



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

“EMISIÓN DE VOCALIZACIONES DE LA LAGARTIJA *ASPIDOSCELIS
COSTATUS COSTATUS* (SQUAMATA: TEIIDAE): EFECTOS DEL SEXO Y
LA ESTACIONALIDAD”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

P R E S E N T A:
BIÓLOGO EDGAR DE LA ROSA SILVA

DIRECTOR DE TESIS: DR OSWALDO HERNÁNDEZ GALLEGOS
CO-DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARÍA ANTONIETA LABRA LILLO
TUTORA ADJUNTA: DRA. GISELA GRANADOS GONZÁLEZ

TOLUCA, ESTADO DE MÉXICO

2025

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
ÍNDICE DE CUADROS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
RESUMEN.....	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN.....	3
ANTECEDENTES	6
Factor biótico: sexo	9
Factor abiótico: estacionalidad.....	12
JUSTIFICACIÓN	15
OBJETIVOS	16
MATERIALES Y MÉTODOS	17
Área de Estudio	17
Colecta de organismos y grabación de vocalizaciones.....	17
Caracterización de las vocalizaciones	18
Pruebas estadísticas.....	20
RESULTADOS	21
DISCUSIÓN.....	35
Diferencias en las vocalizaciones de acuerdo con la estacionalidad	35
Tamaño corporal y su rol en las vocalizaciones.....	39
Diferencias en las vocalizaciones de acuerdo con el sexo	41
Análisis y descripción de las vocalizaciones	42
CONCLUSIONES.....	45
REFERENCIAS	46
ANEXOS.....	57

ÍNDICE DE CUADROS

-Cuadro 1. Descripción de las variables espectro-temporales consideradas en el presente estudio que fueron analizadas en individuos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*).

-Cuadro 2. Emisión de vocalizaciones del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*) de acuerdo con la estación y el sexo. Se detalla el número de individuos que vocalizaron en relación con el número total de individuos colectados, más su porcentaje. Se indica además el número de vocalizaciones que cada grupo emitió y el valor promedio \pm Error Estándar (EE) e intervalo de las vocalizaciones emitidas.

-Cuadro 3. Valores promedio \pm Error Estándar (EE) del tamaño corporal (LHC) y las variables espectro-temporales de las llamadas producidas por hembras y machos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*), en la estación de lluvias y sequía. En paréntesis se proporciona el intervalo, el valor mínimo y máximo observado y n = tamaño de muestra, i.e., número de especímenes que vocalizaron. El tamaño muestral es diferente para algunas lagartijas, debido a que la presencia de ciertos fenómenos no lineales (i.e. caos determinístico) no permitió hacer las mediciones pertinentes. Los resultados de los ANCOVAs y ANOVA de dos vías, sexo y la estación, de las distintas variables espectro temporales y tamaño corporal registrados también se presentan a continuación. Se describe el valor de la prueba (F), y el valor de su probabilidad (P). En rojo se encuentran las probabilidades estadísticamente significativas ($P < 0.05$).

-Cuadro 4. Resultados de los coeficientes de correlación de Pearson empleados para identificar la relación existente entre el tamaño corporal (LHC) sobre la emisión y/o las diversas variables espectro-temporales en individuos del Huico Correlón. Se presentan los valores estadísticos (r y P), colocándose en rojo las probabilidades estadísticamente significativas ($P < 0.05$).

ÍNDICE DE FIGURAS

-Figura 1. Espectrogramas representativos de cinco tipos de llamadas simples del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). A) invariante, B) descendente, C) ascendente, D) forma de Campana, y E) forma de U.

-Figura 2. Espectrogramas representativos de tres tipos de llamadas complejas del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). A) caos determinístico con un silencio, B) salto de frecuencia (SF), C) subarmónicos, y D) una mezcla de caos determinístico con salto de frecuencia. Se han abreviado los siguientes fenómenos no lineares: caos determinístico (CD), salto de frecuencia (SF), y subarmónico (SH).

-Figura 3. Porcentaje de los patrones de modulación simple (n = 179 llamadas), observados en adultos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Se consideran ambos sexos y ambas estaciones. Para más información de los distintos patrones, ver Fig. 1.

-Figura 4. Porcentaje de los patrones de modulación complejo (n = 670 llamadas), observados en adultos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Se consideran ambos sexos y ambas estaciones. Para más información de los distintos patrones, ver Fig. 2.

-Figura 5. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y la frecuencia fundamental (FF) en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

-Figura 6. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y la frecuencia dominante (FD) en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

-Figura 7. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y la frecuencia máxima en el Huico

Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

-Figura 8. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y la frecuencia delta en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

-Figura 9. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y el ancho de banda en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

Figura 10. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación positiva observada entre el tamaño corporal (LHC) y el número de vocalizaciones en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

Figura 11. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación positiva observada entre el tamaño corporal (LHC) y el número de vocalizaciones con fenómenos no lineares en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

-Figura 12. Área de estudio donde se efectuó el muestreo de individuos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*), durante la estación de lluvias (Créditos de la imagen: Doctor Oswaldo Hernández Gallegos).

-Figura 13. Área de estudio donde se efectuó el muestreo de individuos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*), durante la estación de sequía (Créditos de la imagen: Doctor Oswaldo Hernández Gallegos).

RESUMEN

El Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*) es una lagartija endémica al oeste de México, la cual emite llamadas de angustia al ser apresada o manipulada. Debido a lo reciente de este descubrimiento, aún se desconoce si las vocalizaciones en la especie son moduladas por factores bióticos y abióticos, como ha sido visto en otros taxa. Por ende, el presente trabajo buscó determinar si existe un efecto del sexo y/o la estacionalidad sobre la emisión y variables espectro-temporales de las llamadas de *A. costatus costatus*. Se colectaron 143 especímenes, y de estos vocalizaron en la estación de lluvias 38 de las 43 hembras y 26 de los 30 machos colectados, obteniéndose 276 y 272 llamadas respectivamente. En la estación de sequía, se obtuvieron 108 y 193 llamadas emitidas por 22 de 29 hembras y a 31 de los 41 machos colectados, respectivamente. Es decir, las lagartijas emitieron más vocalizaciones en la estación de lluvias. Concomitantemente, se observó un incremento en tres de las variables espectro-temporales en la estación de lluvias, en relación con la estación de sequía. Se propone que, al ser la emisión vocal energéticamente costosa, el incremento en la disponibilidad y calidad de los recursos durante la estación de lluvias permitiría a las lagartijas no tener restricciones energéticas para vocalizar. Asimismo, este efecto podría estar relacionado a un aumento en la tasa de depredación durante la estación de lluvias. El efecto de parte del sexo observado en tres de las variables, siendo más altas en machos, podría sugerir que las llamadas de angustia son usadas para alertar a los conespecíficos sobre un potencial depredador, al contener características que permiten la identificación por especie y sexo. Se concluye que las llamadas de angustia de *A. costatus costatus* pueden ser modificadas por la estacionalidad (factor abiótico) y el sexo (factor biótico).

ABSTRACT

The Balsas Basin Whiptail (*Aspidoscelis costatus costatus*) is an endemic lizard to the Mexican west, which emits distress calls when its seized or handled. Due to the recentness of this discovery, it is still unknown if the vocalizations on the species are modulated by biotic and abiotic factors, as seen in other taxa. Therefore, the present work sought to determine if there was an effect of sex and/or seasonality over the emission and spectro-temporal variables in the calls of *A. costatus costatus*. 143 specimens were collected, and from these, 38 out of 43 females vocalized during the wet season and 26 out of 30 collected males, with 276 and 272 calls being obtained, respectively. In the dry season, 108 and 193 calls were obtained by the 22 out of 29 females and 31 out of 41 males collected, respectively. In other words, the lizards emitted more vocalizations during the wet season. Concomitantly, an increase in three of the spectro-temporal variables was identified during the wet season, in relation to the dry season. It is proposed that, as vocal emission is energetically costly, the increment on the availability and quality of the resources during the wet season would allow the lizards to have no energetic restrictions to vocalize. Likewise, this effect could be linked to an increase in the predation rate during the wet season. The effect of sex observed in three of the variables, being higher on males, could suggest that distress calls are employed to alert the conspecifics of a potential predator, containing characteristics that allow identification by species and sex. It is concluded that the distress calls of *A. costatus costatus* could be modified due to seasonality (abiotic factor) and sex (biotic factor).

INTRODUCCIÓN

Los animales emplean diversas formas de comunicación. Quizá una de las más conspicuas es el uso de señales de sonido, o comunicación acústica, la cual puede ser registrada en diversos grupos de seres vivos. En invertebrados, por ejemplo, es identificable en al menos cinco órdenes de insectos (Greenfield, 2016). También, la comunicación acústica ha presentado un desarrollo notable en los vertebrados, surgiendo de forma ancestral hace aproximadamente 407 millones de años (Jorgewich-Cohen *et al.*, 2022). Por ende, no es sorprendente que la emisión de señales de sonido ha sido observada en la mayoría de los vertebrados, incluyendo a peces, anuros, aves, mamíferos, e incluso saurópsidos no avianos (de ahora en adelante, reptiles; Kasumyan, 2008; Köhler *et al.*, 2017; Lewis *et al.*, 2020; Russell y Bauer, 2021). De hecho, aunque por mucho tiempo varios aspectos del comportamiento en este último grupo, incluida la producción vocal, fueron ignorados debido a paradigmas obsoletos relacionados a los reptiles, tratándolos como animales primitivos, peligrosos, torpes, y carentes en lo que a habilidades intelectuales se refiere (Font, 2025), en la actualidad es sabido que todos los órdenes de este grupo (Crocodylia, Testudines, Rhynchocephalia, y Squamata) cuentan con especies que vocalizan (Vergne *et al.*, 2009; Ferrara *et al.*, 2013; Reyes-Olivares y Labra, 2017; Russell y Bauer, 2021; Capshaw *et al.*, 2021).

En el Orden Squamata, las lagartijas del clado Unidentata tradicionalmente han sido consideradas especies sin la capacidad de producción de sonidos, a diferencia de aquellas del clado Gekkota, notables por el uso de vocalizaciones durante interacciones sociales, y cuando están bajo amenaza de depredación (Capshaw *et al.*, 2021). Sin embargo, se ha determinado que algunos miembros del clado Unidentata producen vocalizaciones durante interacciones interespecíficas, i.e., bajo riesgo de depredación (Labra *et al.*, 2013), principalmente.

Una de las familias en las que se han reportado vocalizaciones, es Teiidae. De hecho, en el género *Aspidoscelis*, Milstead (1961), Campbell (1969), Bowker (1980) y Rivera *et al.* (2024), registraron la emisión de chillidos en el Campeche (*Aspidoscelis sackii*), Huico Tigre del Noroeste (*Aspidoscelis tigris*), Huico Pinto del Noroeste (*Aspidoscelis gularis*), y la Corredora Pinta Occidental (*Aspidoscelis scalaris*), respectivamente. Recientemente,

De La Rosa-Silva y colaboradores (2023), determinaron que el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*) también produce vocalizaciones, clasificadas como llamadas de angustia, ya que son emitidas solamente cuando un animal es apresado o capturado (Labra *et al.*, 2013; Magrath *et al.*, 2014; Hörmann *et al.*, 2020). Estas emisiones en *A. costatus costatus* son cortas, con un tono bajo, y presentan varios armónicos. Algunas vocalizaciones también cuentan con fenómenos no lineares (De La Rosa-Silva *et al.*, 2023), los cuales son fluctuaciones en las oscilaciones dadas por la estructura vocal al emitirse una vocalización, manifestándose como alteraciones acústicas cualitativas y rápidas (Fitch *et al.*, 2002; Tokuda, 2018).

A la fecha, se conoce que las vocalizaciones de *A. costatus costatus* son moduladas por factores como la ontogenia y el tamaño corporal (LHC), de acuerdo con lo encontrado por De La Rosa-Silva y colaboradores (2025). Por lo tanto, es posible que estas también sean modificadas por otros factores bióticos y abióticos, como ha sido visto en otros estudios realizados en diversos taxa. Por ejemplo, el sexo de un organismo puede influenciar tanto la producción vocal como las características espectro-temporales de las llamadas en anuros, aves, mamíferos, e incluso algunas especies de reptiles (Ballintijn y Ten-Cate, 1997; Rendon *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2017; Buck *et al.*, 2020; Lin *et al.*, 2024). Cabe destacar, sin embargo, que tales cambios usualmente se manifiestan en las vocalizaciones de animales que juegan un rol social (Miller *et al.*, 2007; McIntosh *et al.*, 2015; Cordeiro *et al.*, 2018; Warren *et al.*, 2018).

Es posible que existan diferencias sexuales en las variables espectro-temporales de las vocalizaciones emitidas por *A. costatus costatus*. La propuesta surge por el marcado dimorfismo sexual que presenta la especie, siendo los machos significativamente más grandes que las hembras (Aguilar-Moreno *et al.*, 2010). Esto podría hacer que las llamadas de los machos presenten frecuencias más bajas con respecto a las hembras, mostrando una alometría negativa relacionada al tamaño, como ha sido registrado en diversas especies animales (Bowling *et al.*, 2017).

Por otra parte, en múltiples taxa se ha identificado la ocurrencia de variaciones en las vocalizaciones debido a factores abióticos, como la estacionalidad. En algunas especies de aves, por ejemplo, se presenta un aumento en el número de vocalizaciones emitidas

durante la estación de sequía, concordando con el apareamiento (Pérez-Granados y Schuchmann, 2021). En mamíferos, se ha observado que el Hámster Ruso (*Phodopus sungorus*) en invierno hace uso de más vocalizaciones agonísticas (Rendon *et al.*, 2015). Asimismo, en anuros como la Ranita de la Hojarasca Tucumana (*Oreobates discoidalis*), la producción vocal está ligada a la estación de lluvias (Akmentins *et al.*, 2014).

El hábitat de *A. costatus costatus* presenta un clima semicálido húmedo, y está sujeto a estaciones bien definidas de lluvias y de sequía; la estación de lluvias se presenta en el periodo de junio a mediados de septiembre, permitiendo el desarrollo de una gran cobertura vegetal, la cual se reduce de forma importante durante la estación de sequía, entre octubre y mayo (Rubio-Blanco, 2007; Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012). Esta estacionalidad causa cambios en la conducta de alimentación de la especie: aunque los ortópteros son una parte integral en su dieta en ambas estaciones, los coleópteros y sus larvas se vuelven alimentos comunes en lluvias, mientras que los isópteros y las larvas de lepidópteros son más consumidos en la sequía (Muñoz-Manzano, 2010). Igualmente, se han identificado cambios en la coloración dorsal de los individuos, adquiriendo un color verdoso durante la estación de lluvias y una tonalidad parda en la estación de sequía (Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012).

En base en lo anteriormente expuesto, es posible postular que existan cambios en la emisión y características espectro-temporales de las llamadas de angustia de acuerdo con la estacionalidad en *A. costatus costatus*. Más específicamente, los cambios en las vocalizaciones podrían estar modulados por variaciones en la disponibilidad de alimento entre la estación de lluvias y la de sequía, lo cual podría determinar menor energía para la emisión de vocalizaciones, considerando que éstas implican un gasto energético significativo (Van Zele *et al.*, 2024; De La Rosa-Silva *et al.*, 2025).

ANTECEDENTES

Comunicación acústica y vocal

La comunicación acústica implica la emisión de una señal sonora por un animal, conocido como el emisor; esta señal codifica un mensaje que viaja por el ambiente, ya sea por el aire o por el agua, como ondas de sonido hasta ser recibida por otro organismo, el receptor, modificando el comportamiento de este último (Kaplan, 2014; Chen y Wiens, 2020; Erbe *et al.*, 2022). Tal receptor puede ser el destinatario objetivo (Bradbury y Vehrencamp, 2011), o bien, el mensaje puede ser interceptado por terceros que no son los individuos a los cuales iba dirigido el mensaje del emisor (Turner *et al.*, 2023). Por ejemplo, el Trepador de Pecho Rojo (*Sitta canadensis*; Familia Sittidae) responde ante las vocalizaciones del Carbonero Cabecinegro (*Poecile atricapillus*; Familia Paridae) al detectar a un depredador, siendo *S. canadensis* capaz de discernir las sutiles variaciones que estas presentan, que contienen información relacionada al tamaño del potencial depredador (Templeton y Greene, 2007).

En la comunicación acústica, las señales sonoras pueden ser producidas mediante estructuras corporales tanto no vocales como vocales (Clark, 2016). A diferencia de las primeras, un sistema vocal consiste en una estructura anatómica especializada para la emisión de sonidos mediante el tracto respiratorio, como la laringe o la siringe en mamíferos y aves, respectivamente, e involucra osciladores como lo son sacos aéreos, membranas o pliegues vocales, que potencialmente permiten modificar la producción sonora (Gans y Maderson, 1973; Fitch *et al.*, 2002; Clark, 2016; Ladich y Winkler, 2017).

Para referirse a sonidos generados por estructuras corporales no vocales, autores como Bostwick y Prum (2003) han acuñado el término “sonación”. Con el fin de identificar a una sonación, se consideran dos características: 1) la presencia de estructuras morfológicas en el cuerpo de un animal especialmente adaptadas para la producción de sonido, y 2) la emisión deliberada y modulada del sonido, o voluntariedad (Clark, 2016). Entre algunos ejemplos de sonación tenemos a los chasquidos de alas en pípridos (Pipridae), el tamborileo en diversas especies de Agachadizas (géneros *Coenocorypha* y *Gallinago*; Clark, 2016), y el cascabeleo de una serpiente de cascabel (Forsthofer *et al.*, 2021).

Habiendo explicado las sonaciones, en este trabajo nos enfocaremos en la producción de sonido más común en tetrápodos: la comunicación vocal (Ladich y Winkler 2017). Aunque la comunicación vocal es efectivamente comunicación acústica, permitiendo también la transmisión de mensajes en forma de ondas de sonido por un emisor a un receptor, esta es un tipo de comunicación en el cual sus señales sonoras son moduladas mediante mecanismos de producción orales, como fue explicado anteriormente (Kaplan, 2014; Bryant, 2021).

Dicho esto, y a diferencia del resto de tetrápodos, en reptiles, se debe hacer una distinción importante con respecto a la comunicación vocal, ya que la producción de sonidos en este grupo puede ser de dos tipos: siseos y vocalizaciones. Los siseos son sonidos emitidos durante la exhalación forzada de aire, cuyo espectro de frecuencia se mantiene inmutable, y los cuales carecen de una estructura armónica bien definida (Gans y Maderson, 1973, Labra *et al.*, 2007; Reyes-Olivares y Labra, 2017).

Por otra parte, aunque las vocalizaciones también son producidas por aire expulsado de forma oral, la diferencia con los siseos radica en que las frecuencias de las vocalizaciones pueden ser modificadas mediante un sistema vocal (Gans y Maderson, 1973; Fitch *et al.*, 2002; Ladich y Winkler, 2017). Bajo esta perspectiva, los siseos no son vocales, por lo que, aunque ambos podrían ser categorizados como comunicación oral, solo las vocalizaciones serían clasificadas como comunicación vocal.

Las vocalizaciones en animales presentan funciones diversas, debido a que pueden comunicar una gran cantidad de información relacionada al emisor, como lo es la identidad individual y grupal, edad, sexo, calidad, habilidad, estado emocional del animal, así como el contexto negativo o positivo bajo el cual son producidas (Hauser, 1996; Bradbury y Vehrencamp, 2011; Greenfield, 2013; Whitham y Miller, 2024). Éstas pueden observarse durante interacciones sociales entre miembros de una misma especie, siendo usadas como advertencia, para atraer pareja o estimular la cópula, mantener cohesión en el grupo, establecer territorios, o mediar encuentros agonísticos entre machos (Nice, 1943; Collias, 1952; Kroodsma y Byers, 1991; McComb y Revy, 2014). También las vocalizaciones pueden estar asociadas a respuestas ante depredadores. Tenemos, por ejemplo, a las llamadas de alarma, que advierten sobre la presencia de un depredador

tras ser este identificado (Brewer, 2021), o las llamadas de angustia, que son empleadas por un animal únicamente al ser apresado o capturado por un depredador, el cual le impide escapar (Labra *et al.*, 2013; Magrath *et al.*, 2014; Hörmann *et al.*, 2020).

Es relevante señalar que, aunque usualmente se asocia a las vocalizaciones emitidas bajo riesgo de depredación principalmente con interacciones interespecíficas, es decir, comunicación entre miembros de dos especies diferentes, estas también pueden ocurrir en contextos intraespecíficos, entre individuos de la misma especie. Este es el caso de la Cuija o el Gecko Pinto (*Hemidactylus frenatus*), cuyos juveniles vocalizan cuando se les acerca un adulto (Frankenberg, 1982). Lo que en un principio podría parecer una interacción comunitaria entre individuos, es probablemente una respuesta a un potencial intento de depredación, puesto que tanto crías como juveniles sufren canibalismo por parte de los adultos (Locey y Stone, 2008). Algo similar ha sido descrito en las llamadas de angustia de *L. chilensis*: al ser percibidas por conespecíficos, estos responden con inmovilidad durante un periodo significativo de tiempo (Labra *et al.*, 2016). Es relevante agregar que no solo las vocalizaciones pueden presentar esta función interespecífica, siendo que la emisión de siseos también funge como una señal antidepredatoria (Labra *et al.*, 2007).

Adicionalmente, las vocalizaciones pueden ser innatas, con su producción involucrando meramente componentes genéticos (Nieder y Mooney, 2020). Se sabe que el control vocal de este tipo de llamadas proviene de matrices neuronales que constituyen núcleos motores vocales específicos para cada especie, los cuales se ubican en el tronco encefálico, aunados al bulbo raquídeo y mesencéfalo (Tyack, 2020; Zhang *et al.*, 2023). Ya que una gran parte de las vocalizaciones son innatas, ocurre que todos los vertebrados que vocalizan presentan circuitos neurales análogos que determinan el control vocal; esto incluye a peces, anfibios, aves, mamíferos y reptiles (Jarvis, 2007; Vergne *et al.*, 2009; Feng y Bass, 2016; Kelley *et al.*, 2020).

Un número reducido de grupos presentan lo que se conoce como producción vocal aprendida, donde, a través de la adquisición de experiencia, un organismo altera sus emisiones vocales (Martins y Boeckx, 2020). Usualmente involucra a un individuo (el 'estudiante'), emulando señales de sonido emitidas por un conespecífico (el 'maestro');

este 'maestro' puede también ser un miembro de una especie diferente, o incluso ruidos artificiales generados por humanos (Nieder y Mooney, 2020). La producción vocal aprendida parece estar asociada al prosencéfalo (Jarvis, 2007; Benichov *et al.*, 2016). Se llegó a esta conclusión al descubrir que los organismos sujetos a daños en el prosencéfalo eran incapaces de emplear el canto o el habla; las vocalizaciones innatas, por otra parte, no se vieron alteradas (Nieder y Mooney, 2020).

Aunque la producción vocal aprendida puede ser encontrada en individuos maduros de varias especies, como pericos (Pepperberg, 2010), colibríes (Araya-Salas y Wright, 2013), murciélagos (Vernes y Wilkinson, 2020), cetáceos (Zamorano-Abramson *et al.*, 2023), elefantes (Stoeger y Manger, 2014), y pinnípedos (*Phocidae*, *Otariidae*, y *Odobenidae*; Reichmuth y Casey, 2014), un número reducido de especies presentan producción vocal aprendida durante estadios juveniles. En este caso, su producción vocal presenta un periodo sensible en las fases tempranas del desarrollo y crecimiento, que se manifiesta como un inicio y final gradual (Baptista y Gaunt, 1994). Esto ha sido registrado en aves cantoras (Tyack, 2016), colibríes (Johnson y Clark, 2020), y niños humanos (Doupe and Kuhl, 1999).

Tanto vocalizaciones innatas como aprendidas pueden ser modificadas por factores tanto abióticos como bióticos. Entre las variables que pueden ocasionar estas alteraciones, se encuentra la edad, salud, dotación genética, sexo y estacionalidad (Dawson *et al.*, 2001; Kaplan, 2014; Pérez-Granados y Schuchmann, 2021). A continuación, se abordarán con más detalle tanto el factor del sexo como el de la estacionalidad.

Factor biótico: sexo

Bhargava y colaboradores (2021) mencionan que el sexo es un componente biológico esencial en los animales, siendo éste generalmente dicotómico. El sexo puede afectar las características de las vocalizaciones de diferentes maneras, así como estar asociadas al dimorfismo sexual (Rendon *et al.*, 2015; Finton *et al.*, 2017; Sasaki *et al.*, 2020). Por ejemplo, en ratones, se ha visto que la producción de vocalizaciones ultrasónicas (VUS) aumenta en hembras cuando estas interactúan con otras hembras desconocidas, mientras que los machos emiten más VUS cuando están con hembras que conocen

(Sasaki *et al.*, 2020). Se sugiere que estas diferencias sexuales del comportamiento vocal parten del contexto social, el cual a su vez es definido tanto por la memoria como por la cognición social de los individuos (Sasaki *et al.*, 2020).

Las hembras del Hámster Ruso (*Phodopus sungorus*) presentan VUS que contienen más fenómenos no lineares y que son más diversos (exhibiendo fenómenos no lineares como saltos de frecuencia, por ejemplo) con respecto a los VUS de los machos, que son usualmente de tipo simple: estas diferencias en VUS funcionan como indicadores del sexo de los individuos, siendo independientes de la estacionalidad, y potencialmente están asociadas a una conducta que es manifestada de forma disímil por los sexos (Rendon *et al.*, 2015).

Además de los VUS, los ratones también producen vocalizaciones conocidas como 'ruidos de banda ancha' (Lupanova y Egorova, 2015). Finton y colaboradores (2017), mencionan que estos sonidos pueden ser percibidos por el oído humano, contando con una estructura armónica similar a la vista en vocalizaciones de otros vertebrados; igualmente, descubrieron que los 'ruidos de banda ancha' son principalmente emitidos por hembras, y presentan un número alto de fenómenos no lineares. Estos últimos potencialmente codifican información sobre la identidad de la hembra, estado motivacional y/o condición del estro, aunque los sonidos parecen también ser empleados durante la conducta de rechazo hacia machos (Finton *et al.*, 2017).

Asimismo, en cerdos (*Sus scrofa domestica*) se ha visto que la frecuencia de sus vocalizaciones permitiría la identificación del sexo, ya que ésta difiere entre machos (0.218 kHz) y hembras (0.194 kHz; Cordeiro *et al.*, 2018). Igualmente, las orcas (*Orcinus orca*) y los delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*) potencialmente hacen uso de los componentes espectrales en sus llamadas para reconocer el sexo de congéneres (Miller *et al.*, 2007; McIntosh *et al.*, 2015).

En anuros, encontramos que la producción vocal también presenta dimorfismo sexual. En general, los machos presentan llamadas que son más frecuentes y conspicuas, siendo la emisión vocal poco común para las hembras (Zhang *et al.*, 2017). No obstante, una revisión realizada por Santana y colaboradores (2025) sugiere que la producción vocal

en hembras podría ser más común de lo que se creía, habiendo sido ignoradas debido al sesgo hacia las vocalizaciones producidas por machos.

Aun así, se sabe de especies con diferencias sexuales intrínsecas en sus llamadas. Las hembras de la Rana de Torrente de Orejas Cóncavas (*Odorrana tormota*), por ejemplo, producen menos vocalizaciones con fenómenos no lineales que los machos, lo cual podría deberse a una disparidad en la estructura vocal de ambos sexos, sugiriendo también un uso para la discriminación acústica entre machos y hembras (Zhang *et al.*, 2017).

Abordando ahora a los reptiles, a la fecha es muy poco lo que se conoce, aunque para tanto tortugas como geckos, se sabe de al menos tres especies en cada grupo cuyas vocalizaciones presentan propiedades diferentes de acuerdo con el sexo (Lin *et al.*, 2024).

Comenzando con Testudines, las hembras de la Tortuga de Orejas Rojas (*Trachemys scripta elegans*), la Tortuga China de Cuello Rayado (*Mauremys sinensis*), y la Tortuga China de Caparazón Blando (*Pelodiscus sinensis*) emiten un mayor número de vocalizaciones con frecuencias altas (Zhou *et al.*, 2022; Zhou *et al.*, 2023a; Zhou *et al.*, 2023b). Adicionalmente, los machos de *T. scripta elegans* producen más llamadas de tipo pulsátil y la frecuencia máxima en hembras de *P. sinensis* es significativamente más alta con respecto a los machos. Tales características podrían permitir el reconocimiento entre sexos (Zhou *et al.*, 2022; Zhou *et al.*, 2023a; Zhou *et al.*, 2023b).

En Squamata, en lo que concierne al clado Gekkota, se tiene al Gecko Japonés de Schegel (*Gekko japonicus*), cuya producción vocal cambia de acuerdo con el sexo del receptor en interacciones intersexuales: aunque los machos vocalizan en encuentros sociales con machos y hembras, las hembras emiten llamadas principalmente para comunicarse con otras hembras; los machos también tienen una frecuencia máxima más alta que las hembras (Jono y Inui, 2012). En la Dtella Norteña (*Gehyra dubia*), se observa que las hembras producen más vocalizaciones y son más proclives a vocalizar que los machos, siendo estos últimos los únicos que emiten las vocalizaciones conocidas como 'llamadas de múltiples chillidos', que podrían funcionar para atraer a las hembras (Phongkangsananan *et al.*, 2014). Esto se encuentra apoyado por otro estudio

involucrando al Gecko Casero Tropical (*Hemidactylus mabouia*); solo los machos emplean 'llamadas de múltiples chillidos', y estas son usadas principalmente al comunicarse con hembras, que parecen reconocer a los emisores como machos (Regalado, 2003).

En lagartijas no geckos, se puede mencionar el caso del Escinco Cocodrilo (*Tribolonotus gracilis*), cuyos machos producen vocalizaciones con una mayor duración que las hembras, presentando también variaciones en sus características espectro-temporales, como una tasa de pulso más lenta en hembras (500 Hz) que en machos (750 Hz). Lo más notorio, sin embargo, es la emisión vocal de parte de las hembras al verse amenazados sus huevos, evidenciando la presencia de cuidado parental en la especie (Hartdegen *et al.*, 2001).

Finalmente, la investigación realizada por Labra y colaboradores (2013) en el Lagarto Llorón (*Liolaemus chiliensis*), reveló diferencias ligadas al sexo en la emisión vocal, alcanzando las llamadas de angustia de los machos un volumen más alto y menos fenómenos no lineares al compararlas con las vocalizaciones de las hembras.

Factor abiótico: estacionalidad

La estacionalidad es un conjunto de variables que influye en las vocalizaciones. Puede definirse como la permutación periódica durante el año de tanto temperatura como precipitación, que establece la estructura y dinámicas de un hábitat particular (Kwiecien *et al.*, 2022). La mayoría de los estudios relacionados a este factor han sido realizados en aves, ya que el incremento en el canto por parte de los machos al buscar pareja, y/o defender territorios durante ciertos periodos del año es bastante conspicuo (Ball, 1999; Dawson *et al.*, 2001).

En general, la actividad vocal de las aves se encuentra altamente influenciada por variables embebidas en la estacionalidad, como lo son temperatura, precipitación, disponibilidad de alimento (Liao *et al.*, 2018), y cambios en el fotoperiodo (Ball, 1999). Por ejemplo, estas variables causan en el Cucarachero Barranquero (*Catherpes mexicanus*), un aumento en la producción de canciones aunado a un decremento en la

tasa de llamadas; los machos también modifican sus canciones, empleando notas con frecuencias más bajas y con ruido de banda ancha, proceso que se manifiesta gradualmente al llegar la época de apareamiento, el cual parece estar asociado a una respuesta agresiva de defensa territorial (Rose, 2013).

Con respecto a la temperatura, Liao *et al.* (2018) registraron que la actividad vocal de una comunidad de aves, localizada en un bosque al sur de Taiwan, se veía impactada por esta variable: un descenso en la producción de cantos debido a un frente frío. Otros estudios similares, como el de Garson y Hunter (1979), en el Reyzeuelo (*Troglodytes troglodytes*) y el Carbonero común (*Parus major*), sugieren que el frío determina un mayor uso de energía para mantener la temperatura corporal durante la noche, y en la mañana, el ave deberá reponer estas reservas, por lo que se priorizaría la búsqueda de alimento y no la producción vocal.

También Pérez-Granados y Schuchmann (2021) determinaron que la Charata (*Ortalis canicollis*) y el Tinamú Ondulado (*Crypturellus undulatus*) presentaban una actividad vocal más alta durante la estación de sequía con respecto a la de lluvias, momento en que ambas especies se aparean. También la actividad vocal presentaba una correlación positiva con la presencia de lluvias durante la estación de sequía, lo cual se asoció a: 1) un incremento en la disponibilidad de alimento, ya que la lluvia durante la estación de sequía tiene un efecto positivo en las poblaciones de insectos, floración y fructificación (Wolda, 1978; Van Schaik *et al.*, 1993; Pérez-Granados y Schuchman, 2021), y 2) las aves vocalizarían durante días con mejores condiciones climáticas, lo que les permitiría ahorrar energía en periodos donde aumenta la actividad vocal (como la estación de sequía), ya que vocalizar es energéticamente costoso (Catchpole y Slater, 2008; Pérez-Granados y Schuchman, 2021).

En lo que respecta a mamíferos, Rendon y colaboradores (2015) identificaron diferencias significativas en la emisión de vocalizaciones en el hámster *P. sungorus*, las que se relacionaron con la estacionalidad. Se observó la producción de algunos tipos de vocalizaciones con mayor frecuencia en el invierno, debido a la agresión intraespecífica que demuestra la especie en esta estación. Este cambio en la emisión de vocalizaciones podría estar asociado al fotoperiodo, siendo las hormonas esteroideas las responsables

de influir en la modificación del comportamiento y afectando la fisiología de los organismos, al oscilar de forma estacional (Rendon *et al.*, 2015).

Además de aves y mamíferos, la estacionalidad también influencia las vocalizaciones en anuros. Por ejemplo, Akmentins y colaboradores (2014), reportan que la actividad vocal para la Ranita de la Hojarasca Tucumana (*Oreobates discoidalis*) se encuentra asociada a la estación de lluvias; niveles altos de humedad atmosférica y/o precipitación se relacionan con tanto la intensidad de la producción vocal como la emisión de las llamadas de exhibición.

JUSTIFICACIÓN

El estudio previo que identificó las vocalizaciones en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*; De La Rosa-Silva *et al.*, 2023), dejó abiertas varias interrogantes relacionadas a la producción vocal. Entre ellas, ¿qué factores intervienen en la modulación de las características presentes en las vocalizaciones de esta lagartija? Y, ¿cómo es que factores como el sexo y la estacionalidad repercuten en las llamadas de angustia de la especie?

Igualmente, el discernir si la estacionalidad y el sexo afectan las vocalizaciones en el Huico Correlón, nos permitiría aprender más de esta especie, así como aportar conocimiento sobre un grupo cuyo comportamiento vocal ha sido significativamente ignorado, siendo éste el de los escamados (Russell y Bauer, 2021). De hecho, no se encontraron estudios relacionados a la estacionalidad para reptiles, aunque si existen pocas investigaciones que abordan el cómo la llamada puede variar en función del sexo para algunas especies de la clase Reptilia (Lin *et al.*, 2024). La falta de información es un problema especialmente notorio en México, puesto que los escasos trabajos disponibles que abordan las vocalizaciones en el clado Unidentata solo se limitan a registrar este comportamiento (Tauber *et al.*, 1967; Hodges, 2004), sin profundizar en los factores moduladores.

Es relevante también comentar que, aunque *A. costatus costatus* esté clasificada como “Preocupación Menor” de acuerdo con la Lista Roja de la IUCN, ésta se encuentra protegida por leyes mexicanas e internacionales, específicamente la NOM-059-SEMARNAT-2010 que delimita a la especie como ‘Sujeta a Protección Especial (Pr)’ (SEMARNAT, 2010), y el Environmental Vulnerability Score establecido por Wilson *et al.* (2013), que le proporciona a *A. costatus* una puntuación de 11, equivalente a un riesgo moderado en su conservación. Esto se debe a que la especie está amenazada por la pérdida de su hábitat debido a la urbanización (Herrera-Flores, 2023). Ya que este trabajo fue realizado en una zona urbana, sienta las bases para estudios subsecuentes relacionados a como la expansión de las urbes impacta a las especies silvestres y su comunicación vocal.

OBJETIVOS

General

- Estudiar la producción de vocalizaciones en adultos de *Aspidoscelis costatus costatus* y su variación con respecto a factores bióticos y abióticos.

Particulares

1. Caracterizar las vocalizaciones en machos y hembras adultos de *Aspidoscelis costatus costatus* en dos estaciones (lluvias y sequía), mediante la medición de las variables espectro-temporales, así como su producción.
2. Evaluar si el factor biótico sexo y el factor abiótico estacionalidad (y su interacción), afectan la producción vocal y/o las variables espectro-temporales en *Aspidoscelis costatus costatus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El área donde se llevó a cabo el muestreo presenta una extensión de 2,700 m², y se encuentra al interior de una zona urbana en el municipio de Ixtapan de la Sal (18°50'34.5" N, 99°40'51.8"W, 1880 m s.n.m.), Estado de México, México. Tiene un clima semicálido húmedo, con una estación de lluvias que abarca de junio a mediados de septiembre, contando con una variación interanual que incluye finales de mayo e inicios de octubre (Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012).

Colecta de organismos y grabación de vocalizaciones

Los muestreos fueron realizados en junio y julio del 2022 (estación de lluvia, 4 días), noviembre del 2023 (estación de sequía, 2 días), y finalmente en abril y mayo del 2024 (estación de sequía, 7 días). Cada día de campo se buscaron lagartijas de 8 am a 2 pm. El equipo estaba compuesto de cuatro personas, y, por lo tanto, el estudio involucró 312 horas totales de trabajo. Se colectaron solo individuos adultos de *Aspidoscelis costatus costatus*. Los individuos maduran sexualmente al alcanzar una longitud hocico-cloaca mayor o igual a los 67 mm en machos, y 68 mm en las hembras (Granados-González *et al.*, 2015; López-Moreno *et al.*, 2016).

Las lagartijas fueron colectadas manualmente, y se georreferencio el punto de colecta mediante un dispositivo GPS. Antes de obtener las vocalizaciones, los individuos capturados fueron colocados sobre una superficie caliente durante 10 minutos, con el fin de que alcanzaran una temperatura corporal apropiada (promedio de 35.4 °C), evitando que las variaciones térmicas afectaran la producción de vocalizaciones (Marcellini, 1974; Huey, 1987; Ladich, 2018). Luego se estimuló a las lagartijas a vocalizar utilizando la técnica propuesta por De La Rosa-Silva y colaboradores (2023). Esta consiste en sujetar cuidadosamente al animal por el torso con una mano, limitando el contacto lo más posible para evitar la transferencia de calor por parte del investigador, mientras su hocico es tocado gentilmente por tres minutos con el dedo índice de la otra mano. Se realizaron dos pausas de 10 segundos, tras 50 segundos de estimulación continua, obteniéndose un tiempo de grabación total de 2 minutos, 40 segundos. Se colocó a 10 cm del individuo

un micrófono integrado a una grabadora digital (TASCAM DR-05). Para aislar el sonido externo, se integró una cubierta protectora al micrófono. Todas las grabaciones se realizaron al interior de un automóvil con las puertas cerradas para disminuir el ruido ambiental.

Tan pronto concluyó la obtención de las vocalizaciones, se registró la temperatura corporal del individuo mediante un termómetro cloacal Miller y Weber®. Posteriormente, se midieron los datos biométricos de los organismos 1) longitud hocico-cloaca (LHC), y 2) fueron sexados de acuerdo con la morfología y el número de las escamas post-cloacales (Ashton, 2003).

Caracterización de las vocalizaciones

Se utilizó el programa Raven Pro 1.6 para caracterizar las vocalizaciones almacenadas en los archivos .WAV (96 kHz, 16 bits). Se midieron las siguientes variables espectro-temporales al inicio de la vocalización: frecuencia fundamental (FF, kHz), frecuencia dominante (FD, kHz), y número de armónicos. El resto de las variables, duración (s), frecuencia máxima (kHz), frecuencia delta (kHz), entropía agregada (bits) y ancho de banda (90%, kHz), fueron cuantificados tomando en cuenta el total de la vocalización. Las definiciones de estas variables espectro-temporales pueden encontrarse en el Cuadro 1. Cada individuo fue a su vez caracterizado por el promedio de todas sus vocalizaciones. La clasificación inicial de las vocalizaciones fue de simples si carecían de fenómenos no lineares, o complejas si presentaban dichos fenómenos.

Cuadro 1. Descripción de las variables espectro-temporales consideradas en el presente estudio que fueron analizadas en individuos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*).

Variable	Descripción
Duración (s)	Intervalo de tiempo en el cual transcurre la vocalización
Frecuencia Fundamental (FF, kHz)	El armónico más bajo o basal de una vocalización. El resto de los armónicos son múltiplos de este

Frecuencia Dominante (FD, kHz)	El armónico que presenta la mayor energía al interior de una vocalización
Frecuencia Máxima (kHz)	El armónico el cual contiene el máximo poder dentro de una vocalización
Frecuencia Delta (kHz)	Examina la disparidad existente entre los límites superiores e inferiores en la vocalización
Entropía Agregada (bits)	Permite evaluar el desorden en un sonido, lo cual a su vez es usado para estimar como se distribuye la energía al interior de la vocalización. Valores altos indican mayor caos en la vocalización
Ancho de Banda (90%, kHz)	Examina la disparidad entre las frecuencias del 5% y 95% en una vocalización
Número de armónicos	Suma total de todos los armónicos existentes en la vocalización

Los patrones de modulación de las vocalizaciones simples fueron clasificados midiendo la frecuencia fundamental al inicio, a la mitad y al final de la llamada. Entre los patrones simples que pueden encontrarse en la producción vocal de *A. costatus costatus* (De La Rosa-Silva *et al.*, 2025) están: 1) invariante: FF es constante durante la totalidad de la vocalización, siendo la permutación de la FF en los tres puntos medidos menor al 4%; 2) descendente: la FF disminuye paulatinamente durante la vocalización; 3) ascendente: la FF aumenta paulatinamente durante la vocalización; 4) forma de campana: la FF tiene un incremento gradual hasta un punto medio, para después decrecer; y 5) forma de U: la FF presenta una disminución progresiva, para entonces aumentar, dándole esta estructura tan singular.

Finalmente, se determinó el tipo de modulación compleja basado en el tipo de fenómeno no lineal presente (De La Rosa-Silva *et al.*, 2025): 1) caos determinístico: se trata de componentes auditivos complementarios no azarosos que pueden encontrarse al interior de una llamada; 2) salto de frecuencia: se observa un súbito cambio en la FF durante la vocalización; 3) subarmónicos: son componentes espectrales secundarios, embebidos entre los armónicos principales. Algunas vocalizaciones presentan más de uno de estos

fenómenos no lineales, por lo que se les conoce como mixes (o mezclas, por su nombre en español).

Pruebas estadísticas

Se aplicó una prueba de Ajuste de Datos no Censurados para probar la normalidad de las variables consideradas. Tras confirmar que estas efectivamente presentaban una distribución normal, se utilizó un ANCOVA de dos vías para determinar si existían diferencias en la emisión y/o las variables espectro-temporales de acuerdo con el sexo y la estacionalidad, empleando al tamaño corporal (LHC) como covariable. Un ANOVA de dos vías también fue empleado para dilucidar diferencias en el tamaño corporal en relación con el sexo y la estacionalidad. Adicionalmente, se usó la prueba de Fisher para evaluar la interacción de las variables con respecto al sexo y la estacionalidad. También, se empleó un coeficiente de correlación de Pearson para dilucidar la relación del tamaño corporal con respecto a la emisión y/o variables espectro-temporales. Estos estadísticos se realizaron en STATGRAPHICS Centurion XVII. Para corroborar que *A. costatus costatus* emitió con igual proporción vocalizaciones con patrones de modulación simples o complejos, se realizó una prueba de Chi Cuadrado en Excel. Se consideraron los resultados como significativos si $P < 0.05$. Los datos se presentan como promedio \pm error estándar (EE).

RESULTADOS

Se capturaron un total de 143 especímenes de *Aspidoscelis costatus costatus*. El Cuadro 2 muestra el número de individuos que vocalizaron, separados por sexo y estación. Para sexo, el promedio total de vocalizaciones fue de 6.40 ± 0.74 para hembras y 8.16 ± 1.14 para machos.

Cuadro 2. Emisión de vocalizaciones del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*) de acuerdo con la estación y el sexo. Se detalla el número de individuos que vocalizaron en relación con el número total de individuos colectados, más su porcentaje. Se indica además el número de vocalizaciones que cada grupo emitió y el valor promedio \pm Error Estándar (EE) e intervalo de las vocalizaciones emitidas.

Estación	Sexo	Individuos que vocalizaron	No. de vocalizaciones	Promedio de vocalizaciones \pm EE (Intervalo)
Lluvias	Hembras	38/43 (88.4%)	276	7.26 ± 1.05 (1–27)
	Machos	26/30 (86.7%)	272	10.46 ± 2.08 (1–50)
	Total/Promedio			8.56 ± 1.06
Sequía	Hembras	22/29 (75.9%)	108	4.91 ± 0.84 (1–13)
	Machos	31/41 (75.6%)	193	6.23 ± 1.08 (1–28)
	Total/Promedio			5.68 ± 0.72

Un macho durante la estación de lluvias emitió 50 vocalizaciones, el mayor número de llamadas producidas por cualquier lagartija en el presente estudio y en la especie hasta la fecha (De La Rosa-Silva *et al.*, 2023). Las vocalizaciones producidas por *A. costatus costatus* son de corta duración, de tono bajo, y presentan varios armónicos (Cuadro 3). Además, las llamadas estuvieron asociadas a intentos de escape, en donde el organismo intentaba impulsarse con sus extremidades fuera del agarre del investigador, presentando también movimientos ondulantes del cuerpo y golpes con la cola. Igualmente se observaron, aunque en menor medida, intentos de mordida.

Con respecto a la caracterización de las llamadas, se identificaron cinco patrones de modulación de tipo simple (Fig. 1). También, se clasificaron tres vocalizaciones de tipo complejo (Fig. 2), y mezclas (Fig. 2D).

Durante la estación de lluvias, se registró un silencio (ausencia de sonido en la vocalización; Fig. 2A), en una llamada producida por una hembra (0.0112 s de duración) y otro en una vocalización emitida por un macho (0.0154 s). Durante la estación de sequía se observaron dos silencios en dos vocalizaciones diferentes, ambas producidas por machos, con una duración promedio de 0.012 ± 0.005 s (intervalo: 0.0067–0.0164 s).

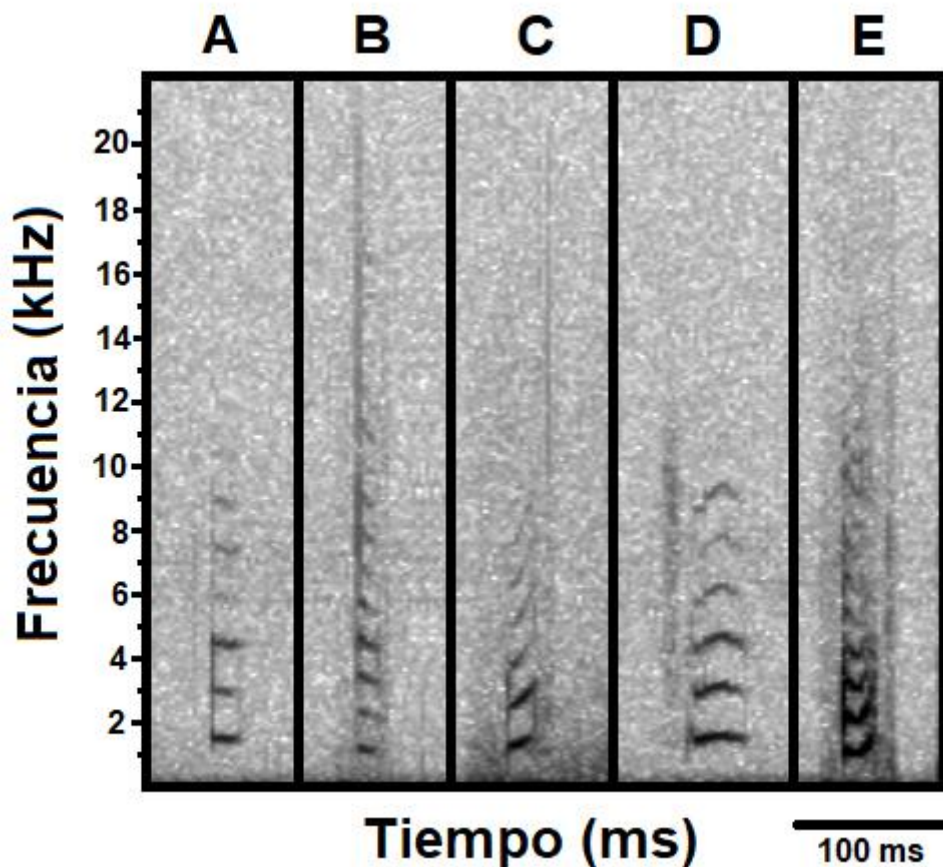


Figura 1. Espectrogramas representativos de cinco tipos de llamadas simples del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). A) Invariante, B) descendente, C) ascendente, D) forma de campana, y E) forma de U.

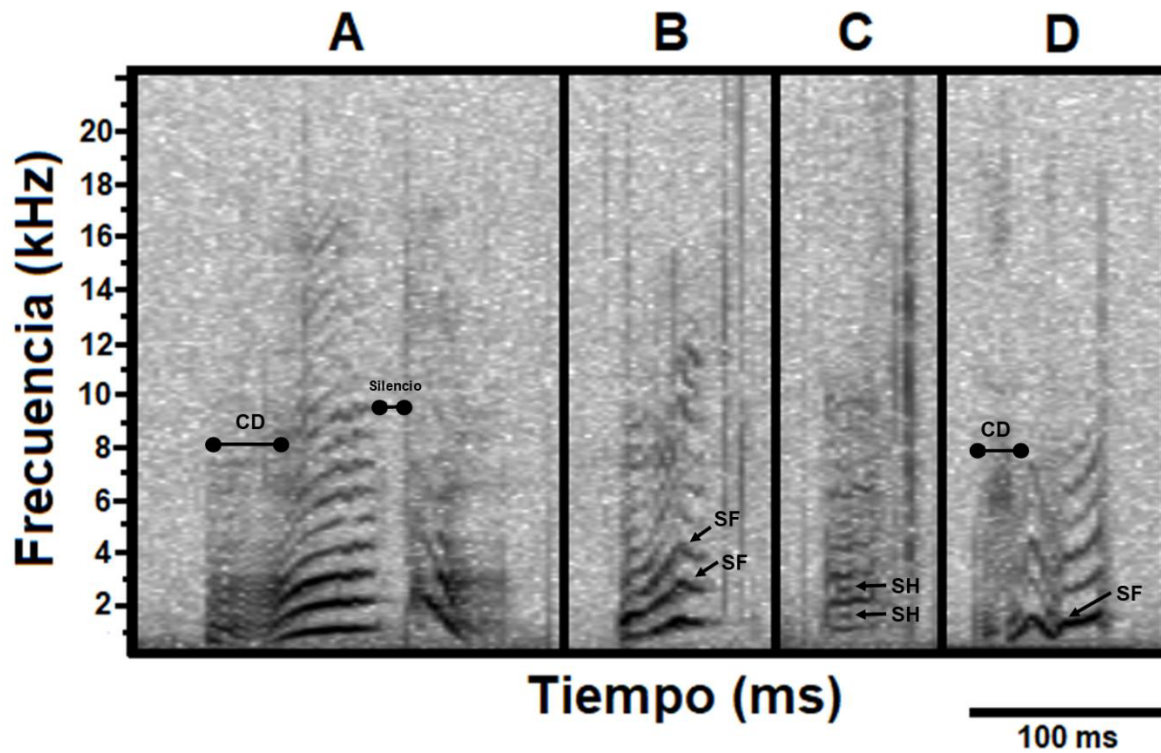


Figura 2. Espectrogramas representativos de tres tipos de llamadas complejas del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). A) caos determinístico con un silencio, B) salto de frecuencia (SF), C) subarmónicos, y D) una mezcla de caos determinístico con salto de frecuencia. Se han abreviado los siguientes fenómenos no lineares: caos determinístico (CD), salto de frecuencia (SF), y subarmónico (SH).

Considerando las 849 vocalizaciones obtenidas, la gran mayoría (78.9%) fueron complejas, siendo el remanente de tipo simple (21.1%). A continuación, se presentan la proporción de patrones de modulación simples (Fig. 3) y complejos (Fig. 4).

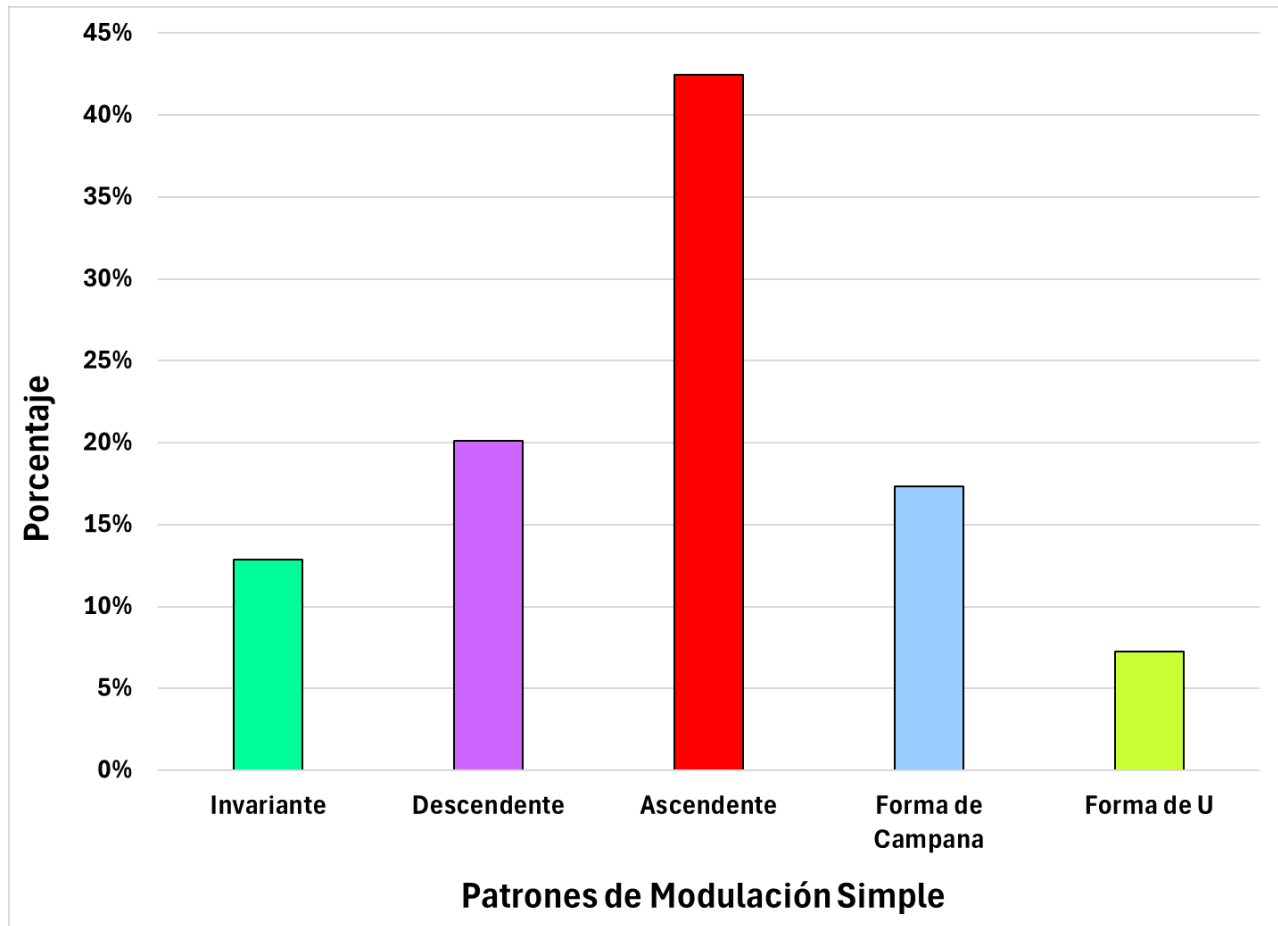


Figura 3. Porcentaje de los patrones de modulación simple (n = 179 llamadas), observados en adultos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Se consideran ambos sexos y ambas estaciones. Para más información de los distintos patrones, ver Fig. 1.

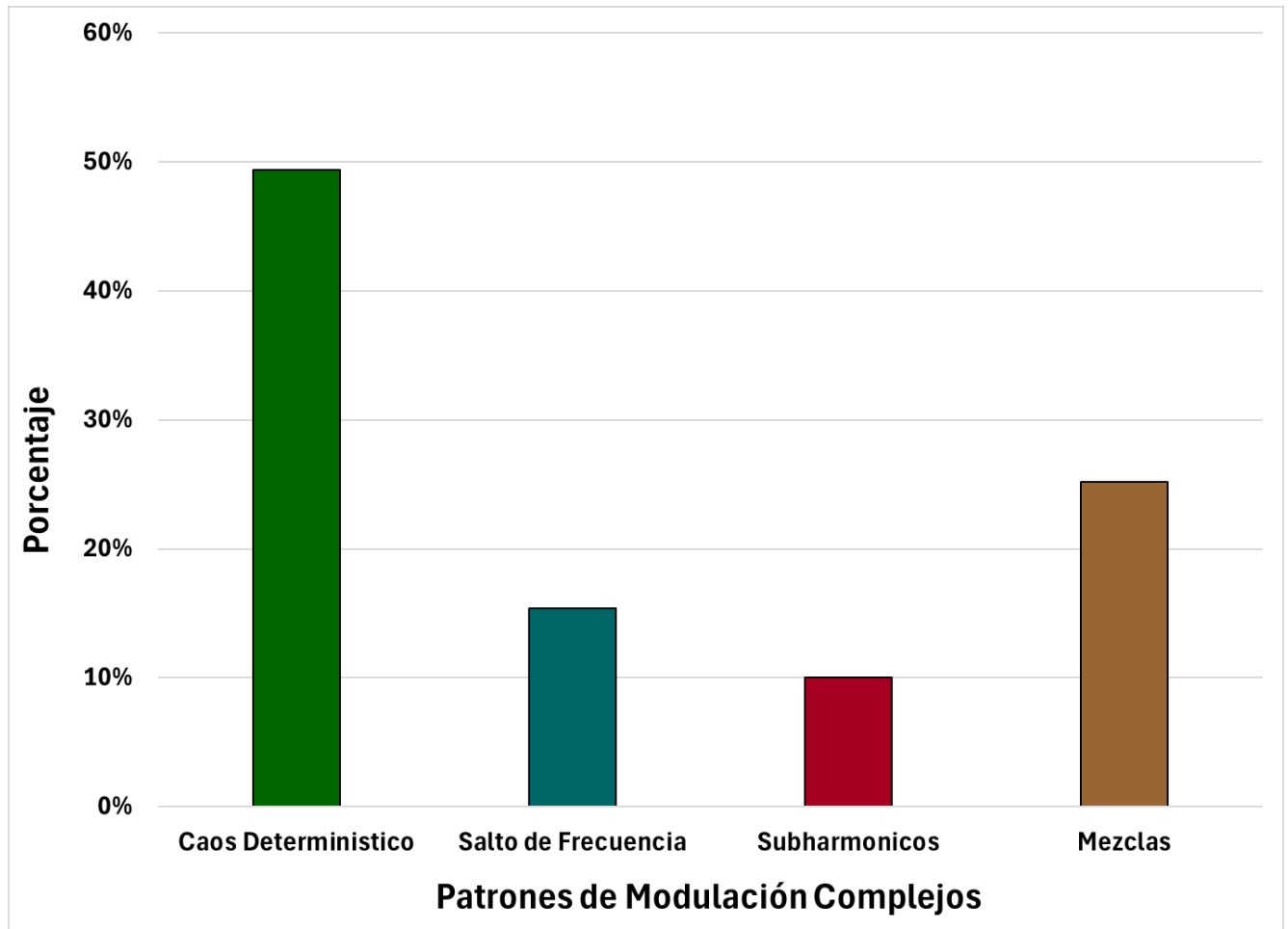


Figura 4. Porcentaje de los patrones de modulación complejo (n = 670 llamadas), observados en adultos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Se consideran ambos sexos y ambas estaciones. Para más información de los distintos patrones, ver Fig. 2.

El mayor número de vocalizaciones simples son de tipo ascendente ($X^2= 64.88$, $gl= 4$, $P = 2.72e^{-13}$) y caos determinístico ($X^2= 244.75$, $gl= 3$, $P = 8.96e^{-53}$) con respecto a los patrones de modulación complejos.

EL ANCOVA de dos vías determinó que la estacionalidad presenta un efecto en el número de vocalizaciones, número de vocalizaciones con fenómenos no lineares y la duración, observándose un incremento notorio de estas tres variables durante la estación de lluvias (Cuadro 3). También, el sexo parece influenciar a la frecuencia delta y ancho de banda, presentando los machos niveles más altos de estas variables, así como más armónicos en sus vocalizaciones, con respecto a las hembras (Cuadro 3). Finalmente, se denota el

como las frecuencias, ancho de banda y número de vocalizaciones con fenómenos no lineales se ven afectadas debido al tamaño corporal (LHC; Cuadro 3).

Por otra parte, el ANOVA de dos vías también identificó diferencias estadísticamente significativas debido al sexo, estacionalidad y la interacción entre ambas variables en el LHC. Se determinó que *A. costatus costatus* presenta dimorfismo sexual, siendo los machos de mayor tamaño que las hembras en ambas estaciones, aunque especialmente en la estación de lluvias, donde el LHC para individuos de ambos sexos fue más grande con respecto a la estación de sequía. El detalle de las pruebas estadísticas se presenta en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Valores promedio \pm Error Estándar (**EE**) del tamaño corporal (LHC) y las variables espectro-temporales de las llamadas producidas por hembras y machos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*), en la estación de lluvias y sequía. En paréntesis se proporciona el intervalo, el valor mínimo y máximo observado y n = tamaño de muestra, i.e., número de especímenes que vocalizaron. El tamaño muestral es diferente para algunas lagartijas, debido a que la presencia de ciertos fenómenos no lineales (i.e. caos determinístico) no permitió hacer las mediciones pertinentes. Los resultados de los ANCOVAs y ANOVA de dos vías, sexo y la estación, de las distintas variables espectro temporales y tamaño corporal registrados también se presentan a continuación. Se describe el valor de la prueba (F), y el valor de su probabilidad (P). En rojo se encuentran las probabilidades estadísticamente significativas ($P < 0.05$).

ANCOVAs de dos vías								
Variable	Hembras		Machos		Valores Estadísticos			
	Lluvias	Sequía	Lluvias	Sequía	Estación	Sexo	Interacción	Covariable (LHC, mm)
Promedio \pm EE (Intervalo; n)	Promedio \pm EE (Intervalo; n)	Promedio \pm EE (Intervalo; n)	Promedio \pm EE (Intervalo; n)					
No. de Vocalizaciones	7.26 \pm 1.05 (1–27; 38)	4.91 \pm 0.84 (1–13; 22)	10.46 \pm 2.08 (1–50; 26)	6.23 \pm 1.08 (1–28; 31)	F = 4.63, P = 0.0336	F = 1.30, P = 0.2567	F = 0.16, P = 0.6908	F = 1.85, P = 0.1762
Duración (s)	0.08 \pm 0.01 (0.03–0.21; 38)	0.07 \pm 0.01 (0.03–0.12; 22)	0.09 \pm 0.01 (0.04–0.17; 26)	0.07 \pm 0.01 (0.02–0.18; 31)	F = 7.76, P = 0.0063	F = 1.19, P = 0.2784	F = 0.61, P = 0.4272	F = 0.00, P = 0.9711

Frecuencia Fundamental (kHz)	1.22 ± 0.08 (0.60–3.19; 36)	1.22 ± 0.08 (0.66–2.27; 20)	1.03 ± 0.07 (0.34–2.10; 24)	1.32 ± 0.09 (0.88–2.53; 23)	F = 2.10, P = 0.1501	F = 0.57, P = 0.4526	F = 1.22, P = 0.2719	F = 10.12, P = 0.0020
Frecuencia Dominante (kHz)	1.71 ± 0.11 (0.60–3.19; 36)	1.60 ± 0.14 (0.66–3.23; 20)	1.50 ± 0.10 (0.78–3.28; 24)	1.88 ± 0.16 (1.15–4.31; 23)	F = 0.45, P = 0.5041	F = 2.05, P = 0.1556	F = 1.84, P = 0.1785	F = 8.46, P = 0.0045
Frecuencia Máxima (kHz)	1.89 ± 0.11 (0.52–4.05; 38)	1.90 ± 0.20 (0.60–4.48; 22)	1.43 ± 0.11 (0.09–2.88; 26)	1.79 ± 0.15 (0.78–4.65; 31)	F = 0.44, P = 0.5097	F = 0.74, P = 0.3910	F = 0.26, P = 0.6119	F = 11.96, P = 0.008
Frecuencia Delta (kHz)	7.42 ± 0.47 (3.01–13.56; 38)	7.10 ± 0.60 (1.37–14.51; 22)	8.14 ± 0.54 (2.84–16.67; 26)	8.45 ± 0.57 (2.87–17.38; 31)	F = 0.28, P = 0.6010	F = 7.47, P = 0.0073	F = 0.00, P = 0.9989	F = 7.51, P = 0.0071
Entropía Agregada	4.33 ± 0.10 (3.38–5.83; 38)	4.01 ± 0.13 (2.97–5.14; 22)	4.26 ± 0.08 (3.60–5.08; 26)	4.40 ± 0.14 (2.49–6.03; 31)	F = 1.09, P = 0.2984	F = 3.11, P = 0.0804	F = 2.80, P = 0.0970	F = 1.88, P = 0.1731
Ancho de Banda (90%, kHz)	3.07 ± 0.21 (1.29–7.75; 38)	2.70 ± 0.24 (0.69–5.40; 22)	3.09 ± 0.24 (1.42–6.89; 26)	3.58 ± 0.31 (1.29–8.18; 31)	F = 0.04, P = 0.8358	F = 6.20, P = 0.0142	F = 1.34, P = 0.2501	F = 5.97, P = 0.0161
Nº de Armónicos	5.47 ± 0.31 (2–11.33; 36)	4.82 ± 0.48 (2–11; 20)	6.54 ± 0.50 (3.7–16; 26)	6.41 ± 0.56 (2.94–12; 23)	F = 0.72, P = 0.3990	F = 7.13, P = 0.0089	F = 0.30, P = 0.5862	F = 0.00, P = 0.9683
Nº de Vocalizaciones con Fenómenos no Lineares	6.05 ± 0.95 (0–24; 38)	3.41 ± 0.59 (0–9; 22)	8.88 ± 1.77 (1–41; 26)	4.32 ± 0.66 (1–17; 31)	F = 7.98, P = 0.0056	F = 0.77, P = 0.3828	F = 0.15, P = 0.7032	F = 5.27, P = 0.0236
ANOVA de dos vías								
Longitud Hocico-Cloaca (LHC, mm)	89.47 ± 1.66 (68–108; 38)	90 ± 2.44 (68–115; 22)	102.19 ± 2.10 (82–120; 26)	93 ± 2.30 (67–119; 31)	F = 4.13, P = 0.0445	F = 13.58, P = 0.0004	F = 5.19, P = 0.0246	N/A

Los coeficientes de Pearson muestran que todas las variables, salvo por duración, entropía agregada y número de armónicos, presentaban una asociación baja, aunque significativa con respecto al tamaño corporal (LHC, Cuadro 4). Para las frecuencias y el ancho de banda, esta correlación fue negativa (Fig. 5-9), mientras que, para el número de vocalizaciones y número de vocalizaciones con fenómenos no lineares, esta fue positiva (Fig. 10-11).

Cuadro 4. Resultados de los coeficientes de correlación de Pearson empleados para identificar la relación existente entre el tamaño corporal (LHC) sobre la emisión y/o las diversas variables espectro-temporales en individuos del Huico Correlón. Se presentan los valores estadísticos (r y P), colocándose en rojo las probabilidades estadísticamente significativas ($P < 0.05$).

Variable	Valores estadísticos
Número de Vocalizaciones	$r = 0.201$, $P = 0.0295$
Duración (s)	$r = 0.077$, $P = 0.4108$
Frecuencia Fundamental (kHz)	$r = -0.335$, $P = 0.0005$
Frecuencia Dominante (kHz)	$r = -0.284$, $P = 0.0037$
Frecuencia Máxima (kHz)	$r = -0.373$, $P < 0.001$
Frecuencia Delta (kHz)	$r = -0.182$, $P = 0.0496$
Entropía Agregada	$r = -0.107$, $P = 0.2517$
Ancho de Banda (90%, kHz)	$r = -0.187$, $P = 0.0433$
Número de Armónicos	$r = 0.105$, $P = 0.2918$
Número de Vocalizaciones con Fenómenos no Lineales	$r = 0.283$, $P = 0.0020$

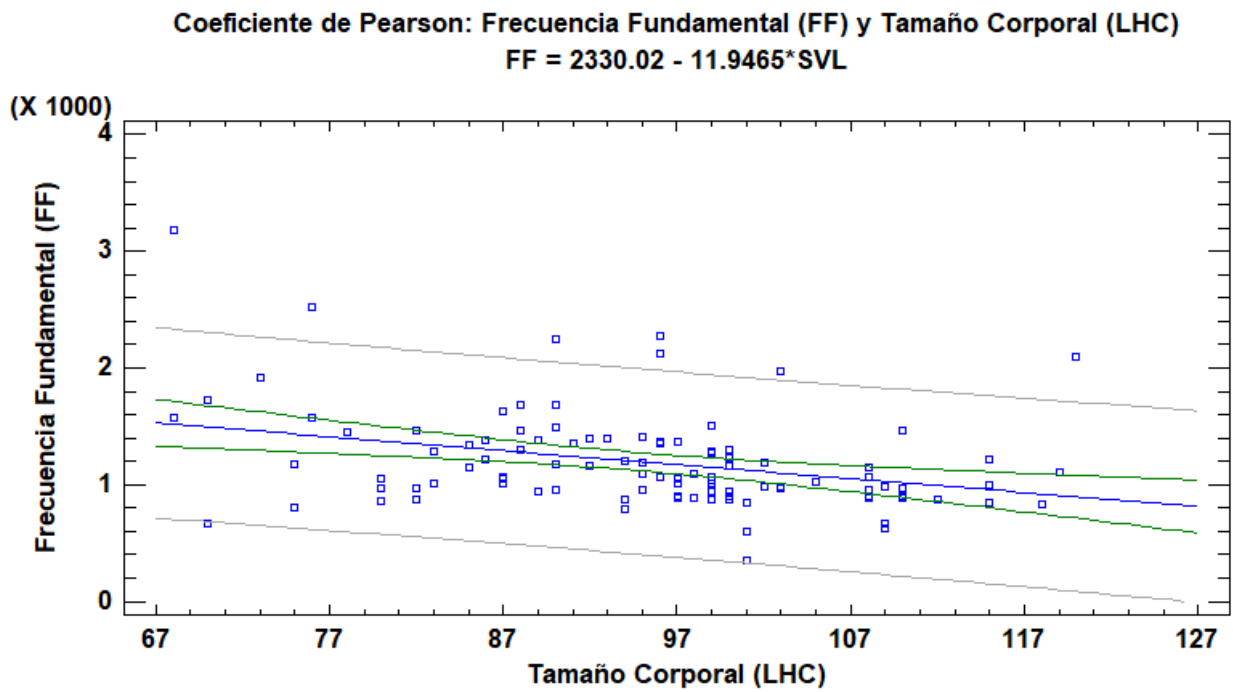


Figura 5. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y la frecuencia fundamental (FF) en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

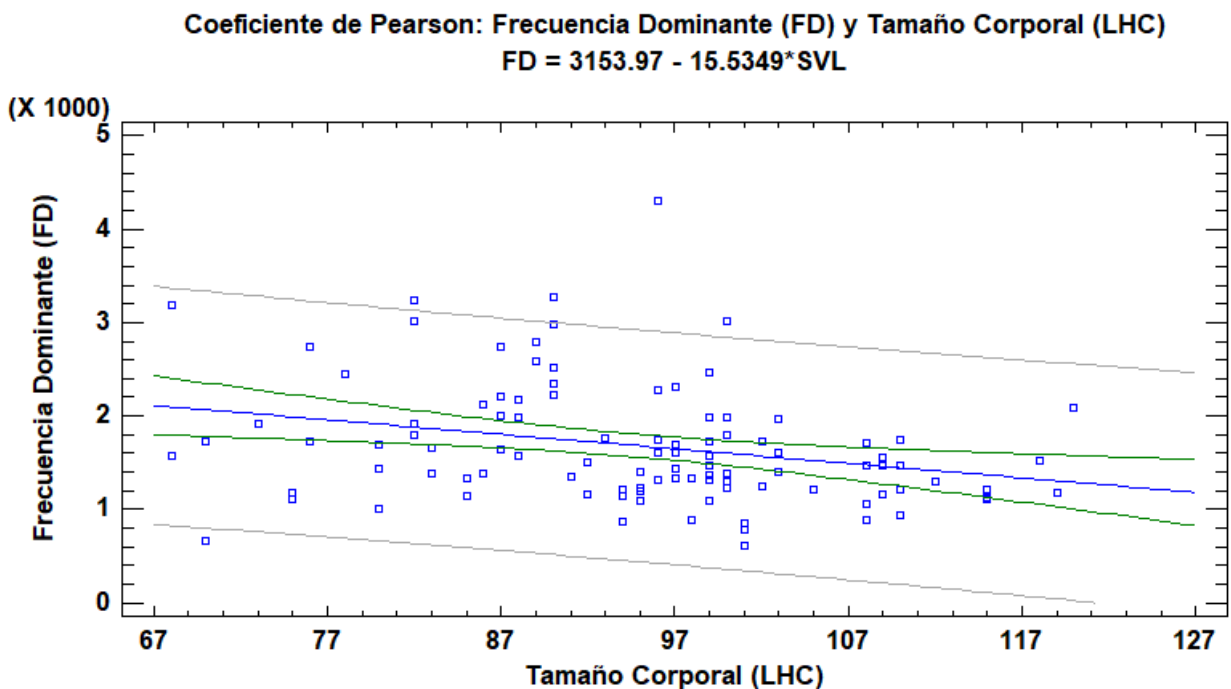


Figura 6. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y la frecuencia dominante (FD) en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

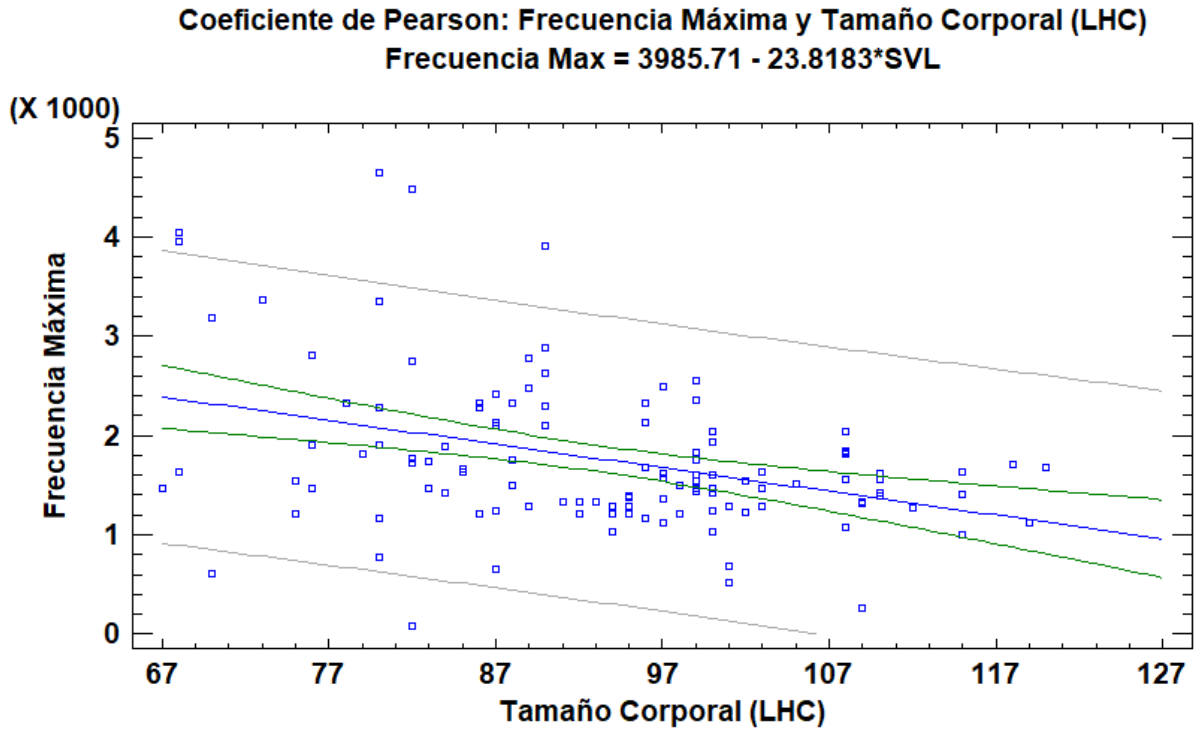


Figura 7. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y la frecuencia máxima en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

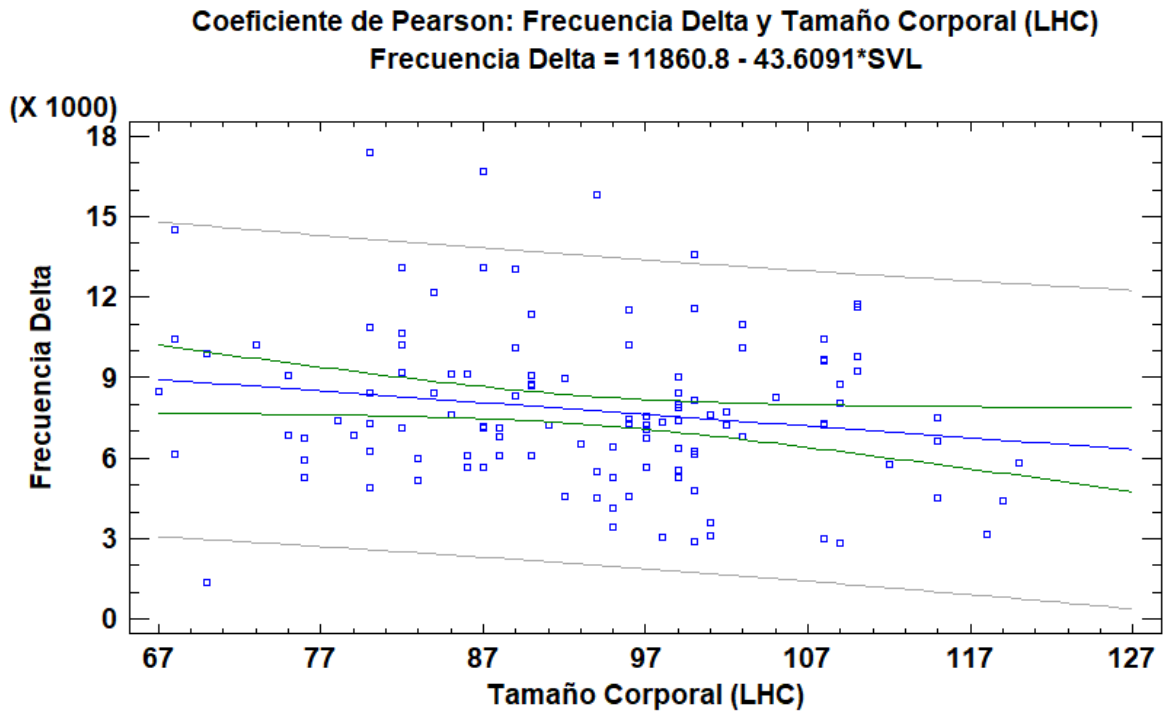


Figura 8. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y la frecuencia delta en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

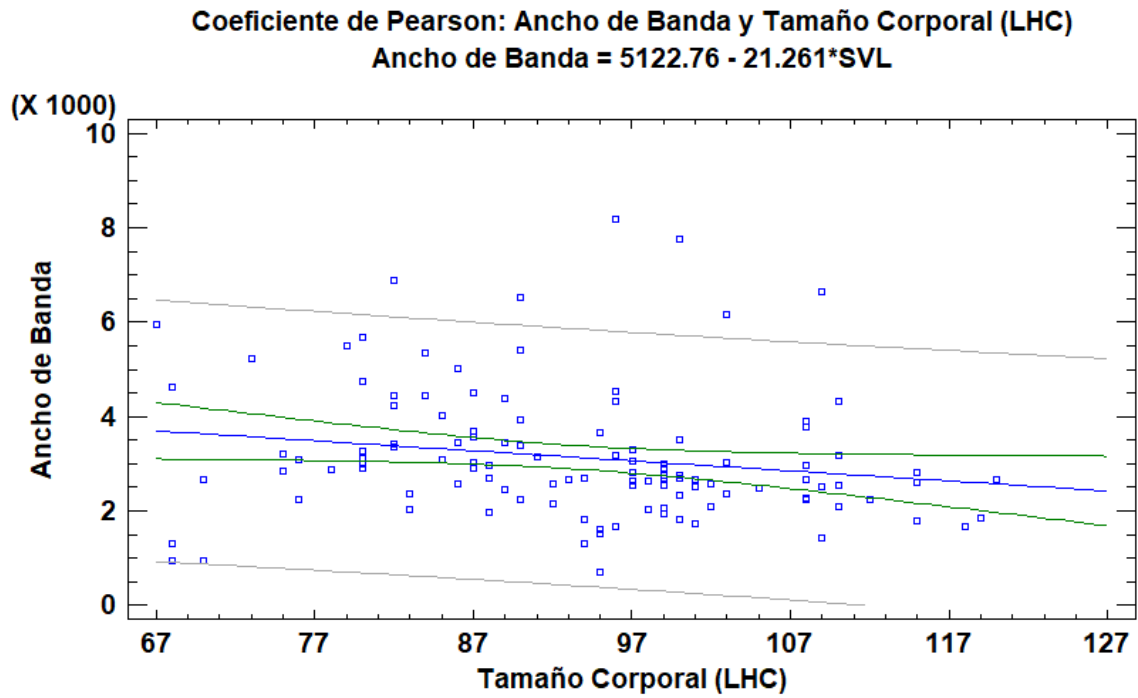


Figura 9. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación negativa observada entre el tamaño corporal (LHC) y el ancho de banda en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

Coefficiente de Pearson: No. de Vocalizaciones y Tamaño Corporal (LHC)
No. de Vocalizaciones = $-4.00386 + 0.120646 \cdot SVL$

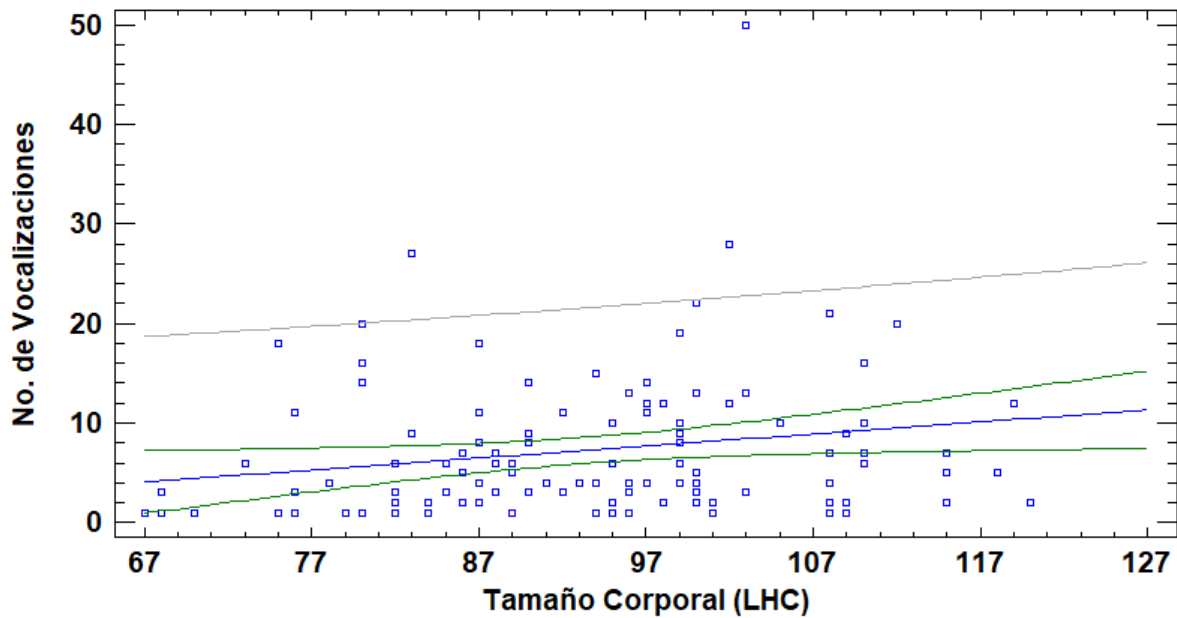


Figura 10. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación positiva observada entre el tamaño corporal (LHC) y el número de vocalizaciones en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

Coefficiente de Pearson: No. de Vocalizaciones con FNL y Tamaño Corporal (LHC)
FNL Total = $-7.514 + 0.141862 \cdot SVL$

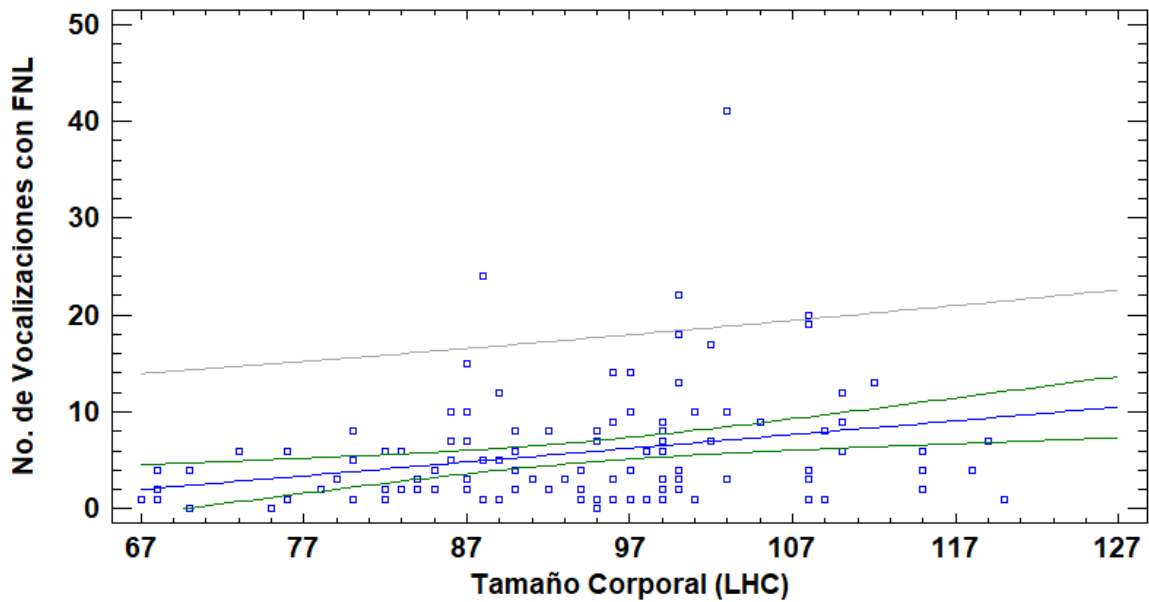


Figura 11. Gráfico de regresión que muestra la baja, aunque significativa, correlación positiva observada entre el tamaño corporal (LHC) y el número de vocalizaciones con fenómenos no lineares en el Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*). Este incluye la línea de mejor ajuste o ecuación de predicción (en azul), los intervalos de confianza (en verde) y los límites de predicción (en gris).

DISCUSIÓN

En el presente estudio, se evaluaron 143 individuos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*) pertenecientes a ambos sexos, que en total produjeron 849 vocalizaciones, categorizadas como llamadas de angustia. En la estación de lluvias, se registró un mayor número de vocalizaciones y número de vocalizaciones con fenómenos no lineares, así como un incremento en la duración para las llamadas. Se propone que el aumento para estas tres variables pudiera deberse a una mayor disponibilidad de recursos que proporcionan más energía para la vocalización, así como un incremento en el riesgo de depredación para la especie durante este periodo; este estrés modificaría la conducta de *A. costatus costatus*, derivando en la emisión de más vocalizaciones con fenómenos no lineares.

En lo que respecta al sexo, los machos presentaron una frecuencia delta, número de armónicos y ancho de banda más altos que en hembras. Estas discrepancias, en teoría, propiciarían la identificación de la especie y el sexo del individuo vocalizando bajo riesgo de depredación, advirtiendo a sus conespecíficos sobre la amenaza. Por supuesto, aún se requiere explorar más acerca de la función de las llamadas de angustia en la especie para verificar esta hipótesis.

Por último, se observó que las frecuencias y ancho de banda presentaban una baja correlación con el tamaño corporal (LHC), lo cual podría explicarse mediante el principio de alometría negativa tamaño-frecuencia. Este establece que animales más grandes presentarían frecuencias más bajas, y viceversa. También se denotó un leve incremento en el número de vocalizaciones y número de vocalizaciones con fenómenos no lineares con respecto al tamaño corporal, los cuales, en conjunto con las frecuencias y ancho de banda, podrían comunicar mensajes honestos al receptor sobre las características del individuo.

Diferencias en las vocalizaciones de acuerdo con la estacionalidad

El ambiente en donde vive el Huico Correlón (*A. costatus costatus*) presenta características bastante peculiares, al ser un hábitat que ha sobrevivido aún a pesar del desarrollo urbano que lo rodea. Sin embargo, un trío de viviendas, montones apilados de

roca arenisca, así como otros materiales de construcción abandonados, como blocks de concreto, ladrillos, y madera, ofrecen espacios para que las lagartijas puedan tanto termorregular como refugiarse.

Durante la estación de lluvias, se desarrolla una significativa cobertura vegetal, constituida principalmente por pastos diversos, plantas herbáceas anuales y perennes, así como arbustos con función ornamental, además de árboles tanto nativos como introducidos (Fig. 12; Gómez-Benitez *et al.*, 2020). Este crecimiento de flora propicia el desarrollo de diversas especies de artrópodos de los cuales *A. costatus costatus* se alimenta. Sin embargo, aunque los ortópteros son abundantes en ambas estaciones, tanto las larvas como adultos de coleópteros se vuelven una parte integral de su dieta en la estación de lluvias (Muñoz-Manzano, 2010).



Figura 12. Área de estudio donde se efectuó el muestreo de individuos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*), durante la estación de lluvias (Créditos de la imagen: Doctor Oswaldo Hernández Gallegos).

Durante la estación de sequía, la dinámica del sitio cambia exponencialmente, al marchitarse una gran cantidad de la vegetación que antes dominaba la zona y reducirse la disponibilidad de agua (Fig. 13). *A. costatus costatus* se adapta a estos cambios ambientales, modificando su coloración dorsal de verde a pardo, lo que le permite camuflarse mejor con su entorno (Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012). Además, esta lagartija altera su dieta ligeramente, alimentándose de isópteros y larvas de lepidópteros, que son más comunes durante la sequía (Muñoz-Manzano, 2010).



Figura 13. Área de estudio donde se efectuó el muestreo de individuos del Huico Correlón (*Aspidoscelis costatus costatus*), durante la estación de sequía (Créditos de la imagen: Doctor Oswaldo Hernández Gallegos).

Ahora, los resultados del presente estudio indican que es en la estación de lluvias donde se presenta un incremento en el número de vocalizaciones, número de vocalizaciones con fenómenos no lineares, y duración para *A. costatus costatus*.

De acuerdo con los antecedentes de la literatura, la emisión de sonidos orales conlleva un gasto energético. Incluso la producción de siseos requiere una cantidad significativa

de energía, como puede verse en el estudio realizado por Van Zele *et al.* (2024), donde se examinó la emisión de siseos de advertencia por la Víbora Cornuda (*Vipera ammodytes*), determinándose que durante la emisión se incrementa el consumo energético y pérdida de agua debido a la actividad muscular involucrada en este comportamiento. Por otra parte, McCauley y colaboradores (2000) comentan que las llamadas de apareamiento producidas por anuros machos son también energéticamente costosas, concluyendo los autores que la disponibilidad de alimento permite esta actividad vocal.

Observaciones en aves también proporcionan información interesante. Se denota que *Ortalis canicollis* y *Crypturellus undulatus* presentan un aumento en la actividad vocal durante la estación de sequía, y especialmente cuando llueve (Pérez-Granados y Schuchman, 2021). Se propone que la lluvia afecta positivamente a las poblaciones de insectos, frutas y flores de las cuales *O. canicollis* y *C. undulatus* se alimentan, aumentando la disponibilidad de alimento, lo cual permite que ambas especies incrementen el tiempo que pasan vocalizando (Wolda, 1978; Van Schaik *et al.*, 1993; Catchpole y Slater, 2008; Pérez-Granados y Schuchman, 2021).

El hábitat de *A. costatus costatus* está sujeto a una estacionalidad bien definida (Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012). Rubio-Blanco (2007), sugiere que la estación de lluvias presenta un aumento en la disponibilidad de recursos de alta calidad, como alimento y agua, al cual puede acceder *A. costatus costatus*, igualmente proponiendo que, durante la estación de sequía, disminuyen tales recursos. Con base en esta información, se sugiere que *A. costatus costatus* presenta una menor disponibilidad de energía para emitir llamadas de angustia durante la sequía, al reducirse tanto el alimento como el agua, y cuando lo hace, produce un menor número de vocalizaciones con una duración reducida. Sin embargo, tal hipótesis no explicaría plenamente el aumento en el número de vocalizaciones con fenómenos no lineales observado, el cual está usualmente ligado a contextos estresantes en otras especies (Massenet *et al.*, 2025). No obstante, considerando que se ha observado que en la estación de lluvias aumentan exponencialmente las tasas de depredación para algunas lagartijas (Lister y García, 1992), postulo que *A. costatus costatus* estaría expuesta a mayor riesgo de

depredación. Más aún, Rubio-Blanco (2007) describe una sobrevivencia reducida de la especie en lluvias, en comparación con la estación de sequía, sugiriendo que esta podría ser explicada parcialmente por un incremento en la cantidad de depredadores en esta estación. En base a esta información, se propone que existe una variación en la presión de depredación entre ambas estaciones, siendo en la estación de lluvias donde la depredación de *A. costatus costatus* incrementa. Tal estrés adicional provocaría cambios en el comportamiento vocal, manifestándose en una mayor producción de vocalizaciones con fenómenos no lineares.

Los resultados evidencian que el factor abiótico, estacionalidad, al presentar un gran impacto en la vida del Huico Correlón, también influencia de forma importante a la producción vocal.

Tamaño corporal y su rol en las vocalizaciones

Además del ambiente, el tamaño corporal presenta una influencia notable en las vocalizaciones, y ambos son factores claves en la evolución del comportamiento vocal, al menos en mamíferos (Martin *et al.*, 2017). De hecho, diversos estudios han confirmado que el tamaño corporal de varias especies de anuros (Gingras *et al.*, 2013), aves tropicales (Martin *et al.*, 2011) y mamíferos (Martin *et al.*, 2017; Bowling *et al.*, 2017) se encuentra negativamente relacionado con la frecuencia en las señales acústicas (Martin *et al.*, 2011). En otras palabras, animales más grandes producen vocalizaciones con frecuencias más bajas que animales más pequeños (Bowling *et al.*, 2017).

Este principio de alometría negativa tamaño-frecuencia ha sido también identificado en algunos reptiles, como los Geckos Ladradores (*Ptenopus garrulus garrulus*; Hibbitts *et al.*, 2007), el Cocodrilo Americano (*Crocodylus acutus*; Boucher *et al.*, 2020), y la Lagartija Colilarga (*Psammmodromus algirus*; Baeckens *et al.*, 2019). Siendo esta relación una característica extendida a través de diversos clados, es esperable que también se encuentre presente en *A. costatus costatus*, explicando por qué tanto las frecuencias y el ancho de banda manifiestan esta baja, aunque significativa, correlación negativa con respecto al tamaño corporal.

Adicionalmente, se propone que la diferencia en las frecuencias y el ancho de banda, así como el ligero aumento en el número de vocalizaciones y número de vocalizaciones con fenómenos no lineares con respecto al tamaño corporal, identificado en el presente estudio, puede evidenciar la transmisión de señales honestas en las llamadas de angustia que codifican el tamaño corporal y la capacidad de mordida del organismo (Labra *et al.*, 2013; Baeckens *et al.*, 2019), pudiendo fungir como un disuasorio para potenciales depredadores (Baeckens *et al.*, 2019).

Es importante mencionar, sin embargo, que se tiene una discrepancia en los análisis estadísticos en lo relacionado a este tópico, ya que el ANCOVA de dos vías mostró diferencias significativas en el número de vocalizaciones con fenómenos no lineares, más no con el número de vocalizaciones, al contrario del análisis de Pearson. En consecuencia, y debido a la falta de información con respecto a la función de las llamadas de angustia en *A. costatus costatus*, estas propuestas permanecen como simples conjeturas, hasta la realización de más trabajos al respecto.

Independientemente a los hallazgos realizados con respecto a las vocalizaciones, el presente estudio demostró que los individuos alcanzan un mayor tamaño durante la estación de lluvias, siendo los machos los más grandes en ambas estaciones.

Estos resultados podrían estar indicando variaciones relacionadas con el crecimiento de *A. costatus costatus*. De acuerdo con Rubio-Blanco (2007), aunque el crecimiento en la especie decrece durante el periodo de reproducción (que abarca de abril a julio), y a pesar de que el crecimiento más significativo ocurre en los jóvenes durante la estación de lluvias (0.317 mm por día), este no se detiene una vez que los individuos alcanzan la adultez, observándose un crecimiento moderado en sequía (0.258 mm por día) y reducido en lluvias (0.163 mm por día). Por lo tanto, que los adultos en la estación de lluvias sean más grandes a comparación de aquellos en la estación de sequía no sería un efecto directo de la estacionalidad. En su lugar, propongo que los adultos de la estación de lluvias han tenido más tiempo para crecer, aumentando en LHC a través de los meses con respecto a los individuos de la estación de sequía.

Finalmente, la interacción con respecto al sexo se basa en que los machos serían significativamente más grandes que las hembras debido al marcado dimorfismo sexual

con respecto a su tamaño corporal que presenta la especie, como fue registrado por Aguilar-Moreno *et al.* (2010), y corroborado en el presente estudio.

Diferencias en las vocalizaciones de acuerdo con el sexo

Tres de las variables espectro-temporales de las vocalizaciones emitidas por el Huico Correlón (*A. costatus costatus*), se encuentran influenciadas por el factor biótico del sexo: frecuencia delta, ancho de banda, y el número de armónicos, siendo mayor en machos. Esto es interesante, ya que, como se estableció en la sección anterior, la especie presenta dimorfismo sexual en lo correspondiente al tamaño (Aguilar-Moreno *et al.*, 2010), lo cual podría tener un efecto sobre las llamadas. Otras especies que cuentan con un dimorfismo sexual en donde los machos adquieren mayores tallas (Gerhardt y Huber, 2002; Wells, 2007), usualmente presentan llamadas con frecuencias más bajas con respecto a las de las hembras, por ejemplo. Un tamaño corporal más grande involucra una mayor longitud en los pliegues vocales, lo cual se traduce en que los organismos más grandes sean capaces de alcanzar frecuencias más bajas en sus vocalizaciones (Fitch *et al.*, 1997; Fitch y Hauser, 2002; Gingras *et al.*, 2013).

Sin embargo, tales discrepancias usualmente están presentes en las llamadas de animales producidas dentro de un contexto social. Por ejemplo, es probable que los componentes espectrales en las vocalizaciones de varios mamíferos, como orcas (*Orcinus orca*), delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*), y el cerdo común (*Sus scrofa domestica*) permitan la identificación por sexo entre individuos (Miller *et al.*, 2007; McIntosh *et al.*, 2015; Cordeiro *et al.*, 2018). Esto también parece ser cierto para anuros (Zhang *et al.*, 2017) y reptiles (Regalado, 2003; Jono y Inui, 2012; Phongkangsananan *et al.*, 2014; Zhou *et al.*, 2022; Zhou *et al.*, 2023a; Zhou *et al.*, 2023b).

Los hallazgos aquí presentados no son un caso aislado en lagartijas. Labra y colaboradores (2013), registraron que los machos del Lagarto Llorón (*Liolaemus chiliensis*) producen llamadas de angustia con menos fenómenos no lineales y con un mayor volumen con respecto a las hembras. Sin embargo, es importante recalcar que a pesar de su función anti-depredatoria, las vocalizaciones de *L. chiliensis*, son de cierta manera, vocalizaciones sociales. Mediante experimentos, se determinó que los

individuos responden a estas vocalizaciones cesando completamente su actividad por periodos prolongados (Labra *et al.*, 2016).

Es posible que la estructura social de la especie esté relacionada a estas diferencias de acuerdo con el sexo en las llamadas de angustia de *L. chiliensis*. La especie habita principalmente en arbustos (Pincheira-Donoso y Núñez, 2005), en pareja y teniendo igualmente un forrajeo de tipo pasivo, por lo que en general, *L. chiliensis* presenta poco movimiento (Labra, comunicación personal). Cabe mencionar que es improbable que las vocalizaciones tengan función social alguna, más allá de contener componentes que alertan a los conespecíficos de que un miembro de su misma especie está en peligro, puesto que se sugiere que estas son tan similares entre sí, que el reconocimiento individual en *L. chiliensis* se ve imposibilitado (Labra *et al.*, 2013).

De acuerdo con lo anterior, propongo que las diferencias en las vocalizaciones moduladas por el sexo en *A. costatus costatus* podrían presentar un rol similar al visto en *L. chiliensis*. Aquí la diferencia en los componentes espectrales entre machos y hembras permitiría el reconocimiento de la especie y discernir el sexo del individuo que está vocalizando, potencialmente alertando a los conespecíficos acerca del peligro de depredación, los cuales a su vez responderían con sus propias conductas antidepredatorias. Sin embargo, a la fecha se sabe poco de la estructura social de ambas especies, aunque la de *A. costatus costatus* es seguramente diferente a la de *L. chiliensis*, siendo que el Huico Correlón presenta predilección por los espacios abiertos (Pianka y Vitt, 2003) y es una forrajera activa (Hernández-Gallegos y Domínguez-Vega, 2012). Por ende, hasta que no se realicen estudios más a profundidad de la función de las llamadas de angustia en *A. costatus costatus*, no se puede establecer una hipótesis clara con respecto a la relevancia en la disimilitud de la frecuencia delta, ancho de banda y número de armónicos debido al sexo en estas lagartijas.

Análisis y descripción de las vocalizaciones

La obtención de un número muestral alto, constituido por 143 especímenes de *Aspidoscelis costatus costatus*, tanto machos como hembras, permitió observar algunos aspectos interesantes del comportamiento vocal de la especie. Primeramente, se

establece con más certeza que las vocalizaciones producidas por la especie son llamadas de angustia. Esta afirmación está basada en la presencia de la emisión vocal cuando las lagartijas son capturadas o apresadas, y que la producción de sonido se ve acompañada por intentos de escape, que representan un comportamiento anti-depredatorio complementario.

Conductas similares se han registrado en otras especies que también emiten llamadas de angustia (Labra *et al.*, 2013; Magrath *et al.*, 2014; Hörmann *et al.*, 2020), lo que apoya más aún la presente propuesta. Igualmente, no se ha observado la emisión de otro tipo de vocalizaciones, sean estas intraespecíficas o con otra función interespecífica, como lo serían las llamadas de alarma, aquéllas producidas cuando un animal detecta a un depredador u otra potencial amenaza (Berthet y Zuberbühler, 2020).

Con respecto a los patrones de modulación en las vocalizaciones de tipo simple, se denota la presencia de uno que fue no fue observado inicialmente en el estudio preliminar por De La Rosa-Silva y colaboradores (2023), aunque si fue posteriormente reportado en De La Rosa-Silva y colaboradores (2025): la forma de U. Esta fue una vocalización simple que fue emitida escasamente: para la estación de lluvias, se detectó 5 veces (2 en hembras y 3 en machos), mientras que, para la estación de sequía, fue visualizada 8 veces (3 hembras, y 5 machos). Es incierto por qué la forma de U es tan rara, pero su presencia podría ser explicada por el mayor número de individuos muestreados en el presente estudio, a comparación del trabajo por De La Rosa-Silva y colaboradores (2023).

Por otra parte, los fenómenos no lineales que están contenidos en las llamadas complejas, como el caos determinístico, pueden provocar respuestas emocionales fuertes e influenciar al comportamiento del receptor (Blumstein *et al.*, 2017). En general, los vertebrados emiten fenómenos no lineales con mayor frecuencia al estar excitados, y especialmente cuando esta condición proviene de situaciones estresantes, como lo es la estimulación empleada en este trabajo para incitar a las lagartijas a vocalizar; asimismo, las vocalizaciones con fenómenos no lineales potencialmente presentan señales que indican el miedo, agresión, y/o dolor que está experimentando el organismo,

por citar algunos ejemplos (Blesdoe y Blumstein, 2014; Anikin *et al.*, 2021; Corvin *et al.*, 2025; Massenet *et al.*, 2025).

Esta propuesta explica que, de 849 vocalizaciones, *A. costatus costatus* presente principalmente llamadas con patrones de modulación de tipo complejo (78.9%), en lugar de vocalizaciones de tipo simple. Después de todo, el trabajo por De La Rosa-Silva y colaboradores (2023), observó una cantidad comparativamente similar a la vista en este estudio (80%). Una plausible explicación para el alto número de fenómenos no lineares observables en la producción vocal de la especie es que el estrés al cual están sujetos los organismos puede ser transmitido en la llamada, especialmente en aquellas que presentan fenómenos no lineares (Ruiz-Monachesi y Labra, 2020), codificando alguna función que ayuda al organismo receptor. Por el momento, sin embargo, no se ha discernido el rol que tienen las llamadas de angustia en *A. costatus costatus* como una defensa anti-depredatoria: si son empleadas para favorecer al emisor, a los conespecíficos, o bien, modifican la conducta de un posible depredador (Hoare y Labra, 2013).

Para finalizar, se registró un macho en la estación de lluvias que emitió 50 llamadas de angustia, siendo este el organismo que más vocalizó sin importar la estación. Desafortunadamente, no se puede establecer con certeza las razones asociadas a este alto número de vocalizaciones.

CONCLUSIONES

- Se estudio la producción de vocalizaciones en 143 adultos de *Aspidoscelis costatus costatus*, a partir de 849 llamadas de angustia, encontrándose variaciones de acuerdo con la estacionalidad (factor abiótico) y el sexo (factor biótico). Se observó un incremento en el número de vocalizaciones, número de vocalizaciones con fenómenos no lineares, y en la duración durante la estación de lluvias. La frecuencia delta, número de armónicos y ancho de banda fueron más altos en machos que en hembras.
- La caracterización de las vocalizaciones en machos y hembras adultos de *A. costatus costatus* en ambas estaciones (lluvias y sequía) permitió determinar que la especie produce más llamadas de angustia de tipo complejo (78.9%) en comparación con las llamadas simples. Se identificaron cinco patrones de modulación de tipo simple: invariante, descendente, ascendente, forma de campana y forma de U, así como tres patrones de modulación de tipo complejo: caos determinístico, salto de frecuencia, y subarmónicos.
- Se evaluó si el factor biótico sexo y el factor abiótico estacionalidad (y su interacción) afectaban la producción vocal y/o las variables espectro-temporales de *A. costatus costatus*. Para el sexo, la frecuencia delta, ancho de banda y número de armónicos fue mayor en machos. En la estacionalidad, tales diferencias fueron observadas en el número de vocalizaciones, así como en las variables espectro-temporales de duración y número de vocalizaciones con fenómenos no lineares, presentando un aumento en la estación de lluvias.

REFERENCIAS

- 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.
- Akmentins, M. S., Pereyra, L. C., Sanabria, E. A., y Vaira, M. (2014). Patterns of daily and seasonal calling activity of a direct-developing frog of the subtropical Andean forests of Argentina. *Bioacoustics*, 24, 89–99.
- Anikin, A., Pisanski, K., Massenet, M., y Reby, D. (2021). Harsh is large: nonlinear vocal phenomena lower voice pitch and exaggerate body size. *Proceedings of the Royal Society B*, 288, 1–8.
- Araya-Salas, M., y Wright, T. (2013). Open-ended song learning in a hummingbird. *Biology Letters*, 9, 1–5.
- 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.
- Ball, G. F. (1999). Neuroendocrine basis of season vocal behavior among songbirds. En: Hauser, M., y Konishi, M. (Eds.), *The Design of Animal Communication* (pp. 213–253). MIT Press.
- Ballintijn, M. R., y Ten-Cate, C. (1997). Sex differences in the vocalizations and syrinx of the collared dove (*Streptopelia decaocto*). *The Auk*, 114, 22–39.
- Benichov, J. I., Benezra, S. E., Vallentin, D., Globerson, E., y Long, M. A. (2016). The forebrain song system mediates predictive call timing in female and male Zebra Finches. *Current Biology*, 26, 309–318.
- Baptista, L. F., y Gaunt, S. L. L. (1994). Advances in studies of avian sound communication. *Condor*, 96, 817–830.
- Berthet, M., y Zuberbühler, K. (2020). Alarm calling. En: Shackelford, T. K., Weekes-Shackelford, V. A. (Eds.), *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (pp. 1–5). Springer Cham.
- Bhargava, A., Arnold, A. P., Bangasser, D. A., Denton, K. M., Gupta, A., Krause, L. M. H., Mayer, E. A., McCarthy, M., Miller, W. L., Raznahan, A., y Verma, R. (2021). Considering sex as a biological variable in basic and clinical studies: an endocrine society scientific statement. *Endocrine Reviews*, 20, 1–40.

Blesdoe, E., y Blumstein, D. (2014). What is the sound of fear? Behavioral responses of white-crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys* to synthesized nonlinear acoustic phenomena. *Current Zoology*, 60, 534–541.

Blumstein, D. T., Whitaker, J., Kennen, J., y Bryant, G. A. (2017). Do birds differentiate between white noise and deterministic chaos? *Ethology*, 123, 966–973.

Bostwick, K. S. y Prum R. O. (2003). High-speed video analysis of wing snapping in two manakin clades (Pipridae: Aves). *The Journal of Experimental Biology*, 206, 3693–3706.

Boucher, M., Tellez, M., y Anderson, J. T. (2020). Differences in distress: variance and production of American Crocodile (*Crocodylus acutus*) distress calls in Belize. *Ecology and Evolution*, 10, 9581–10291.

Bowker, R. G. (1980). Sound production in *Cnemidophorus gularis*. *Journal of Herpetology*, 14, 187–188.

Bowling, D. L., Garcia, M., Dunn, J. C., Ruprecht, R., Stewart, A., Frommolt, K. -H., y Fitch, W. T. (2017). Body size and vocalization in primates and carnivores. *Scientific Reports*, 7, 1–11.

Bradbury, J., y Vehrencamp, S. (2011). *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates.

Brewer, G. (2021). Alarm call creates confusion. En: Shackelford, T. K., Weekes-Shackelford, V. A. (Eds.), *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (pp. 155–156). Springer.

Bryant, G. A. (2021). Vocal communication. En: Shackelford, T. K., Weekes-Shackelford, V. A. (Eds.), *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (pp. 8445–8448). Springer.

Buck, E. J., Brown, T., Zwicky, G., Derryberry, E. P., y Lipshutz, S. E. (2020). Species and sex differences in vocalizations between sex-role reversed shorebirds, Northern Jacana (*Jacana spinosa*) and Wattled Jacana (*J. jacana*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 132, 343–351.

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.

Catchpole, C. K., y Slater, P. J. (2008). *Bird song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press.

Chen, Z., y Wiens, J. J. (2020). The origins of acoustic communication in vertebrates. *Nature Communications*, 11, 1–8.

Clark, C. J. (2016). Locomotion-induced sounds and sonations: mechanisms, communication function, and relationship with behavior. En: Suthers, R. A., Fay, R. R., Fitch, W. T., Popper, A. N. (Eds.), *Vertebrate Sound Production and Acoustic Communication* (pp. 83–118). Springer.

Collias, N. E. (1952). The development of social behavior in birds. *The Auk*, 69, 127–159.

Cordeiro, A. F. d. S., Nääs, I. de A., da Silva Leitão, F., de Almeida, A. C. M., y de Moura, D. J. (2018). Use of vocalisation to identify sex, age, and distress in pig production. *Biosystems Engineering*, 173, 57–63.

Corvin, S., Massenet, M., Hardy, A., Patural, H., Peyron, R., Fauchon, C., y Mathevon, N. (2025). Nonlinear acoustic phenomena affect the perception of pain in human baby cries. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 380, 20240023.

Dawson, A., King, V. M., Bentley, G. E., y Ball, G. F. (2001). Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms*, 16, 365–380.

De La Rosa-Silva, E., Labra, A., y Hernández-Gallegos, O. (2023). Description of vocalizations from the endemic Mexican lizard, *Aspidoscelis costatus costatus* (Balsas Basin Whiptail). *Herpetological Conservation and Biology*, 18, 1–8.

De La Rosa-Silva, E., Labra, A., y Hernández-Gallegos, O. (2025). Distress vocalizations of *Aspidoscelis costatus costatus* (Squamata: Teiidae): when does this behavior occur in the ontogeny? *Current Zoology*, <https://doi.org/10.1093/cz/zoaf054>.

Díaz, S., y Labra, A. (2023). Exploring sound emission of the lizard *Pristidactylus valeriae*. *Animals*, 13, 1–11.

Doupe, A. J., y Kuhl, P. K. (1999). Birdsong and human speech: common themes and mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22, 567–631.

Erbe, C., Duncan, A., y Vigness-Raposa, K. J. (2022). Introduction to sound propagation under water. En: Erbe, C., y Thomas, J. A. (Eds.), *Exploring Animal Behavior Through Sound: Volume 1* (pp. 185–214). Springer Nature Switzerland.

Feng, N. Y., y Bass, A. H. (2016). “Singing” fish rely on circadian rhythm and melatonin for the timing of nocturnal courtship vocalization. *Current Biology*, 26, 2681–2689.

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.

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

Fitch, W. T., y Hauser, M. D. (2002). Unpacking “honesty”: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals. En: Simmons, A. M., Fay, R. R., y Popper, A. N. (Eds.), *Acoustic Communication* (pp. 65–137). Springer.

Fitch, W. T., Neubauer, J., y Herzog, H. (2002). Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour*, 63, 407–418.

Finton, C. J., Keesom, S. M., Hood, K. E., y Hurley, L. M. (2017). What’s in a squeak? Female vocal signals predict the sexual behaviour of male house mice during courtship. *Animal Behaviour*, 126, 163–175.

Font, E. (2025). Reptiles: misunderstood, maligned and mistreated. *The Ecological Citizen*, 8, 59–67.

Forsthofer, M., Schutte, M., Luksch, H., Kohl, H., Wiegrebe, L., y Chaugnaud, B. P. (2021). Frequency modulation of rattlesnake acoustic display affects acoustic distance perception in humans. *Current Biology*, 31, 4367–4372.

Frankenberg, E. (1982). Vocal behavior of the Mediterranean House Gecko, *Hemidactylus turcicus*. *Copeia*, 1982, 770–775.

Gans, C., y Maderson, P. F. A. (1973). Sound producing mechanisms in recent reptiles: Review and comment. *American Zoologist*, 13, 1195–1203.

Garson, P. J., y Hunter, M. L. (1979). Effects of temperature and time of year on the singing behavior of wrens *Troglodytes troglodytes* and great tits *Parus major*. *Ibis*, 121, 481–487.

Gerhardt, H. C., y Huber, F. (2002). *Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions*. University of Chicago Press.

Gingras, B., Boeckle, M., Herbst, C. T., y Fitch, W. T. (2013). Call acoustics reflect body size across four clades of anurans. *Journal of Zoology*, 289, 143–150.

Gómez-Benitez, A., Hernández-Gallegos, O., Lovell, B. R., Kadia, P., y Walker, J. M. (2020). Color pattern and body size variation in live *Aspidoscelis costatus costatus* (Squamata: Teiidae) from a protected enclave in southern Mexico. *Herpetological Conservation and Biology*, 15, 335–349.

Granados-González, G., Rheubert, J. L., Villagrán-SantaCruz, M., González-Herrera, M. E., Dávila-Cedillo, J. V., Gribbins, K. M., y Hernández-Gallegos, O. (2015). Male reproductive cycle in *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) from Tonatico, Estado de México, México. *Acta Zoologica – Stockholm*, 96, 108–116.

Greenfield, M. D. (2013). Evolution of communication. En: J. B. Losos (Ed.), *The Princeton Guide to Evolution* (pp. 655–662). Princeton University Press.

Greenfield, M. D. (2016). Evolution of acoustic communication in insects. En: Pollack, G. S., Mason, A. C., Popper, A. N. y Fay, R. R (Eds.), *Insect Hearing* (pp. 17–47). Springer International Publishing Switzerland.

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.

Hauser, M. D. (1996). *The Evolution of Communication*. Bradford/MIT Press.

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, J. (2023). Efecto antrópico en una población relicta de la lagartija *Aspidoscelis costatus* en la Zona Histórica de Los Fuertes en la Ciudad de Puebla, México. *Revista Latinoamericana de Herpetología*, 6, 145–148.

Hibbitts, T. J., y Whiting, M. J. (2007). Shouting the odds: vocalization signals status in a lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1169–1176.

Hoare, M., y Labra, A. (2013). Searching for the audience of the Weeping Lizard's distress call. *Ethology*, 199, 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.

Hörmann, D., Tschapka, M., Rose, A., y Knörschild, M. (2020). Distress calls of nectarivorous bats (*Glossophaga soricina*) encode individual and species identity. *Bioacoustics*, 30, 253–271.

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 Pough F. H. (Eds.), *Biology of the Reptilia* (pp. 25–91). Academic Press.

Jarvis, E. D. (2007). Neural systems for vocal learning in birds and humans: a synopsis. *Journal of Ornithology*, 148, 35–44.

Johnson, K. E., y Clark, C. J. (2020). Ontogeny of vocal learning in a hummingbird. *Animal Behavior*, 167, 139–150.

Jono, T., y Inui, Y. (2012). Secret calls from under the eaves: acoustic behavior of the Japanese House Gecko, *Gekko japonicus*. *Copeia*, 2012, 145–149.

Jorgewich-Cohen, G., Townsend, S. W., Rodrigues-Padovese, L., Klein, N., Praschag, P., Ferrara, C. R., Ettmar, S., Menezes, S., Pinatti-Varani, A., Serrano, J., y Sánchez-Villagra, M. R. (2022). Common evolutionary origin of acoustic communication in choanate vertebrates. *Nature Communications*, *13*, 1–8.

Kasumyan, A. O. (2008). Sounds and sound production in fishes. *Journal of Ichthyology*, *48*, 981–1030.

Kaplan, G. (2014). Animal communication. *WIREs Cognitive Science*, *5*, 1–17.

Kelley, D. B., Ballagh, I. H., Barkan, C. L., Bendesky, A., Elliott, T. M., Evans, B. J., Hall, I. C., Kwon, Y. M., Kwong-Brown, U., Leininger, E. C., Perez, E. C., Rhodes, H. J., Villain, A., Yamaguchi, A., y Zornik, E. (2020). Generation, coordination and evolution of neural circuits for vocal communication. *The Journal of Neuroscience*, *40*, 22–36.

K. Lisa Yang Center for Conservation Bioacoustics at the Cornell Lab of Ornithology. (2024). *Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software* (Version 1.6.5) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Disponible en <https://www.ravensoundsoftware.com/>

Köhler, J., Jansen, M., Rodríguez, A., Kok, P. J. R., Toledo, L. F., Emmrich, M., Glaw, F., Haddad, C. F. B., Rödel, M. O., Vences, M. (2017). The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa*, *4251*, 1–124.

Kroodsma, D. E., y Byers, B. E. (1991). The function(s) of bird song. *American Zoologist*, *31*, 318–328.

Kwiecien, O., Braun, T., Brunello, C. F., Faulkner, P., Hausmann, N., Helle, G., Hoggarth, J. A., Ionita, M., Jazwa, C. S., Kelmelis, S., Marwan, N., Nava-Fernandez, Nehme, C., Opel, T., Oster, J. L., Perşoiu, A., Petrie, C., Prufer, K., Saarni, S. M., Wolf, A., y Breitenbach, S. F. M. (2022). What we talk about when we talk about seasonality – a transdisciplinary review. *Earth-Science Reviews*, *225*, 103843.

Labra, A., Sufán-Catalán, J., Solis, R., y Penna, M. (2007). Hissing sounds by the lizard *Pristidactylus volcanensis*. *Copeia*, *2007*, 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.

Labra, A., Reyes-Olivares, C., y Weymann, M. (2016). Asymmetric response to heterotypic distress calls in the lizard *Liolaemus chiliensis*. *Ethology*, *122*, 758–768.

Ladich, F., y Winkler, H. (2017). Acoustic communication in terrestrial and aquatic vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, *220*, 2306–2317.

Ladich, F. (2018). Acoustic communication in fishes: temperature plays a role. *Fish and Fisheries*, *2018*, 598–612.

Lewis, R. N., Williams, L. J., Gilman, R. T. (2020). The uses and implications of avian vocalizations for conservation planning. *Conservation Biology*, 35, 50–63.

Liao, C. C., Shieh, B. S., y Chen, C. C. (2018). Air temperature influenced the vocal activity of birds in a subtropical forest in southern Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science*, 33, 291–304.

Lin, F-C., Lin, S-M., y Godfrey, S. S. (2024). Hidden social complexity behind vocal and acoustic communication in non-avian reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 379, 1–16.

Lister, B. C., y García, A. (1992). Seasonality, predation and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology*, 61, 717–733.

Locey, K. J., y Stone, P. A. (2008). Ontogenetic factors affecting diffusion dispersal in the introduced Mediterranean Gecko, *Hemidactylus turcicus*. *Journal of Herpetology*, 42, 593–599.

López-Moreno, A. E., Rheubert, J. L., Pérez-Almazán, C., Granados-González, G., Hernández-Hernández, L. E., Gribbins, K. M., y Hernández-Gallegos, O. (2016). Female reproductive cycle and clutch size of *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) from Tonatico, Estado de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 1336–1341.

Lupanova, A. S., y Egorova, M. A. (2015). Vocalization of sex partners in the House Mouse (*Mus musculus*). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 51, 324–331.

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.

Marcellini, D. L. (1974). Acoustic behavior of the gekkonid lizard, *Hemidactylus frenatus*. *Herpetologica*, 30, 44–52.

Martin, J. P., Doucet, S. M., Knox, R. C., y Mennill, D. J. (2011). Body size correlates negatively with the frequency of distress calls and songs of Neotropical birds. *Journal of Field Ornithology*, 82, 259–268.

Martin, K., Tucker, M. A., y Rogers, T. L. (2017). Does size matter? Examining the drivers of mammalian vocalizations. *Evolution*, 71, 249–260.

Martins, P. T., y Boeckx, C. (2020). Vocal learning: beyond the continuum. *PLoS Biology*, 18, 1–18.

Massenet, M., Mathevon, N., Anikin, A., Briefer, E. F., Fitch, W. T., y Reby, D. (2025). Nonlinear phenomena in vertebrate vocalizations: mechanisms and communicative functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 380, 1–8.

McCauley, S. J., Bouchard, S. S., Farina, B. J., Isvaran, K., Quader, S., Wood, D. W., y St. Mary, C. M. (2000). Energetic dynamics and anuran breeding phenology: highlights from a dynamic game. *Behavioral Ecology*, 11, 429–436.

McComb, K., y Reby, D. (2014). *Communication in Terrestrial Mammals*. University of Sussex.

McIntosh, B., Dudzinski, K. M., y Mercado, E. III. (2015). Do dolphins' whistles reveal their age and sex? *Animal Behavior and Cognition*, 2, 313–333.

Miller, P. J. O., Samarra, F. I. P., y Perthusion, A. D. (2007). Caller sex and orientation influence spectral characteristics of “two-voice” stereotyped calls produced by free-ranging killer whales. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 121, 1–6.

Milstead, W. W. (1961). Observations of the activities of small animals (Reptilia and Mammalia) on a quadrant in Southwest Texas. *The American Midland Naturalist*, 65, 127–138.

Muñoz-Manzano, J. A. (2010). *Dieta de Aspidoscelis costata costata (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México*. [Tesis de Licenciatura]. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México.

Nice, M. (1943). *Studies in the life history of the Song Sparrow. II. The behavior of the Song Sparrow and other Passerines*. Dover Publications.

Nieder, A., y Mooney, R. (2020). The neurobiology of innate, volitional, and learned vocalizations in mammals and birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375, 1–21.

Pepperberg, I. M. (2010). Vocal learning in Grey Parrots: a brief review of perception, production, and cross-species comparisons. *Brain and language*, 115, 81–91.

Pérez-Granados, C., y Schuchmann, K. L. (2021). Seasonal climate impacts on vocal activity in two Neotropical nonpasserines. *Diversity*, 13, 1–13.

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.

Pianka, E.R., y Vitt, L.J. (2003). Lizard Diversity. En: Pianka, E. R., y Vitt, L. J. (Eds.), *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity* (pp. 143–239). University of California Press.

Pincheira-Donoso, D., y Núñez, H. (2005). Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropicuridae: Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 59, 7–486.

Regalado, R. (2003). Roles of visual, acoustic, and chemical signals in social interactions of the Tropical House Gecko (*Hemidactylus mabouia*). *Caribbean Journal of Science*, 39, 307–320.

Reichmuth, C., y Casey, C. (2014). Vocal learning in seals, sea lions, and walruses. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 66–71.

Rendon, N. M., Keesom, S. M., Amadi, C., Hurley, L. M., y Demas, G. E. (2015). Vocalizations convey sex, seasonal phenotype, and aggression in a seasonal mammal. *Physiology & Behavior*, 152, 143–150.

Reyes-Olivares, C., y Labra, A. (2017). Emisión de sonidos en lagartos nativos de Chile: el estado del arte. *Boletín Chileno de Herpetología*, 4, 1–9.

Rivera, J. O., Roelke, C. E., y Fujita, M. K. (2024). *Aspidoscelis scalaris* (Plateau Spotted Whiptail). Behavior. *Herpetological Review*, 55, 96.

Rose, A. (2013). Changes in canyon wren vocalizations in advance of the breeding season. *Ursidae: The Undergraduate Research Journal at the University of Northern Colorado*, 2, 1–11.

Rubio-Blanco, T. (2007). *Sobrevivencia, crecimiento y termorregulación de Aspidoscelis costata en Tonatico, 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. (2021). Vocalization by extant nonavian reptiles: a synthetic overview of phonation and the vocal apparatus. *The Anatomical Record*, 304, 1478–1528.

Santana, E. M., Mendoza-Henao, A. M., y Goyes-Vallejos, J. (2025). The 'silent' half: diversity, function and the critical knowledge gap on female frog vocalizations. *Proceedings of the Royal Society B*, 292, 1–13.

Sasaki, E., Tomita, Y., y Kanno, K. (2020). Sex differences in vocalizations to familiar or unfamiliar females in mice. *Royal Society Open Science*, 7, 1–9.

SEMARNAT. (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental- especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo*. Ciudad de México, México, Diario Oficial de la Federación.

Stoeger, A. S., y Manger, P. (2014). Vocal learning in elephants: neural bases and adaptive context. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 101–107.

Tauber, E. S., Rojas-Ramírez, J., y Hernández-Peón, R. (1967). Electrophysiological and behavioral correlates of wakefulness and sleep in the lizard, *Ctenosaura pectinata*. *Electroencealography and Clinical Neurophysiology*, 24, 424–433.

Templeton, C. N., y Greene, E. (2007). Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 5479–5482.

Tokuda, I. T. (2018). Non-linear dynamics in mammalian voice production. *Anthropological Science*, 126, 35–41.

Turner, C. R., Spike, M., y Magrath, R. D. (2023). The evolution of eavesdropping on heterospecific alarm calls: relevance, reliability, and personal information. *Ecology and Evolution*, 13, 1–16.

Tyack, P. L. (2016). Vocal learning and auditory-vocal feedback. En: Suthers, R. A., y Popper, A. N. (Eds.), *Vertebrate Sound Production and Acoustic Communication* (pp. 261–295). Springer.

Tyack, P. L. (2020). A taxonomy for vocal learning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375, 1–10.

Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., y Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests, adaptative significance, and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology*, 24, 353–377.

Van Zele, N., Nicot, T., Lengagne, T., Ksas, R., y Lourdais, O. (2024). Physiological costs of warning: defensive hissing increases metabolic rate and evaporative water loss in a venomous snake. *Physiology & Behavior*, 287, 1–9.

Vergne, A. L., Pritz, M. B., y Mathevon, N. (2009). Acoustic communication in crocodylians: from behaviour to brain. *Biological Reviews*, 84, 391–411.

Vernes, S. C., y Wilkinson, G. S. (2020). Behavior, biology and evolution of vocal learning in bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375, 1–10.

Warren, M. R., Spurrier, M. S., Roth, E. D., y Neunuebel, J. P. (2018). Sex differences in vocal communication of freely interacting adult mice depend upon behavioral context. *PLoS One*, 13, 1–22.

Wells, K. D. (2007). Anuran Vocal Communication. En: Wells, K. D. (Ed.), *The Ecology and Behavior of Amphibians* (pp. 268–337). The University of Chicago Press.

Whitham, J. C., y Miller, L. J. (2024). Utilizing vocalizations to gain insight into the affective states of non-human mammals. *Frontiers in Veterinary Science*, 11, 1–12.

Wilson, L. D., Mata-Silva, V., y Johnson, J. D. (2013). A conservation reassessment of the reptiles in Mexico based on the EVS measure. *Amphibian and Reptile Conservation*, 7, 1–47.

Wolda, H. (1978). Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, *47*, 369–381.

Zhang, F., Zhao, J., y Feng, A. S. (2017). Vocalizations of female frogs contain nonlinear characteristics and individual signatures. *PLoS ONE*, *12*, e0174815.

Zhang, Y., Zhou, L., Zuo, J., Wang, S., y Meng, W. (2023). Analogies of human speech and bird song: from vocal learning behavior to its neural basis. *Frontiers in Psychology*, *14*, 1–11.

Zhou, L. Zhao, L-H., Li, H., Wang, T., Shi, H., y Wang, J. (2022). Underwater vocalizations of *Trachemys scripta elegans* and their differences among sex-age groups. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, 1–13.

Zhou, L., Lei, J., Zhai, X., Lu, N., Shi, H., y Wang, J. (2023a). Diversity of underwater vocalizations in Chinese Soft-Shelled Turtle (*Pelodiscus sinensis*). *Animals*, *13*, 1–13.

Zhou, L., Lei, J., Zhai, X., Shi, H. y Wang, J. (2023b). Chinese striped-neck turtles vocalize underwater and show differences in peak frequency among different age and sex groups. *PeerJ*, *11*, 1–20.

ANEXOS

Artículo publicado de Maestría

De La Rosa-Silva, E., Labra, A., y Hernández-Gallegos, O. (2025). Distress vocalizations of *Aspidoscelis costatus costatus* (Squamata: Teiidae): when does this behavior occur in the ontogeny? *Current Zoology*, <https://doi.org/10.1093/cz/zoaf054>

Link: https://academic.oup.com/cz/advance-article/doi/10.1093/cz/zoaf054/8234092?utm_source=advanceaccess&utm_campaign=cz&utm_medium=email

Distress vocalizations of *Aspidoscelis costatus costatus* (Squamata: Teiidae): when does this behavior occur in the ontogeny?

Edgar De La Rosa-Silva^{a,*} , Antonieta Labra^b  and Oswaldo Hernández-Gallegos^a 

^aLaboratorio de Herpetología, Facultad de Ciencias, Instituto Literario 100, Colonia Centro, Código Postal 50000, Toluca, Estado de México, Universidad Autónoma del Estado de México, México

^bCenter for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), Department of Biosciences, University of Oslo, P.O. Box 1066 Blindern, Oslo NO-0316, Norway

*Address correspondence to Edgar De La Rosa-Silva. E-mail: edgardelarosasilva@gmail.com.

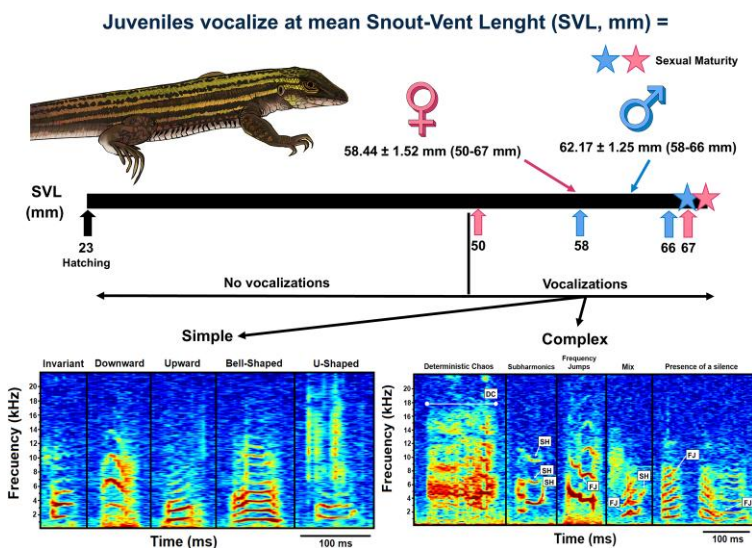
Handling editor: Zu-Shi Huang

Abstract

Vocal sound production has been reported in juveniles of mammalian, avian, and nonavian sauropsid lineages. In this last taxon, studies concerning the ontogenetic development of vocalizations have mainly been focused on Crocodylia and Testudines. Less is known about Squamata, though this behavior has been recognized in a few juvenile gecko species, albeit only characterized in the Mediterranean House Gecko (*Hemidactylus turcicus*). In the present study, we identified the vocalizations emitted by the juvenile Balsas Basin Whiptail lizard (*Aspidoscelis costatus costatus*), a species endemic to Mexico. We sought to characterize the spectro-temporal variables of the juveniles' calls and determine whether these vocalizations occur during early ontogeny or are associated with a minimum snout-vent length. The study included 74 individuals (41 hatchlings, 33 juveniles); only 21 juveniles vocalized (16 females and 5 males). The calls possessed simple and complex modulation patterns and were only emitted when the individuals were seized. Thus, we classified them as distress calls. Sound production occurs before the first year of life. However, hatchlings did not vocalize, and individuals required a minimum snout-vent length to emit sound. Three nonmutually exclusive hypotheses are proposed to interpret these findings: 1) the vocal structure responsible for sound production develops during ontogeny; 2) juveniles do not have enough energy to vocalize, as this energy is primarily allocated for growth and maturation; and 3) juveniles only vocalize once an adequate size has been obtained, which allows calls to reach an effective intensity and/or duration.

Key words: behavior, development, distress calls, juveniles, predation.

Graphical Abstract



Received: 20 February 2025; accepted: 11 August 2025

© The Author(s) 2025. Published by Oxford University Press on behalf of Editorial Office, Current Zoology.

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial License (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>), which permits non-commercial re-use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited. For commercial re-use, please contact reprints@oup.com for reprints and translation rights for reprints. All other permissions can be obtained through our RightsLink service via the Permissions link on the article page on our site—for further information please contact journals.permissions@oup.com.

Vocal sound production in tetrapods is a feature present in all its lineages (Bradbury and Vehrencamp 1998), amphibians, avian and nonavian sauropsids (hereafter reptiles), as well as mammals (Köhler et al. 2017; Lewis et al. 2021; Russell and Bauer 2021). This sound production is innate (Nieder and Mooney 2020; Zhang et al. 2023), although in some bird and mammal lineages, certain types of vocalizations need to be learned, allowing animals to incorporate sounds with specific characteristics of the group/population in their repertoire, which facilitates their communication (Mooney 2020). This behavior has been reported in parrots (Pepperberg 2010) and cetaceans (Zamorano-Abramson et al. 2023), to mention a few examples.

Among reptiles, significant attention has been given to sound production across the ontogeny in Crocodylia (Mathevon et al. 2013; Chabert et al. 2015; Russell and Bauer 2021). These ubiquitous calls occur while hatchlings are still inside the egg and are especially prevalent during the early stages of their life. Vocal activity decreases throughout ontogeny, although juvenile calls continue shortly before sexual maturity is reached, giving way to adult vocalizations (Vergne et al. 2009; Reber 2018). The juvenile calls can be divided into 3 types: 1) hatching calls: produced just before and after egg emergence, which provide hatchlings with cues that aid in synchronizing their hatching, triggering a response in the mother to assist them by digging the nest (Vergne et al. 2009; Delbosc et al. 2025); 2) contact calls: allow hatchlings and juveniles to maintain cohesion while moving in groups or foraging (Campbell 1973; Vergne et al. 2009, 2012), and 3) distress calls: emitted by young crocodylians to summon the mother so that she may protect them from a potential predator (Reber 2018). It is worth noting that distress calls may also be found in other taxa and are produced by the organism when a predator seizes, captures, or attacks it (Magrath et al. 2015; Wu et al. 2018; Hörmann et al. 2021).

Vocalizations have also been reported early in the ontogeny of different taxa within the order Testudines (Ferrara et al. 2019; Charrier et al. 2022; Jorgewich-Cohen et al. 2022). These occur in embryos, hatchlings, and juveniles of marine (Ferrara et al. 2014a, 2014b; Ferrara et al. 2019; McKenna et al. 2019; Monteiro et al. 2019), as well as freshwater turtles (Giles et al. 2009; Ferrara et al. 2013; Jorgewich-Cohen et al. 2024, 2025). As per Ferrara et al. (2019) and Jorgewich-Cohen et al. (2024), vocalizations found in turtle embryos and hatchlings could serve different functions: 1) prehatch vocalizations could synchronize hatching behavior; 2) after hatching, sounds may synchronize the digging efforts to reduce energy expenditure; and 3) once underwater, vocalizations may be used by hatchlings to gather close together.

Much less information is available on this behavior during early ontogeny in the order Squamata (Russell and Bauer 2021). In the clade Gekkota, it is known that juveniles of the Asian House Gecko (*Hemidactylus frenatus*; Hopkins et al. 2020) and the Leopard Gecko (*Eublepharis macularius*; Landová et al. 2013) vocalize, with the latter doing so after being disturbed and unable to flee from a predator. Frankenberg (1982) indicated that juveniles of the Mediterranean House Gecko (*Hemidactylus turcicus*) vocalize when approached by adults; these vocalizations are loud, lacking both modulation patterns and harmonics, although they become increasingly harmonious as the threat, adults, get closer to the young.

In contrast, and as far as we know, no reports or analyses of calls emitted by hatchlings or juveniles exist in the clade

Unidentata. It is no surprise, however, as vocalizations found in adults of this clade are already quite cryptic and seldom studied. Reports for adults of a few species of some families of the Unidentata clade show that they may exhibit this behavior during social encounters (Russell and Bauer 2021). For example, during agonistic encounters between males, the Argentine Black and White Tegu (*Salvator merianae*) emits sibilated sounds (Winck and Cechin 2008), whereas the Graham's Anole (*Anolis grahammi*) utters squeaks (Milton and Jenssen 1979).

Oral sound production in Unidentata, however, is mainly exhibited under predation risk (Labra et al. 2013). In Crotaphytidae, the Long-nosed Leopard Lizard (*Gambelia wislizenii*) produces vocal sounds described as similar to moans or wails when alarmed or threatened by a predator, especially if individuals have a low body temperature, leaving them unable to rapidly escape to avoid predation (Wever 1966; Crowley and Pietruzka 1983). In Dactyloidae, at least 6 species of *Anolis* emit vocalizations when captured or handled (10 other species vocalize under uncertain contexts; Ruibal 1964; Williams et al. 1965; Myers 1971; Milton and Jenssen 1979), and *A. grahammi* utters grunts and wails at being seized (Milton and Jenssen 1979). Hartdegen et al. (2001) report the calls emitted by the Red-Eyed Crocodile Skink (*Tribolonotus gracilis*; Scincidae) when caught; females were also observed vocalizing when detecting a potential threat to their eggs, showcasing parental care. Then, the Liolaemidae's Weeping Lizard (*Liolaemus chiliensis*) vocalizes after being captured (Labra et al. 2013), as well as members of other lizard families, including Lacertidae (e.g., the Algerian *Psammotromus*, *Psammotromus algeris*; Baeckens et al. 2019), and Teiidae, such as *Aspidoscelis* (e.g., Milstead 1961; Campbell 1969; Bowker 1980; De La Rosa-Silva et al. 2023; Rivera et al. 2024).

All individuals of the Balsas Basin Whiptail, *Aspidoscelis costatus costatus*, incited to vocalize by De La Rosa-Silva et al. (2023), were adults. We recently, however, noted that some juveniles emit calls when grasped. Based on these observations, we intend to analyze the spectro-temporal variables of juvenile vocalizations in this species and determine whether vocalizations occur early in ontogeny or whether sound production is associated with a minimum snout-vent length (SVL). Additionally, we evaluate the effect of SVL on calls, considering data from juveniles and adults (using information from De La Rosa-Silva et al. 2023). Finally, given that temperature influences the vocalizations of the species, as observed by De La Rosa-Silva et al. (2023), we aim to assess whether it has any impact on juvenile calls.

Materials and Methods

Study area

The research was conducted within an urban zone spanning approximately 2,700 m², located next to a bitumen driveway (Federal Highway 55) in the municipality of Ixtapan de la Sal, Estado de México, México. This area was chosen as it had previously been sampled to capture adult specimens of *A. costatus costatus* (De La Rosa-Silva et al. 2023). The study site has a well-defined seasonality characterized by a wet season from June to mid-September and a dry season from around mid-September to May (Hernández-Gallegos and Domínguez-Vega 2012). Gravid females of *A. costatus costatus* lay eggs seasonally from June to September during the wet season

(Hernández-Gallegos et al. 2020). Hatchlings emerge mainly from August to November, with juveniles present from September to May (Rubio-Blanco 2007). We collected lizards in November 2022 (2 days), April 2023 (3 days), May 2023 (1 day), and September 2023 (1 day). In addition, we included individuals collected as eggs from several wild nests that hatched in the laboratory in August 2019.

Capture of juveniles and procurement of biometric data

On each field trip, we searched for lizards from 8 AM to 2 PM. The team consisted of 5 people; thus, our study involved 210 h of exploration. We only considered sexually immature individuals of both sexes of 2 developmental stages. The hatchling stage (hereby class I) corresponds to a SVL of less than 45 mm (Gómez-Benitez et al. 2020), with a prominent ventral scar. Conversely, the juvenile stage (hereby class II) has a SVL of 46–66 mm for males and 46–67 mm for females (Gómez-Benitez et al. 2020). We considered an adult to be an individual with a SVL equal to or larger than 67 mm for males and 68 mm for females (Granados-González et al. 2015; López-Moreno et al. 2016). We captured lizards by hand, seizing them underneath rocks early in the morning or while they were active, foraging, or thermoregulating. After capture, each lizard was placed individually in a herpetological bag and rested on a warm surface for 10 min before inducing vocalizations, avoiding overheating it.

In total, we tested 74 individuals: class I = 41: 12 in August (hereby 1-month-old; 7 ♀, five ♂), 7 during September (2-month-old; 4 ♀, 3 ♂), 22 in November (4-month-old; 9 ♀, 13 ♂), and class II = 33: 4 in November (1 ♀, 3 ♂), and 29 in April–May (9- and 10-months-old; 21 ♀, 8 ♂). Lizard age was proposed under the assumption that hatching took place in August due to the 12 individuals that hatched in the laboratory during that month. It should be noted that age could vary mildly, as hatchlings are reported to be present from August to November (Rubio-Blanco 2007).

We stimulated individuals to vocalize using a modified protocol of De La Rosa-Silva et al. (2023). It entails carefully gripping an individual by the torso before giving gentle strokes to its snout and head for 3 min. To reduce stress, we made 2 short pauses of 10 s, after 50 s of stimulation; thus, the total recording time was 2 min, 40 s. A Tascam® DR-05 digital recorder with a protective cover over the microphone to muffle external sounds was placed about 10 cm from the lizard's snout to register the vocalizations. All recordings were made inside a motorized vehicle to minimize the effects of external sounds. In the case of those individuals hatched in the laboratory, we kept the protective cover of the microphone to standardize the technique, even though the recordings were done in the laboratory. We minimized extrinsic noise by proceeding in the mornings (9–10 AM) when there was little or no human activity.

At the end of the call acquisition session, we registered the lizard's body temperature using a Miller and Weber® cloacal thermometer. We sought to keep the temperature within an optimal threshold (30–38 °C, Rubio-Blanco 2007 for *A. costatus costatus*) to prevent shifts in behavior stemming from the temperature (De La Rosa-Silva et al. 2023). Nevertheless, we tested whether temperature modulated the acoustic variables recorded. We then measured the lizard's

SVL with a plastic ruler. Individuals were sexed using the technique detailed by Ashton (2003), determining the presence of post-cloacal scales, as these are only visible in males. After all the measurements were taken, individuals were released in healthy conditions at their exact collection points no later than 1 h after their capture. The hatchlings from August 2019 were also freed in the area where we found their nests.

To reduce stress or potential harm to the lizards, they were not grasped by the tail, preventing autotomy. Then, letting them rest on a herpetological bag after being seized sought to reduce stress due to handling (Labra 2011). The stimulation protocol was based on Labra et al. (2013), who reported no ill effects on the *L. chiliensis* individuals recorded. Additionally, the same investigator (E.R-S) performed the vocal stimulation in all instances. Although an accurate measure of the force applied cannot be provided, contact with the lizards was kept to a minimum in strength and surface area to avoid altering the lizard's body temperature. We chose a total stimulation period of 3 min to maximize data acquisition while minimizing distress for the animal. Although we did not detect any anomalies during this process, we were prepared to suspend the stimulation if any change in the lizard was detected.

Analysis of vocalizations

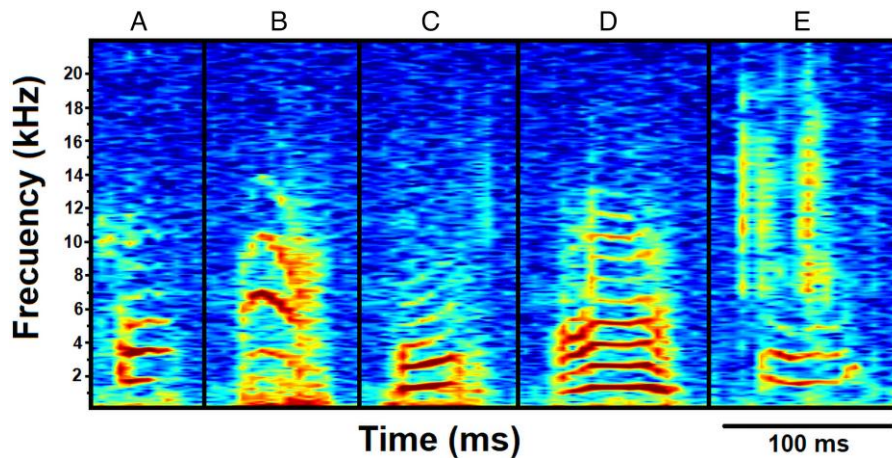
We characterized the vocalizations stored in .WAV files (96 kHz, 16 bits) using Raven® Pro 1.6, employing a short-time Fourier transformation, with a Hanning window length of 512 points and an overlap of 50% (Díaz and Labra 2023). Following the classification established by De La Rosa-Silva et al. (2023), we measured different spectro-temporal variables at the beginning of the vocalization (see Table 1 for definitions): fundamental frequency (FF; kHz), dominant frequency (DF; kHz), and the number of harmonics. The remaining variables, duration (s), maximum frequency (kHz), delta frequency (kHz), aggregate entropy (bits), and bandwidth (90%, kHz), were quantified considering the entire vocalization (for more details, see De La Rosa-Silva et al. 2023). Calls were characterized as simple or complex based on the absence or presence of non-linear phenomena (NLP), respectively. The modulation patterns of simple calls were classified by measuring the FF at the beginning, middle, and end of the call (see Figure 1 for a description of the simple modulation patterns considered). Complex calls, on the other hand, are vocalizations which contain NLPs: acoustic transitions both rapid and qualitative, which occur when the vocal folds, or similar structures, vibrate asynchronously as sound is emitted (Fitch et al. 2002; Tokuda 2018). The categorization of each complex modulation pattern was based on the NLP type observed (see Figure 2).

Statistical analysis

Call variables and the morphological data are presented as mean ± standard error (SE). To standardize each individual for the call statistical tests, we used the average of each of its calls. We conducted a parametric 2-way ANOVA considering the 74 individuals to determine differences in SVL across months and sexes, followed by a Tukey's multiple range test. A non-parametric Mann–Whitney test was used to determine whether the SVL averages of the juveniles that vocalized differed between sexes. Additionally, Pearson's correlation

Table 1. Definitions of the acoustic variables measured in the calls of juvenile Balsas Basin Whiptails (*Aspidoscelis costatus costatus*), endemic to México

Variable	Definition
Duration (s)	The amount of time during which a vocalization lasts
Fundamental frequency (kHz)	The basal or lowest harmonic found in a vocalization, from which all other harmonics are multiples of
Dominant frequency (kHz)	The harmonic which contains the most amount of energy in the vocalization
Maximum frequency (kHz)	The maximum power in a vocalization transpires in this harmonic
Delta frequency (kHz)	Contrasts the lower and upper frequency limits within a vocalization
Aggregate entropy (bits)	Evaluates the energy distribution within a vocalization by assessing the disorder in the sound. The higher the values, the more chaos within the vocalization
Bandwidth (90%, kHz)	Contrasts the 5% and 95% frequencies found in a vocalization
Number of harmonics	Refers to the sum of all harmonics within a vocalization

**Figure 1.** Spectrograms showing the 5 simple modulation patterns identified in the juveniles' calls of the Balsas Basin Whiptail (*Aspidoscelis costatus costatus*). (A) invariant (the FF remains constant; deviation of less than 4% in the FF), (B) downward (the FF diminishes progressively), (C) upward (the FF increases progressively), (D) bell-shaped (the FF has its highest increase up to the middle of the call, then decreases), and (E) u-shaped (the FF decreases significantly up to the middle of the call, then increases).

coefficients were used to determine whether SVL modulates the acoustic variables, considering juvenile and adult vocalizations, the latter obtained from De La Rosa-Silva et al. (2023). This test was also implemented to explore whether temperature could influence the vocal behavior. The statistical tests were performed using STATGRAPHICS® Centurion XVII and were considered significant if $P < 0.05$.

Results

Of the 74 juveniles tested, only the 9- to 10-month-old juveniles vocalized: from the 29 collected individuals of this age, 21 emitted sounds (72.4%), corresponding to 16 females (76.2%) and 5 males (23.8%). Some of these individuals also vocalized directly after being captured or while we measured their morphological variables, and a male emitted a call a few seconds after the 3 min of recordings. None of these vocalizations were included in the analyses. During stimulation, most emissions (97.8%) occurred when the juveniles had their mouths closed, except for 1 female, which vocalized with her mouth open. Lizards also attempted to escape, writhing and thrashing on the investigator's grasp and using their tails to lash out; bite attempts were rarely observed.

Juveniles emitted a total of 46 vocalizations. Most individuals produced more than 1 vocalization (52.4%), with a female uttering up to 7 calls. As shown in Table 2, the calls had a short duration and few harmonics. Furthermore, calls

exhibited simple (Figure 1; Supplementary Audio 1) and complex modulation patterns (Figure 2; Supplementary Audio 2), although most of the 46 calls (69.6%) were complex. As shown in Table 3, the most frequent patterns observed in simple and complex calls were downward and deterministic chaos, respectively. We discerned that 15 (11 females, 4 males) out of 21 lizards emitted at least 1 complex vocalization. One complex call exhibited a brief break of 0.019 s (Figure 2E).

Lizards grew over the months (Figure 3; $F_{3,73} = 135.25$, $P < 0.0001$), without difference between sexes ($F_{1,73} = 0.21$, $P = 0.65$), and there was no interaction between these 2 factors ($F_{3,73} = 0.52$, $P = 0.67$). On average, lizards began vocalizing when they reached a mean SVL of 58.44 ± 1.52 mm (range, 50–67) for females and 62.17 ± 1.25 mm (range, 58–66) for males. This mean size, however, was similar between the sexes ($U = 32.0$, $P = 0.25$).

Considering the data for juveniles and adults, as recorded by De La Rosa-Silva et al. (2023), SVL modulates certain spectro-temporal variables. SVL showed a negative relation with fundamental and maximum frequency, whereas a positive relation with delta frequency and the number of harmonics was seen. The duration, DF, aggregated entropy, bandwidth, and number of complex vocalizations showed no association with SVL (Table 2). On the other hand, temperature showed a positive correlation with DF ($r = 0.684$; $P = 0.01$); no other variable correlated with temperature ($P > 0.05$ in all cases).

Discussion

Our study confirms that juveniles, but not hatchlings, of *A. costatus costatus* vocalize; thus, oral sound production in this species is not an exclusive behavior of adults (De La Rosa-Silva et al. 2023). Due to the presence of both simple and complex modulation patterns, we can infer that there are anatomical structures that modulate sound production in juveniles, since these modulations require a vocal structure (e.g., oscillators such as air sacs, vocal folds, or membranes) to regulate the air release (Fitch et al. 2002; Russell and Bauer 2021).

We classify the vocal production of the juvenile lizards as distress calls because 1) individuals were only observed to emit sounds when seized or captured, never showcasing other antipredator vocal responses, such as alarm calls (i.e., vocalizations emitted upon detecting a potential danger, such as a predator; Berthet and Zuberbühler 2020) and 2) lizards display antipredator behavior like escape attempts during sound production. Both characteristics are consistent with what has been reported in other species that exhibit distress calls (Labra et al. 2013; Magrath et al. 2015; Hörmann et al. 2021).

The presence of NLPs in vertebrates has been linked to high arousal levels, which primarily stem from stressful contexts

(Massenet et al. 2025), coding aggressive (Anikin et al. 2021), pain (Corvin et al. 2025), and/or fearful (Blesdoe and Blumstein 2014) responses. These become especially alarming if deterministic chaos is involved (Terrade et al. 2025). The higher number of complex vocalizations compared with simple calls, with most of the modulation patterns being deterministic chaos, suggests a fear reaction of *A. costatus costatus* to the stimulation. Ruiz-Monachesi and Labra (2020), for example, observed heightened fear responses in *L. chiliensis* lizards when exposed to complex calls of conspecifics, in contrast to simple calls.

Individuals of *A. costatus costatus* exhibit vocal sound production under predation risk, although the exact function of this behavior remains unclear; whether it benefits the sender, conspecifics, or modulates the response of the potential predator (e.g., Branch and Freeberg 2012; Hoare and Labra 2013). Beyond this unresolved question, another must be addressed: why do lizards not emit distress calls earlier in the ontogeny? We propose 3 nonmutually exclusive hypotheses to explain these observations.

First, we propose that the vocal structure involved in the sound production of *A. costatus costatus*, regardless of its nature, does not fully mature until the individuals reach a specific body size. For example, in green-rumped parrotlets (*Forpus*

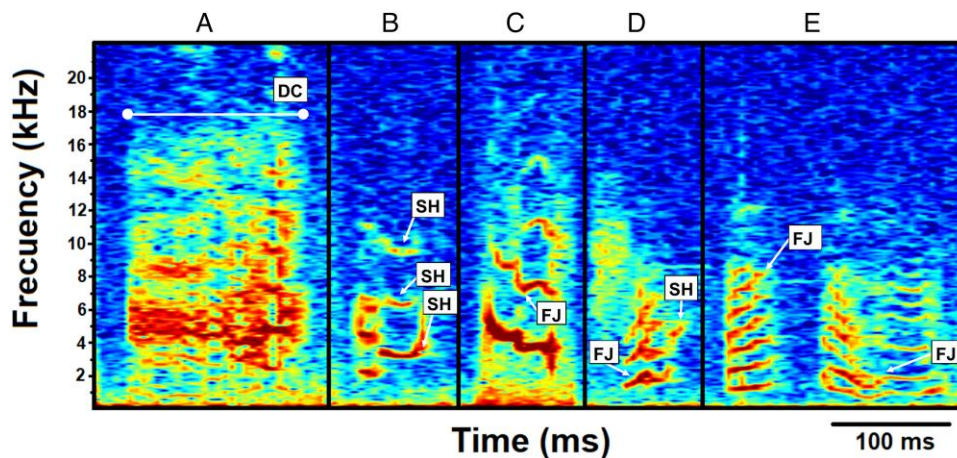


Figure 2. Spectrograms showing 3 complex modulation patterns identified in the juveniles' calls of the Balsas Basin Whiptail (*Aspidoscelis costatus costatus*). (A) deterministic chaos (DC; the call has additional, non-arbitrary auditory elements), (B) subharmonics (SH; the main spectral components possess secondary constituents among them) indicated by the arrows, (C) frequency jump (FJ; sudden change of the frequency in the call). Some vocalizations had more than 1 pattern, (D) a mix with frequency jumps and subharmonics. In addition, 1 call included a silence (E), a break in between a frequency jump.

Table 2. Mean (\pm SE, standard error; Range, minimal and maximal value) of the spectro-temporal variables recorded in the distress calls emitted by juveniles and adults of the Balsas Basin Whiptail (*Aspidoscelis costatus costatus*). The statistical values (r and P) of the correlations with SVL and spectro-temporal variables of both juveniles and adults are also presented. Statistically significant values are highlighted in bold.

Variable	Juveniles mean \pm SE (range)	N	Adults mean \pm SE (range)	N	Statistical values
Duration (s)	0.05 \pm 0.01 (0.03–0.16)	21	0.14 \pm 0.03 (0.04–0.36)	11	$r = 0.349$, $P = 0.05$
Fundamental Frequency (kHz)	3.11 \pm 0.48 (0.17–5.86)	13	1.65 \pm 0.12 (1.32–2.27)	9	$r = -0.482$, $P = 0.02$
Dominant Frequency (kHz)	3.89 \pm 0.54 (0.17–6.8)	13	2.76 \pm 0.35 (1.38–4.31)	9	$r = -0.330$, $P = 0.13$
Maximum Frequency (kHz)	4.04 \pm 0.30 (1.81–7.15)	21	2.32 \pm 0.28 (0.95–4.05)	11	$r = -0.491$, $P = 0.004$
Delta Frequency (kHz)	8.95 \pm 0.87 (1.18–15.20)	21	12.5 \pm 1.51 (6.89–21.23)	11	$r = 0.370$, $P = 0.04$
Aggregated Entropy (bits)	4.67 \pm 0.16 (3.05–5.93)	21	4.9 \pm 0.25 (4.18–7.08)	11	$r = 0.026$, $P = 0.89$
Bandwidth (90%, kHz)	3.98 \pm 0.42 (0.60–6.55)	21	3.88 \pm 1.1 (1.1–1.47)	11	$r = -0.018$, $P = 0.92$
Number of Harmonics	2.80 \pm 0.39 (1–6)	13	7.6 \pm 0.8 (4.0–11.0)	9	$r = 0.759$, $P < 0.001$
Number of Complex Vocalizations	1.52 \pm 0.29 (0–5)	21	1.73 \pm 0.38 (1–5)	11	$r = 0.156$, $P = 0.40$
	Percentage: 69.6%		Percentage: 79.2%		

N = sample size (number of individuals that vocalized). The sample size differs in several instances due to the unfeasibility of estimating these variables in calls with complex modulation patterns (e.g., deterministic chaos). The adult data were obtained from De La Rosa-Silva et al. (2023). Finally, the percentages indicate the amount of complex modulation patterns observed when compared to the total number of recorded vocalizations.

Table 3. Number and percentage in which the simple and complex modulation patterns were registered in the 46 distress calls produced by juveniles of the Balsas Basin Whiptail (*Aspidoscelis costatus costatus*)

Simple modulation patterns	Number of instances	Percentages
Invariant	2	4.4
Downward	5	10.8
Upward	1	2.2
Bell-shaped	3	6.5
U-shaped	3	6.5
Total	14	30.4
Complex modulation patterns	Number of instances	Percentages
Deterministic Chaos	22	47.8
Subharmonics	5	10.9
Frequency Jump	4	8.7
Mix	1	2.2
Total	32	69.6

For more information on these patterns, see [Figures 1](#) and [2](#), respectively.

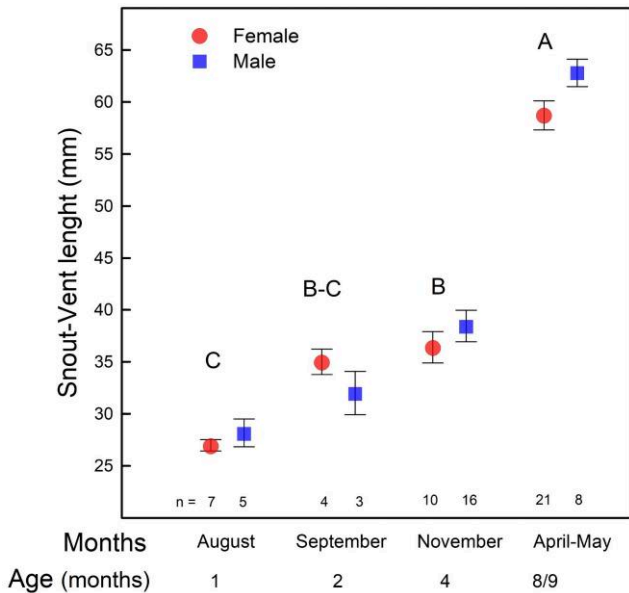


Figure 3. Mean (\pm SE, standard error) snout-vent length (SVL, mm) per month (and age) of the hatchlings and juveniles of the Balsas Basin Whiptail (*Aspidoscelis costatus costatus*). n = sample size; number of females and males per month. The 9- and 10-month-old juveniles were the largest (April–May; letter A; $P < 0.0001$) and significantly different from the younger individuals: 4-month-olds (November; letter B), 2-month-olds (September; letters B–C), and 1-month-olds (August; letter C).

passerinus), [Berg et al. \(2013\)](#) examined the physiological and vocal ontogeny, noticing short, high-pitched vocalizations that featured more NLPs from 0 to 13 days of age, when the neural pathways, skeleton, and muscles are still developing in the functional structures they have as adults. Moreover, in the case of the studied species, the short duration of the juvenile calls could also be explained by the relatively small size of the respiratory system, which is still developing as the lizard grows, as seen in bird chicks ([Vleck and Bucher 1998](#)).

The second hypothesis is related to the energy involved in sound production. [Van Zele et al. \(2024\)](#) determined that the emission of warning hisses by the long-nosed viper (*Vipera ammodytes*) entailed an increment in energy expenditure and water loss due to the muscular activity

involved during this behavior. Under this context, juveniles of *A. costatus costatus* may not have sufficient energy availability to vocalize, unlike adults. Previous studies that explored the development of *A. costatus costatus* found that juveniles reach sexual maturity 1 year after hatching, experiencing an increased growth rate (0.317 mm per day) during the wet season (June to mid-September), when resources (e.g., basking sites, food, water) are better and/or more abundant for lizards ([Rubio-Blanco 2007](#); [Hernández-Gallegos and Domínguez-Vega 2012](#)). The growth rate decreases during the dry season (mid-September to May), likely due to depletion in resource availability ([Rubio-Blanco 2007](#)). In this context, we propose that juveniles allocate energy to mature into reproductive adults as fast as possible and that the development of the vocal structure is delayed until later in the ontogeny; thus, energy is only allocated toward vocal sound production late during the dry season, once the juveniles are at least 8 to 9 months of age. A fast growth rate is a strategy observed in different *Aspidoscelis* species ([Ramírez-Bautista et al. 2000](#); [Hernández-Gallegos 2004](#)), including *A. costatus costatus*, which exhibits low annual survival rates, with an average lifespan in the wild of 1 to 2 years ([Rubio-Blanco 2007](#)). Nevertheless, individuals in the studied population have been recorded to live up to 5 years ([Hernández-Gallegos et al. 2023](#)).

A final hypothesis is that the studied lizard may only vocalize until juveniles reach a specific size, when calls are loud enough or have enough duration to be effective. [Forti et al. \(2018\)](#) determined that body size in anuran species correlated with the occurrence of distress calls; small species are unable to sustain vocal sound production for a sufficient duration and/or at high enough intensity, so they either lose or never develop this behavior.

Albeit it was determined not to be statistically significant, it is interesting that the minimum SVL at which juvenile females of *A. costatus costatus* start to vocalize is lower than in males (i.e., 50 and 58 mm, respectively). Moreover, a female produced the most vocalizations during stimulation, a total of 7, and comparatively, more females than males vocalized. These observations may imply that juvenile females physiologically mature and develop a vocal system faster than males. Thus, calls could possess a greater significance in the behavior of the former. Nevertheless, there is insufficient information to validate such hypotheses, which must be tested in future research.

A general comparison between the vocal characteristics of the juveniles and adults of *A. costatus costatus* ([De La Rosa-Silva et al. 2023](#)) showed some differences. In contrast to adults, the distress calls of juveniles contain fewer harmonics. Indeed, some vocalizations contain only the FF. This, in turn, causes a reduction in the delta frequency, as with fewer harmonics, juveniles cannot reach the higher frequencies that adults display. Likewise, we observed that the distress calls of juveniles have a higher pitch than those of adults, as reflected in both the fundamental and the maximum frequencies. These differences may be related to the principle of negative size-frequency allometry, i.e., the production of vocalizations with lower frequencies by larger organisms ([Bowling et al. 2017](#)) and could also imply that juvenile vocalizations change as they mature into adulthood. Juveniles and adults exhibited the same trends regarding the most common modulation patterns: downward in the case of the simple and deterministic chaos, for the complex modulation patterns ([De La Rosa-Silva et al. 2023](#)). Nevertheless, vocalizations

with a mix of complex modulation patterns were less observed in juveniles (2.2%) than in adults (38%; De La Rosa-Silva et al. 2023).

Comparing the juvenile distress calls of *A. costatus costatus* with those of other lizard species is challenging. Although there are reports on the vocalization of juvenile geckos (Landová et al. 2013; Hopkins et al. 2020), only Frankenberg (1982) described the sounds emitted by juveniles of *H. turcicus*. Moreover, our study appears to be the first in the Teiidae, or Autarchoglossa (comprising Scincopomorpha and Anguimorpha; Simões and Pyron 2021) to approach this subject.

Based on Frankenberg's (1982) observations, the main potential distinction between both species is that, unlike the calls of *A. costatus costatus*, which appear as single events, some of the calls of juvenile *H. turcicus* could be sequential, separated by no more than 150 ms. At first glance, it may be argued that a difference in function exists, as *H. turcicus* calls are seemingly involved in social interactions of juveniles with adults (Frankenberg 1982). Indeed, the emission of vocalizations remains a key aspect of communication in geckos, a trait that has evolved in association with their nocturnal habits (Wever et al. 1963; Gamble et al. 2015). However, the calls of *H. turcicus*, although produced in a social setting, appear to be a response to a potential risk, as adults of the species are known to exhibit cannibalism toward both hatchlings and small juveniles (Locey and Stone 2008). Thus, this would be a characteristic shared with *A. costatus costatus*.

As ectothermic vertebrates, a key aspect of reptile behavior is achieving an optimal body temperature, which allows for proper biological function (Raske et al. 2012), with sound production being no exception (Christensen-Dalsgaard et al. 2025). As a result, acoustic characteristics may be modified by this variable (Ladich 2018). Indeed, De La Rosa-Silva et al. (2023) reported that inactive *A. costatus costatus* lizards (mean body temperature 27 °C) vocalized less than active lizards (mean body temperature 34 °C). Thus, in this study, an adequate foraging temperature interval for the species (30–38 °C; Rubio-Blanco 2007) was chosen to prevent shifts in behavior in the individuals tested. Although most spectrotemporal characteristics evaluated showed no statistical association with temperature, this was not the case with the DF. This is interesting, as in other ectothermic vertebrates, such as fish and amphibians, a similar relationship has been reported, i.e., the Weakfish (*Cynoscion regalis*; Connaughton et al. 2000), the Striped Raphael Catfish (*Platydoras armatulus*; Papes and Ladich 2011), the Tiger Perch (*Terapon jarbua*; Amron et al. 2017), and the Gray Treefrog (*Hyla versicolor*; Gerhardt 2005; Humfeld and Grunert 2015). It is postulated that this increase in DF is caused by an increment in activation rate and contraction speed of the muscles responsible for sound production at elevated temperatures, at least in the Roche's blenny (*Ophidion rochei*; Kéver et al. 2015). Under this context, we propose that a similar effect takes place in *A. costatus costatus*, though the novelty of this discovery merits further research.

In conclusion, juveniles of *A. costatus costatus* display audible distress calls as a response to predation risk, although the exact function of these calls remains unknown. Although vocalizations with simple modulation patterns were observed, most showed complex patterns, i.e., with NLP. Both sexes began to vocalize at a similar mean body size when they were 9- to 10-month-old, which suggests that vocalizations do

not occur until a certain point during development. Juvenile calls are shorter and higher pitched than those emitted by adults.

Observations such as these deepen our understanding concerning sound production in lizards, especially those belonging to the clade Unidentata. Furthermore, the present investigation seeks to bridge the pronounced gap in our knowledge of Squamata's bioacoustics, as a significant portion of ontogenetic studies on this topic primarily focus on crocodiles and turtles (Vergne et al. 2009; Mathevon et al. 2013; Chabert et al. 2015; Ferrara et al. 2019; Russell and Bauer 2021; Charrier et al. 2022; Jorgewich-Cohen et al. 2024). Analyzing the physiological and developmental mechanisms responsible for innate vocalizations would help to determine why species such as *A. costatus costatus* do not vocalize until they reach a specific size. Finally, future studies should investigate the functionality of vocalizations in this and other lizard species.

Acknowledgments

The authors thank the Mexican government (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, SEMARNAT) for bestowing the capture permit (SGPA/DGVS/002491/18) to perform this study. We also express our gratitude to Aldo Gómez-Benitez, Daniel Sánchez-Manjarrez, Edgar Oviedo-Hernández, Gabriel Andrade-Soto, and Gabriel Suárez-Varón for their invaluable help during field activities as well as to the Delgado family and Gerardo Arizmendi who allowed us to carry out our research within their property in Ixtapan de la Sal. To the 3 anonymous reviewers and Gabriel Jorgewich-Cohen for their valued comments on an earlier version of this manuscript. Finally, we thank Michael Pitzrick and the team from the Cornell Lab of Ornithology for providing us with Raven Pro 1.6.

Authors' Contributions

All the authors undertook the planning phases of the study. Conception of study: E.R.-S., A.L., and O.H.-G. Fieldwork: E.R.-S. and O.H.-G. Data analysis: E.R.-S., revised by A.L. and O.H.-G. E.R.-S. wrote the original manuscript, revised by A.L. and O.H.-G. All authors thoroughly read and approved the final draft of the manuscript.

Funding

This project was funded by Universidad Autónoma del Estado de México (Grant 6469/2022CIB).

Conflict of Interest Statement

The authors declare they have no conflict of interest.

Ethics Statement

The collection permit (SGPA/DGVS/002491/18) was provided by the Mexican government (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales; SEMARNAT) to conduct the study.

Supplementary Material

Supplementary material can be found at <https://academic.oup.com/cz>.

References

- Amron A, Jaya I, Hestiriano T, Juterzenka KV, 2017. Sound characteristics of *Terapon jorbua* as a response to temperature changes. *IOP Conf Ser Earth Environ Sci* 89:012029.
- Anikin A, Pisanski K, Massenot M, Reby D, 2021. Harsh is large: non-linear vocal phenomena lower voice pitch and exaggerate body size. *Proc Biol Sci* 288(1954):20210872.
- Ashton KG, 2003. Sexing *Cnemidophorus* lizards using a postanal scale character. *Herpetol Rev* 34:109–111.
- Baekkens S, Llusia D, García-Roa R, Martín J, 2019. Lizard calls convey honest information on body size and bite performance: a role in predator deterrence? *Behav Ecol Sociobiol* 73(6):1–11.
- Berg KS, Beissinger SR, Bradbury JW, 2013. Factors shaping the ontogeny of vocal signals in a wild parrot. *J Exp Biol* 216(2):338–345.
- Berthet M, Zuberbühler K, 2020. Alarm calling. In: Shackelford TK, Weekes-Shackelford VA, editors. *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* Cham, CHE: Springer Cham, 1–5.
- Blesdoe EK, Blumstein DT, 2014. What is the sound of fear? Behavioral responses of white-crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys* to synthesized nonlinear acoustic phenomena. *Curr Zool* 60(4):534–541.
- Bowker RG, 1980. Sound production in *Cnemidophorus gularis*. *J Herpetol* 14(2):187–188.
- Bowling DL, Garcia M, Dunn JC, Ruprecht R, Stewart A et al., 2017. Body size and vocalization in primates and carnivores. *Sci Rep* 7(1): 1–11.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL, 1998. *Principles of Animal Communication* Sunderland: Sinauer Associates.
- Branch CL, Freeberg TM, 2012. Distress calls in tufted titmice (*Baeolophus bicolor*): are conspecifics or predators the target? *Behav Ecol* 23(4):854–862.
- Campbell HW, 1969. The effects of temperature on the auditory sensitivity in lizards. *Physiol Zool* 42(2):183–210.
- Campbell HW, 1973. Observations on the acoustic behavior of crocodilians. *Zoologica* 58:1–11.
- Chabert T, Colin A, Aubin T, Shacks V, Bourquin SL et al., 2015. Size does matter: crocodile mothers react more to the voice of smaller offspring. *Sci Rep* 5(1):1–13.
- Charrier I, Jeantet L, Maucourt L, Régis S, Lecerf N et al., 2022. First evidence of underwater vocalizations in green sea turtles *Chelonia mydas*. *Endang Species Res* 48:31–41.
- Christensen-Dalsgaard J, Galeotti P, Knapp CR, Mathevon N, 2025. Reptiles. In: Erbe C, Thomas JA, editors. *Exploring Animal Behavior Through Sound: Volume 2* Cham, CHE: Springer Cham, 171–222.
- Connaughton MA, Taylor MH, Fine ML, 2000. Effects of fish size and temperature on Weakfish disturbance calls: implications for the mechanism of sound generation. *J Exp Biol* 203(9):1503–1512.
- Corvin S, Massenot M, Hardy A, Patural H, Peyron R et al., 2025. Nonlinear acoustic phenomena affect the perception of pain in human baby cries. *Phil Trans R Soc B* 380(1923):20240023.
- Crowley SR, Pietruzka RD, 1983. Aggressiveness and vocalization in the leopard lizard (*Gambelia wislizenii*): the influence of temperature. *Anim Behav* 31(4):1055–1060.
- De La Rosa-Silva E, Labra A, Hernández-Gallegos O, 2023. Description of vocalizations from the endemic Mexican lizard, *Aspidoscelis costatus costatus* (Balsas Basin Whiptail). *Herpetol Conser Biol* 18:1–8.
- Delbosc NC, Boyer N, Mathevon N, Grimault N, 2025. Crocodile mothers' response to hatching calls. *Anim Behav* 220:123040.
- Díaz S, Labra A, 2023. Exploring sound emission of the lizard *Pristidactylus valeriae*. *Animals (Basel)* 13(24):3813.
- Ferrara CR, Mortimer JA, Vogt RC, 2014a. First evidence that hatchlings of *Chelonia mydas* emit sounds. *Copeia* 2014(2):245–247.
- Ferrara CR, Vogt RC, Harfush MR, Sousa-Lima RS, Albavera E et al., 2014b. First evidence of leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) embryos and hatchlings emitting sounds. *Chelonian Conserv Biol* 13(1):110–114.
- Ferrara CR, Vogt RC, Sousa-Lima RS, 2013. Turtle vocalizations as the first evidence of posthatching parental care in chelonians. *J Comp Psychol* 127(1):24–32.
- Ferrara CR, Vogt RC, Sousa-Lima RS, Lenz A, Morales-Mávil JE, 2019. Sound communication in embryos and hatchlings of *Lepidochelys kempii*. *Chelonian Conserv Biol* 18(2):279–283.
- Fitch WT, Neubauer J, Herzel H, 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Anim Behav* 63(3):407–418.
- Forti LR, Zornosa-Torres C, Márquez R, Toledo LF, 2018. Ancestral state, phylogenetic signal and convergence among anuran distress calls. *Zool Anz* 274:1–5.
- Frankenberg E, 1982. Vocal behavior of the Mediterranean House Gecko, *Hemidactylus turcicus*. *Copeia* 1982(4):770–775.
- Gamble T, Greenberg E, Jackman TR, Bauer AM, 2015. Into the light: diurnality has evolved multiple times in geckos. *Biol J Linn Soc* 115(4):896–910.
- Gerhardt HC, 2005. Acoustic spectral preferences in two cryptic species of grey treefrogs: implications for mate choice and sensory mechanisms. *Anim Behav* 70(1):39–48.
- Giles JC, Davis JA, McCauley RD, Kuchling G, 2009. Voice of the turtle: the underwater acoustic repertoire of the long-necked freshwater turtle, *Chelodina oblonga*. *J Acoust Soc Am* 126(1): 434–443.
- Gómez-Benitez A, Hernández-Gallegos O, Lovell BR, Kadia P, Walker JM, 2020. Color pattern and body size variation in live *Aspidoscelis costatus costatus* (Squamata: Teiidae) from a protected enclave in southern Mexico. *Herpetol Conserv Biol* 15:335–349.
- Granados-González G, Rheubert JL, Villagrán-SantaCruz M, González-Herrera ME, Dávila-Cedillo JV et al., 2015. Male reproductive cycle in *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae). *Acta Zool (Stockholm)* 96(1):108–116.
- Hartdegen RW, Russell MJ, Young B, Reams RD, 2001. Vocalization of the crocodile skink, *Tribolonotus gracilis* (De Rooy, 1909) and evidence of parental care. *Contemp Herpetol* 2001:1–6.
- Hernández-Gallegos O, 2004. *Demografía de los lacertilios del complejo Aspidoscelis (Cnemidophorus) cozumela (Sauria: Teiidae) y sus especies parentales, en la Península de Yucatán, México*. PhD Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Hernández-Gallegos O, Benitez-Dolores E, Pérez-Pérez A, De La Rosa-Silva E, Granados-González G et al., 2020. Characterization of thermal and hydric conditions of nesting sites of female *Aspidoscelis costatus costatus* (Squamata: Teiidae). *Herpetol Conserv Biol* 16: 95–103.
- Hernández-Gallegos O, Domínguez-Vega H, 2012. Cambio estacional en la coloración dorsal de la lagartija *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae). *Rev Biol Trop* 60(1):405–412.
- Hernández-Gallegos O, Granados-González G, Gómez-Benitez A, 2023. Lagartijas en la ciudad: el caso de una especie endémica de México. *Hypatia* 22:12–13.
- Hoare M, Labra A, 2013. Searching for the audience of the Weeping Lizard's distress call. *Ethology* 119(10):860–868.
- Hopkins JM, Higgie M, Hoskin CJ, 2020. Calling behaviour in the invasive Asian house gecko (*Hemidactylus frenatus*) and implications for early detection. *Wildl Res* 48(2):152–162.
- Hörmann D, Tschapka M, Rose A, Knörnschild M, 2021. Distress calls of nectarivorous bats (*Glossophaga soricina*) encode individual and species identity. *Bioacoustics* 30(3):253–271.
- Humfeld SC, Grunert B, 2015. Effects of temperature on spectral preferences of female Gray Treefrogs (*Hyla versicolor*). *Herpetol Conserv Biol* 10:1013–1020.
- Jorgewich-Cohen G, Lubberink NS, Wheatley M, Leroux M, Ferrara CR et al., 2025. Ontogenetic changes in turtle vocal behavior. *Chelonian Conserv Biol* 24(1):46–55.
- Jorgewich-Cohen G, Townsend SW, Padovese LR, Klein N, Prashag P et al., 2022. Common evolutionary origin of acoustic communication in choanate vertebrates. *Nat Commun* 13(1):1–7.

- Jorgewich-Cohen G, Wheatley M, Gaspar LP, Praszag P, Lubberink NS *et al.*, 2024. Prehatch calls and coordinated birth in turtles. *Ecol Evol* 14(10):1–13.
- Kéver L, Boyle KS, Parmentier E, 2015. Effects of seawater temperature on sound characteristics in *Ophidion rochei* (Ophidiidae). *J Fish Biol* 87(2):502–509.
- Köhler J, Jansen M, Rodríguez A, Kok PJR, Toledo LF *et al.*, 2017. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa* 4251(1): 1–124.
- Labra A, 2011. Chemical stimuli and species recognition in *Liolaemus* lizards. *J Zool* 285(3):215–221.
- Labra A, Silva G, Norambuena F, Velásquez N, Penna M, 2013. Acoustic features of the Weeping Lizard's distress call. *Copeia* 2013(2):206–212.
- Ladich F, 2018. Acoustic communication in fishes: temperature plays a role. *Fish Fish* 19(4):598–612.
- Landová E, Jančuchová-Lásková J, Musilová V, Kadochová Š, Frynta D, 2013. Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behav Ecol Sociobiol* 67(7): 1113–1122.
- Lewis RN, Williams LJ, Gilman RT, 2021. The uses and implications of avian vocalizations for conservation planning. *Conserv Biol* 35(1): 50–63.
- Locey KJ, Stone PA, 2008. Ontogenetic factors affecting diffusion dispersal in the introduced Mediterranean Gecko, *Hemidactylus turcicus*. *J Herpetol* 42(4):593–599.
- López-Moreno AE, Rheubert JL, Pérez-Almazán C, Granados-González G, Hernández-Hernández LE *et al.*, 2016. Female reproductive cycle and clutch size of *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) from Tonatico, Estado de México. *Rev Mex Biodiv* 87(4):1336–1341.
- Magrath RD, Haff TM, Fallow PM, Radford AN, 2015. Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. *Biol Rev* 90(2):560–586.
- Massenet M, Mathevon N, Anikin A, Briefer EF, Fitch WT *et al.*, 2025. Nonlinear phenomena in vertebrate vocalizations: mechanisms and communicative functions. *Phil Trans R Soc* 380(1923):1–8.
- Mathevon N, Vergne A, Aubin T, 2013. Acoustic communication in crocodiles: how do juvenile calls code information? *J Acoust Soc Am* 133(5_Supplement):3257.
- McKenna LN, Paladino FV, Tomillo PS, Robinson NJ, 2019. Do sea turtles vocalize to synchronize hatching or nest emergence? *Copeia* 107(1):120–123.
- Milstead WW, 1961. Observations of the activities of small animals (Reptilia and Mammalia) on a quadrat in Southwest Texas. *Am Midl Nat* 65(1):127–138.
- Milton TH, Jenssen TA, 1979. Description and significance of vocalizations by *Anolis grahami*. *Copeia* 1979(3):481–489.
- Monteiro CC, Carmo HMA, Santos AJB, Corso G, Sousa-Lima RS, 2019. First record of bioacoustic emission in embryos and hatchlings of Hawksbill Sea Turtles (*Eretmochelys imbricata*). *Chelonian Conserv Biol* 18(2):273–278.
- Mooney R, 2020. The neurobiology of innate and learned vocalizations in rodents and songbirds. *Curr Opin Neurobiol* 64:24–31.
- Myers CW, 1971. Central American lizards related to *Anolis pentapiron*: two new species from the Cordillera de Talamanca. *Amer Mus Nov* 1971:1–40.
- Nieder A, Mooney R, 2020. The neurobiology of innate, volitional and learned vocalizations in mammals and birds. *Phil Trans R Soc B* 375(1789):20190054.
- Papes S, Ladich F, 2011. Effects of temperature on sound production and auditory abilities in the Striped Raphael Catfish *Platydoras armatulus* (Family Doradidae). *PLoS One* 6(10):e26479.
- Pepperberg IM, 2010. Vocal learning in Grey parrots: a brief review of perception, production, and cross-species comparisons. *Brain Lang* 115(1):81–91.
- Ramírez-Bautista A, Balderas-Valdivia C, Vitt LJ, 2000. Reproductive ecology of whiptail lizard *Cnemidophorus lineatissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 2000(3):712–722.
- Raske M, Lewbart GA, Dombrowski DS, Hale P, Correa M *et al.*, 2012. Body temperatures of selected amphibian and reptile species. *J Zoo Wildl Med* 43(3):517–521.
- Reber SA, 2018. Crocodilia communication. In: Vonk G, Shackelford T, editors. *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* Cham, CHE: Springer Cham, 1–10.
- Rivera JO, Roelke CE, Fujita MK, 2024. *Aspidoscelis scalaris* (Plateau Spotted Whiptail). *Behavior. Herpetol Rev* 55:96.
- Rubio-Blanco T, 2007. *Sobrevivencia, Crecimiento y Termorregulación de Aspidoscelis costata en Tonatico, Estado de México*. Bachelor thesis, Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Ruibal R, 1964. An annotated checklist and key to the anoline lizards of Cuba. *Bull Mus Comp Zool* 130:473–520.
- Ruiz-Monachesi MR, Labra A, 2020. Complex distress calls sound frightening: the case of the weeping lizard. *Anim Behav* 165:71–77.
- Russell AP, Bauer AM, 2021. Vocalization by extant nonavian reptiles: a synthetic overview of phonation and the vocal apparatus. *Anat Rec* 304(7):1478–1528.
- Simões TR, Pyron RA, 2021. The Squamate tree of life. *Bull Mus Comp Zool* 163(2):47–95.
- Terrade A, Massenet M, Pernel L, Mathevon N, Anikin A *et al.*, 2025. Nonlinear phenomena make animal calls alarming for human listeners. *iScience* 28(6):112600.
- Tokuda IT, 2018. Non-linear dynamics in mammalian voice production. *Anthropol Sci* 126(1):35–41.
- Van Zele N, Nicot T, Lengagne T, Ksas R, Lourdais O, 2024. Physiological costs of warning: defensive hissing increases metabolic rate and evaporative water loss in a venomous snake. *Physiol Behav* 287:114708.
- Vergne AL, Aubin T, Martin S, Mathevon N, 2012. Acoustic communication in crocodilians: information encoding and species specificity of juvenile calls. *Anim Cogn* 15(6):1095–1109.
- Vergne AL, Pritz MB, Mathevon N, 2009. Acoustic communication in crocodilians: from behavior to brain. *Biol Rev* 84(3):391–411.
- Vleck CM, Bucher TL, 1998. Energy metabolism, gas exchange, and ventilation. In: Starck JM, Ricklefs RE, editors. *Avian Growth and Development: Evolution Within the Altricial-Precocial Spectrum* Oxford, UK: Oxford University Press, 89–116.
- Wever EG, 1966. Vocalization and hearing in the Leopard Lizard. *Psychology* 55:98–106.
- Wever EG, Vernon JA, Peterson EA, Crowley DE, 1963. Auditory response in the tokay gecko. *Proc Natl Acad Sci U S A* 50(5):806–811.
- Williams EE, Rivero JA, Thomas R, 1965. A new anole from Puerto Rico. *Breviora* 231:1–18.
- Winck GR, Cechin SZ, 2008. Hibernation and emergence pattern of *Tupinambis merianae* (Squamata: Teiidae) in the Taim Ecological Station, southern Brazil. *J Nat Hist* 42(3–4):239–247.
- Wu X, Pang Y, Luo B, Wang M, Feng J, 2018. Function of distress calls in least horseshoe bats: a field study using playback experiments. *Acta Chiropt* 20(2):455–464.
- Zamorano-Abramson J, Michon M, Hernández-Lloreda MV, Aboitiz F, 2023. Multimodal imitative learning and synchrony in cetaceans: a model for speech and singing evolution. *Front Psychol* 14:1–17.
- Zhang Y, Zhou L, Zuo J, Wang S, Meng W, 2023. Analogies of human speech and bird song: from vocal learning behavior to its neural basis. *Front Psychol* 14:1–11.