

Depredación sobre lagartijas en Chile central: importancia relativa de atributos ecológicos y morfológicos

Predation upon lizards in central Chile: relative importance
of ecological and morphological attributes

RODRIGO G. MEDEL¹, PABLO A. MARQUET², STANLEY F. FOX³
& FABIAN M. JAKSIC²

¹Departamento de Ciencias Ecológicas, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile;

²Departamento de Ecología, Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile;

³Department of Zoology, Oklahoma State University, Stillwater, Oklahoma 74078, USA.

RESUMEN

Estimamos la intensidad de depredación experimentada por cinco especies de lagartijas del género *Liolaemus*, en dos localidades de Chile central. La aplicación de un algoritmo de reorganización tipo bootstrap al índice de depredación de Schoener (1979) permitió realizar contrastes estadísticos interespecíficos así como entre localidades. Las lagartijas que habitan en la localidad de menor altitud (San Carlos) sufrieron globalmente una mayor depredación, la que adjudicamos a la presencia de *Philodryas chamissonis* y *Callopiastes palluma*, ambos depredadores ausentes en la localidad de mayor altura (El Colorado). Al examinar la abundancia relativa de las lagartijas, se observa que ellas no son consumidas según su disponibilidad en ninguno de los sitios de estudio. En San Carlos, el tamaño corporal no se correlaciona con la intensidad de la depredación. Sin embargo, la lagartija que usa el suelo con mayor frecuencia experimenta una depredación desproporcionadamente mayor en comparación a las especies más saxícolas. En El Colorado la lagartija de mayor tamaño corporal es la que experimenta una mayor depredación, independientemente de su uso del microhábitat. Estos resultados sugieren que, a diferencia de la abundancia relativa, los atributos de uso del microhábitat y tamaño corporal son importantes en determinar las intensidades de depredación que experimentan las lagartijas.

Palabras claves: Depredación, lagartijas, Chile central, microhábitat, tamaño corporal, abundancia.

ABSTRACT

We estimated the intensity of predation on five lizard species in the genus *Liolaemus* from two localities in central Chile. Treatment of Schoener's (1979) predation index with a bootstrap algorithm allowed statistical analysis of differences between species and between localities. Lizards from the low elevation locality (San Carlos) generally suffered greater predation, attributable to the presence of *Philodryas chamissonis* and *Callopiastes palluma*, both predators being absent from the high elevation locality (El Colorado). Lizards were not preyed upon in proportion to their field abundance in either locality. In San Carlos, body size was not correlated with predation intensity. However, the most terrestrial lizard suffered disproportionately higher predation in comparison to sympatric saxicolous lizards. In El Colorado, the largest lizard was the most preyed upon, independently of its microhabitat use. These results suggest that, regardless of population abundance, body size and microhabitat use are important features in determining predation intensity on lizards.

Key words: Predation, lizards central Chile, microhabitat, body size, abundance.

INTRODUCCION

La cuantificación del efecto de la depredación sobre lagartijas es un problema que desde hace tiempo ha atraído la atención de los ecólogos. Sin embargo, sólo recientemente se han utilizado métodos directos para determinar el impacto de la depredación mediante técnicas de radiotransmisión (Munger 1986). La mayor parte de los es-

tudios se han basado en evidencias correlacionales, incluyendo la cuantificación del número de predadores presentes en un área (Pianka 1970, Ballinger 1979), o la cuantificación de la frecuencia poblacional de individuos con algún daño anatómico (e.g., pérdida de la cola) adjudicable a la acción de predadores (Rand 1954, Pianka 1970, Pianka & Parker 1975, Turner *et al.* 1982).

La interpretación del significado de las frecuencias poblacionales de individuos con colas cortadas o regeneradas ha experi-

mentado un profundo cambio desde que fuera propuesta por primera vez por Haldane & Huxley (1927). Tradicionalmente se pensaba que una alta frecuencia poblacional de colas cortadas o regeneradas reflejaba una alta tasa o intensidad de depredación (e.g., Rand 1954, Pianka 1967, 1970). Sin embargo, estudios teóricos (Schoener 1979), correlacionales (Jaksic & Núñez 1979, Schoener & Schoener 1980, Jaksic & Busack 1984, Jaksic & Greene 1984) y experimentales (Medel *et al.* 1988) han demostrado que altas frecuencias poblacionales de colas cortadas o regeneradas son un reflejo de la ineficiencia de los predadores al capturar lagartijas más que de la presión de depredación soportada por ellas.

Uno de los pocos índices realistas para evaluar la intensidad de depredación sobre lagartijas es el propuesto por Schoener (1979). Este índice se ha utilizado preferentemente en contrastes demográficos de especies en distintas localidades y ante distintos conjuntos de predadores (e.g., Schoener 1979, Schoener & Schoener 1980). Sin embargo, tales comparaciones se han basado sólo en inspecciones someras de los valores arrojados por el índice sin docimar hipótesis estadística alguna. En este artículo, nosotros aplicamos un algoritmo de reorganización tipo bootstrap (Efron 1979, Jaksic & Medel 1987) para posibilitar contrastes estadísticos de la intensidad de depredación experimentada por distintas especies de lagartijas. Asimismo, exploramos de qué forma el tamaño corporal, uso del microhábitat y abundancia relativa de diferentes especies de lagartijas afectan su vulnerabilidad ante distintos conjuntos de predadores en dos localidades cercanas pero ecológicamente contrastantes de Chile central.

MATERIALES Y METODOS

Sitios de estudio y censos

San Carlos de Apoquindo (33°23'S; 70°30'W) se encuentra a 950 m.s.n.m. y a 20 km al este de Santiago. En esta localidad las lagartijas más abundantes son los

iguánidos *Liolaemus fuscus*, *Liolaemus monticola* y *Liolaemus lemniscatus*. El Colorado (33°20'S; 70°17'W) se encuentra a 2.750 m.s.n.m. y a 75 km al noreste de Santiago. Las especies más abundantes en esta localidad son: *Liolaemus leopardinus* y *Liolaemus altissimus*. Las áreas de muestreo seleccionadas en San Carlos y El Colorado fueron de 0,820 há y 0,237 há, respectivamente.

Realizamos visitas diarias a los sitios de estudio durante los meses de enero 1986-marzo 1986 y octubre 1986-enero 1987. En cada área de muestreo recolectamos todos los individuos presentes de cada especie, efectuándoles las siguientes mediciones: 1) Longitud estándar (LE), desde la punta del hocico hasta la cloaca. 2) Estado de la cola (intacta o cortada/regenerada). Al mismo tiempo, cada ejemplar capturado fue marcado dorsalmente con pintas de color indeleble y mediante sección de falanges en combinaciones únicas. Inmediatamente después de estas operaciones, devolvimos el ejemplar al mismo lugar donde fue visto por primera vez. Paralelamente, obtuvimos información sobre la utilización del microhábitat por cada especie, distinguiendo entre los microhábitat roca y suelo.

En consonancia con el listado de especies depredadoras de lagartijas presentes en Chile central (Jaksic *et al.* 1982), nosotros verificamos que en los dos sitios de estudio estaban presentes *Buteo polyosoma*, *Geranoetus melanoleucus*, *Parabuteo unicinctus* (todos Accipitridae), *Falco sparverius* (Falconidae) y *Pseudalopex culpaeus* (Canidae). Las especies representadas solamente en San Carlos fueron *Philodryas chamissonis* (Colubridae) y *Callopistes palluma* (Teiidae).

Índice y procedimiento bootstrap

La intensidad de depredación fue computada según el índice de Schoener (1979): $i = -\ln(S) / 1 - I$; en que i = intensidad de depredación, S = sobrevivencia sobre algún intervalo de tiempo estándar (en este caso, sobrevivencia de individuos marcados en enero-marzo de 1986, a la

siguiente estación de muestreo en octubre 1986-enero 1987), I = frecuencia de daños anatómicos observada en la población (en este caso, proporción de colas cortadas/regeneradas sobre el total examinado). Este índice proporciona valores entre 0 e ∞ , indicando nula e infinita intensidad de depredación, respectivamente.

Una clave dicotómica para los parámetros sobrevivencia (1 = sobrevive, 0 = no sobrevive hasta la siguiente estación de muestreo) y daños (1 = cola dañada, 0 = cola intacta) permitió confeccionar matrices de $2 \times n$ para cada especie, en que las columnas corresponden a las asignaciones dicotómicas de sobrevivencia y daño (ligadas para cada individuo) y n representa el número de individuos marcados. Se aplicó un algoritmo de reorganización bootstrap que extrae filas al azar de la matriz original y la asigna a una nueva matriz de $2 \times n$, devolviendo la fila seleccionada a su posición inicial en la matriz original. Este procedimiento fue aplicado 100 veces a cada matriz específica, obteniéndose 100 seudovalores de intensidad de depredación para cada especie. La detección de diferencias en la intensidad de depredación, tanto entre especies como entre localidades, así como diferencias entre tamaños corporales, se realizó mediante Análisis de Varianza (Modelo General Linear) y la prueba *a posteriori* de Scheffé, luego de verificar que los datos satisfacían los supuestos de la estadística paramétrica. Las diferencias en el uso del microhábitat entre las especies se evaluaron por medio de la prueba de G (Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS

Utilización del microhábitat

Las especies de San Carlos difieren globalmente en la utilización del microhábitat ($G = 113$; g.l. = 2; $P < 0,001$). Los contrastes interespecíficos indican que *L. lemniscatus* ocupa el suelo en mayor proporción que *L. fuscus* ($G = 108$; g.l. = 1; $P < 0,001$) y que *L. monticola* ($G = 108$; g.l. = 1; $P < 0,001$). De igual forma, *L. fuscus*

ocupa el suelo más frecuentemente que *L. monticola* ($G = 20$; g.l. = 1; $P < 0,001$). En El Colorado, *L. altissimus* y *L. leopardinus* son muy similares en la utilización del microhábitat ($G = 0,02$; g.l. = 1; $P > 0,5$). (Tabla 1).

Tamaño corporal y abundancia

Las especies de San Carlos difieren significativamente en el tamaño corporal (ANOVA de una vía, $F = 99,2$; g.l. = 2,215; $P < 0,001$). Las comparaciones múltiples señalan que *L. monticola* posee un tamaño corporal significativamente mayor que *L. fuscus* y que *L. lemniscatus* (Prueba de Scheffé, $P < 0,05$ en ambos casos), en tanto que estas últimas dos especies no presentan diferencias entre sí (Prueba de Scheffé). En El Colorado, *L. leopardinus* es de tamaño significativamente mayor que *L. altissimus* ($F = 89,1$; g.l. = 1,79; $P < 0,001$). (Tabla 1).

Al examinar los rangos de abundancia relativa de cada especie por localidad, computada en base a los ejemplares capturados sólo durante la primera fase de muestreo, se aprecia que en San Carlos las abundancias en orden decreciente son: *L. fuscus* > *L. lemniscatus* > *L. monticola*, en tanto que en El Colorado, *L. altissimus* es la especie numéricamente dominante (Tabla 1).

Intensidad de depredación

Globalmente, ambas localidades difieren en la intensidad de depredación sobre lagartijas. Las especies de San Carlos experimentan una mayor depredación que las especies de El Colorado (ANOVA de una vía, $F = 52,14$; g.l. = 1,498; $P < 0,001$). De igual forma, hay diferencias significativas en la intensidad de depredación sufrida por las especies de cada localidad (Tabla 2). En San Carlos, *L. lemniscatus* es la especie que experimenta la mayor depredación, difiriendo significativamente de *L. fuscus* y *L. monticola* (ANOVA de una vía, $F = 126,3$; g.l. = 2,297; $P < 0,001$) en tanto que *L. fuscus* y *L. monticola*

TABLA 1

Tamaño corporal (LE), abundancia relativa y uso del microhábitat de lagartijas en San Carlos y El Colorado. Para LE se indica media \pm 2 EE. Entre paréntesis se indica el número muestral.
Body size (LE), relative abundance, and microhabitat use of lizards in San Carlos and El Colorado. For body size, mean \pm 2 SE are indicated. Figures in parenthesis are sample sizes.

Localidad/especie	LE (mm)	Abundancia	Suelo \pm roca (%)
San Carlos			
<i>L. fuscus</i>	44,3 \pm 0,7 (133)	59,5 (144)	5,9 \pm 94,1 (291)
<i>L. lemniscatus</i>	45,1 \pm 0,9 (57)	23,6 (57)	29,8 \pm 70,2 (158)
<i>L. monticola</i>	55,5 \pm 1,6 (28)	16,9 (41)	0,3 \pm 99,7 (333)
El Colorado			
<i>L. altissimus</i>	72,7 \pm 1,3 (57)	75,7 (128)	13,9 \pm 86,1 (775)
<i>L. leopardinus</i>	84,4 \pm 2,3 (23)	24,3 (41)	14,4 \pm 85,6 (146)

TABLA 2

Estimadores paramétricos usados para determinar la intensidad de depredación en lagartijas (según el índice de Schoener 1979): S = frecuencia relativa de sobrevivencia; I = frecuencia poblacional de individuos con cola dañada; n1 = número de individuos; n2 = número de pseudovalores; Boot i = intensidad de depredación luego del tratamiento bootstrap (se indica media \pm 2 EE).
Parametric estimates used to assess predation intensity on lizards (after Schoener 1979's index): S = survivorship relative frequency; I = population relative frequency of individuals with damaged tail; n1 = number of individuals; n2 = number of pseudovalues; Boot i = predation intensity after bootstrap treatment (mean \pm 2 SE are indicated).

Localidad/especie	S	I	n1	Boot i	n2
San Carlos					
<i>L. fuscus</i>	0,32	0,53	57	2,38 \pm 0,08	100
<i>L. lemniscatus</i>	0,19	0,57	21	4,30 \pm 0,34	100
<i>L. monticola</i>	0,37	0,52	27	2,24 \pm 0,14	100
El Colorado					
<i>L. altissimus</i>	0,40	0,50	93	1,92 \pm 0,08	100
<i>L. leopardinus</i>	0,28	0,47	32	2,54 \pm 0,15	100

no mostraron diferencias significativas entre sí (Prueba de Scheffé). En El Colorado, la depredación se manifestó más intensamente en la población de *L. leopardinus* que en la de *L. altissimus* (ANOVA de una vía, $F = 56,72$; g.l. = 1,198; $P < 0,001$).

DISCUSION

Diferentes atributos de las lagartijas parecen determinar su vulnerabilidad a depredadores, dependiendo de la localidad y del conjunto de depredadores presente. La abundancia relativa de las lagartijas pareciera no ser una variable importante en de-

terminar los patrones de depredación en ninguno de los sitios. En San Carlos, la lagartija que presentó la mayor abundancia relativa (*L. fuscus*) recibió una baja presión de depredación, en tanto que *L. lemniscatus*, con una abundancia inferior a la mitad de la anterior, fue la más depredada (Tablas 1 y 2). En El Colorado, la lagartija que experimentó la mayor intensidad de depredación (*L. leopardinus*) fue mucho menos abundante que *L. altissimus* (Tablas 1 y 2). Estos resultados sugieren que en general las lagartijas no serían consumidas en proporción a su abundancia en el terreno.

La alta similitud en la frecuencia de utilización de los microhábitat suelo y roca

por las especies de El Colorado sugiere que este rasgo es de poca importancia para explicar la mayor intensidad de depredación experimentada por *L. leopardinus*. Sin embargo, en San Carlos, la lagartija de hábitos más terrícolas (*L. lemniscatus*) fue la que sufrió significativamente una mayor depredación. Esta observación sugiere que en San Carlos el uso del microhábitat suelo se encuentra asociado a una mayor probabilidad de ataque por parte de depredadores terrestres. Aunque no es posible descartar la hipótesis que las diferencias en la intensidad de depredación entre localidades se deban a diferencias en abundancia en los depredadores accipítridos, falcónidos y cánidos (comunes a ambas localidades), nosotros proponemos que es la presencia de la serpiente *Phylodrias chamissonis* y del teiido *Callopiastes palluma* en San Carlos lo que da cuenta de las diferencias entre localidades. Estudios previos han señalado que estas especies son de hábitos alimentarios preferencialmente herpetófagos (Jaksic *et al.* 1982), lo cual sugiere que el alto nivel de depredación sufrido por *L. lemniscatus* podría deberse a su alta probabilidad de contactarse con estos predadores terrestres. Jaksic & Núñez (1979) plantearon que el uso del suelo sería ventajoso para *L. lemniscatus*, ya que en este microhábitat dicha especie podría hacer mejor uso de sus tácticas de escape a depredadores. El presente estudio contradice los resultados de estos autores ya que aparentemente el uso del suelo por parte de *L. lemniscatus* lo hace más vulnerable a la depredación que otras especies simpátricas más saxícolas.

En los dos sitios de estudio se apreciaron diferencias en el tamaño corporal de las especies (Tabla 1). En San Carlos, este rasgo no pareciera ser un elemento importante para explicar las diferentes intensidades de depredación experimentadas por las lagartijas. La especie de mayor tamaño (*L. monticola*) es la que manifiesta el menor índice de depredación, en tanto que *L. lemniscatus* (la especie más depredada) es de pequeño tamaño, indistinguible de aquel de *L. fuscus*. Por el contrario, en El Colorado la especie de mayor tamaño

(*L. leopardinus*) es la especie que sufre la mayor depredación.

Los atributos ecológicos y morfológicos de las especies de lagartijas parecen adquirir distintos grados de importancia en la determinación de patrones de depredación. Los resultados de este trabajo sugieren que el tamaño corporal y el uso del microhábitat por lagartijas (no así su abundancia relativa, atributo que podría ser el resultado de la depredación descrita) son variables importantes y necesarias de considerar en el diseño de futuros experimentos manipulativos de depredación en lagartijas.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada directamente por los proyectos NSF INT-8515418 e indirectamente por FONDECYT 0821/90. R.M. agradece el financiamiento de Fundación ANDES.

LITERATURA CITADA

- BALLINGER RE (1979) Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southwestern Arizona. *Ecology* 60: 901-909.
- EFRON B (1979) Bootstrap methods: another look at the jackknife. *Annals of Statistics* 7: 1-26.
- HALDANE JBS & J HUXLEY (1927) *Animal Biology*. Oxford University Press, London.
- JAKSIC FM & SD BUSACK (1984) Apparent inadequacy of tail-loss figures as estimates of predation upon lizards. *Amphibia-Reptilia* 5: 177-179.
- JAKSIC FM & HW GREENE (1984) Empirical evidence of non-correlation between tail loss frequency and predation intensity on lizards. *Oikos* 42: 407-411.
- JAKSIC FM & RG MEDEL (1987) El acuchillamiento de datos como método de obtención de intervalos de confianza y de prueba de hipótesis para índices ecológicos. *Medio Ambiente* 8: 95-103.
- JAKSIC FM & H NUÑEZ (1979) Escaping behavior and morphological correlates in two *Liolaemus* species of central Chile (Lacertilia: Iguanidae). *Oecologia* 42: 119-122.
- JAKSIC FM, HW GREENE, K SCHWENCK & RL SEIB (1982) Predation upon reptiles in mediterranean habitats of Chile, Spain and California: a comparative analysis. *Oecologia* 53: 152-159.
- MEDEL RG, JE JIMENEZ, SF FOX & FM JAKSIC (1988) Experimental evidence that high population frequency of lizard autotomy indicate inefficient predation. *Oikos* 53: 452-457.
- MUNGER JC (1986) Rate of death due to predation for two species of horned lizard, *Phrynosoma cornutum* and *P. modestum*. *Copeia* 1986: 820-824.
- PIANKA ER (1970) Comparative autecology of the lizard American flatland deserts. *Ecology* 48: 333-351.

- PIANKA ER (1970) Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51: 703-720.
- PIANKA ER & WS PARKER (1975) Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia* 1975: 141-162.
- RAND AS (1954) Variation and predation pressure in an island and a mainland population of lizards. *Copeia* 1954: 260-262.
- SCHOENER TW (1979) Inferring the properties of predation and other injury-producing agents from injury frequencies. *Ecology* 60: 1110-1115.
- SCHOENER TW & A SCHOENER (1980) Ecological and demographic correlates of injury rates in some Bahamian *Anolis* lizards. *Copeia* 1980: 839-850.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry*. WH Freeman and Company. San Francisco, California.
- TURNER FB, PA MEDICA, RI JENNIRICH & BG MAZA (1982) Frequencies of broken tails among *Uta stansburiana* in southern Nevada and a test of the predation hypothesis. *Copeia* 1982: 835-840.