98–106.
- Wever, E. G. (1978). *The reptile ear: its structure and function*. Princeton University Press,
- Winck, G. R., y Cechin, S. Z. (2008). Hibernation and emergence pattern of *Tupinambis merianae* (Squamata: Teiidae) in the Taim Ecological Station, southern Brazil. *Journal of Natural History*, 42, 239–247.
- Wojtusiak, R. J. (1973). Some ethological and biological observations on the tuatara in laboratory conditions. *Tuatara*, 20, 97–109.

- Wojtusiak, R. J. y Majlert, Z. (1973). Bioacoustics of the voice of the tuatara, *Sphenodon punctatus punctatus*. *New Zealand Journal of Science*, 16, 305–313.
- Wu, X., Pang, Y., Luo, B., Wang, M., y Feng, J. (2019). Function of distress calls in least Horseshoe Bats: A field study using playback experiments. *Acta Chiropterologica*, 20, 455–464.
- Wilczynski, W. (2017). Neuroendocrine control of social behavior in frogs. En Pfaff, D. W., Joëls, M., y Gonzáles-Mariscal, G. (Eds.). *Hormones, Brain and Behavior* (pp. 101–116). Elsevier.
- Young, B. A., Abishanin, G., Bruther, M., Kinney, C., y Sgroi, J. (1998). Acoustic analysis of the defensive sounds of *Varanus salvator* with notes on sound production in other varanid species. *Hamadryad*, 23, 1–14.
- Zanatta, M. (2013). Voice as difference in Aristotelian Zoology. *Journal of Ancient Philosophy*, 7, 1–18.
- Zuberbühler, K. (2009). Survivor signals: The biology and psychology of animal alarm calling. *Advances in the Study of Animal Behavior*, 240, 277–322.