Universidad Nacional de Córdoba

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Carrera de Ciencias Biológicas

Estrategias anti-predatorias en *Pristidactylus achalensis* (Squamata: Leiosauridae)

¿Es el sexo de los individuos un factor influyente?

Tesinista: Torres, María del Milagro Firma: …….....

Director: Dr. Naretto, Sergio Firma: …….....

Cátedra de Biología del Comportamiento, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba.

Estrategias anti-predatorias en *Pristidactylus achalensis* (Squamata: Leiosauridae) ¿Es el sexo de los individuos un factor influyente?

Tribunal Examinador:

Nombre y Apellido: ……..… Firma: ……

Nombre y Apellido: ……..… Firma: ……

Nombre y Apellido: ……..… Firma: ……

Calificación: …….

Fecha: ……

ÍNDICE

RESUMEN **3**

INTRODUCCIÓN **4**

MATERIALES Y MÉTODOS **8**

ESPECIE Y ÁREA DE ESTUDIO 8
EVALUACIÓN DE COLORACIÓN 8
EVALUACIÓN DE COMPORTAMIENTOS 10
COMPORTAMIENTO DE HUIDA 11
ANÁLISIS DE FOTOGRAFÍAS 12
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS 14

RESULTADOS **16**

EVALUACIÓN DE COLORACIÓN 16
EVALUACIÓN DE COMPORTAMIENTOS ANTI-PREDATORIOS 18
EVALUACIÓN DEL COMPORTAMIENTO DE HUIDA 23

DISCUSIÓN **25**

AGRADECIMIENTOS **30**

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS **31**

RESUMEN

Los patrones de coloración son parte importante de las estrategias anti-predatorias y uno de estos, el camuflaje, previene la detección y reconocimiento de las presas por parte de los predadores. Para el estudio de estos patrones es necesario tener en cuenta que los animales poseen distintos sistemas visuales y tambien la relación de la coloración del entorno. En los lagartos son comunes las diferencias de color entre sexos (dicromatismo sexual), como así también variaciones en un mismo individuo, rasgos que los vuelven más crípticos o conspicuos a los predadores. Esto puede provocar variaciones en los comportamientos anti-predatorios, como por ejemplo el escape hacia un refugio. El objetivo principal de este estudio es evaluar las variaciones de las estrategias anti-predatorias entre sexos de *Pristidactylus achalensis* en relación al color y comportamiento teniendo en cuenta la predación por aves. Se evaluó dicromatismo sexual y diferencias de cripsis entre sexos, mediante fotografías digitales y a través de un modelo de visión de ave predadora. Se evaluó el cambio de color de los individuos de cada sexo y su relación con el camuflaje, así como comportamientos anti-predatorios ante la presencia de un modelo de ave rapaz. Por último se compararon entre sexos las distancias de iniciación de huida y distancias al refugio en su hábitat. Teniendo en cuenta el sistema de visión del predador, machos y hembras de *Pristidactylus achalensis* no difieren en cuanto al color, pero considerando el fondo, los machos son más conspicuos. Machos y hembras mostraron diferentes comportamientos según distintas etapas de la predación. Esa variación no difirió entre sexos, sin embargo los machos presentaron distancias de iniciación de huida mayores que las hembras. Este comportamiento de huida diferencial se puede relacionar con el patrón de coloración. Este trabajo muestra las relaciones entre caracteres fenotípicos y comportamientos, y cómo pueden influir en variaciones comportamentales entre sexos.

Palabras claves: *CAMUFLAJE, COLOR, COMPORTAMIENTO DE HUIDA, LAGARTO DE ACHALA, PREDACIÓN, DICROMATISMO SEXUAL*

INTRODUCCIÓN

La predación puede definirse de diferentes maneras, que abarcan desde las relaciones entre individuos hasta los flujos de materia y energía que ocurren en los ecosistemas (Taylor, 1984). Una de las definiciones más generales la describe como una relación interespecífica, donde existe un organismo predador que consume otro (la presa), el cual está vivo en el momento del primer ataque (Begon *et al*., 2006). Esta incluye una gran variedad de interacciones, como la herbivoría y el parasitismo (Taylor, 1984; Begon *et al*., 2006), y excluye otras, como el canibalismo, al tratarse de interacciones intraespecíficas (Fox, 1975). Por lo tanto, la predación se puede restringir a aquellos animales que matan a otros después de atacarlos con el objetivo de alimentarse (Taylor, 1984). La predación ocurre en una serie de fases, donde un predador primero debe detectar su presa. Esto requiere la separación de las señales sensoriales de la presa con respecto a las de su alrededor. Luego, el predador reconoce al animal como una presa potencial, se le acerca, la captura, la mata y, por último, la ingiere (Pianka & Vitt, 2003). Se han desarrollado diversas estrategias anti-predatorias contra diferentes formas de predación (Lima & Dill, 1990), donde variados mecanismos entran en juego para evitar la predación en cada uno de estos momentos (Pianka & Vitt, 2003). Entre las diferentes estrategias, tanto sociales como individuales, se incluyen rasgos morfológicos y/o fisiológicos (como púas, escudos, sustancias químicas disuasivas, etc.); comportamientos activos (escape y escondite en un refugio, agresiones, etc.), comportamientos pasivos (como estar inmovilizado, fingir la muerte, entre otros), o la combinación de ambos (Abrahams, 1995). Un ejemplo de este último caso se puede observar en los animales que poseen determinadas coloraciones, y que adoptan posturas permaneciendo inmóviles para asemejarse a objetos inanimados para dificultar su reconocimiento (Stevens & Merilaita, 2009, Cooper & Sherbrooke, 2010).

El color cumple un rol fundamental para los animales en diversos procesos ecológicos y evolutivos (Cuthill *et al.*, 2017), incluyendo la defensa contra predadores (Ruxton *et al*., 2004). Los animales pueden utilizar diversos patrones de coloración, los cuales pueden servir de protección. Por ejemplo: el camuflaje, donde el objetivo de la presa es ocultarse; la coloración aposemática, donde se presentan rasgos llamativos que advierten sobre toxinas; el mimetismo, donde especies inofensivas son similares en apariencia a otras peligrosas o no palatables para el predador y las señales deimáticas que son de alarma o amenaza que se exponen de manera sorpresiva (Ruxton *et al*., 2004). Estas estrategias actúan en distintas etapas de la predación. Por ejemplo, el camuflaje le permite a la presa evitar su detección y reconocimiento (Stevens & Merilaita, 2009), es decir, se emplea durante las primeras etapas de un evento predatorio, antes del ataque. Existen diversas formas de camuflaje

destacándose la cripsis que inicialmente previene la detección, diferenciándose de aquellas en donde se evita el reconocimiento del animal como una presa potencial (por ejemplo, el "enmascaramiento" donde la presa se asemeja a un objeto inanimado del entorno) (Stevens & Merilaita, 2009). La cripsis puede lograrse de muchas maneras (como con la contrasombra, las coloraciones disruptivas, etc.), siendo una de las más comunes el "background matching", donde el aspecto de la presa generalmente coincide con el color, la luminosidad y el patrón de uno o varios tipos de fondo (Stevens & Merilaita, 2009). Esto no solo ocurre cuando el color del individuo evoluciono en sintonía con su entorno, sino cuando el organismo elige fondos que coinciden con su apariencia o cuando cambia de color para asimilarse a los cambios del entorno (Ruxton *et al*., 2004). Esta relación animal-entorno se puede medir determinando el grado de contraste visual que existe entre el fondo y el color del animal.

Es de suma importancia destacar que el sistema visual de los animales puede diferir del de los humanos, como es el caso de especies que pueden observar rangos de coloración del espectro ultravioleta (Marshall *et al*., 2015). Por lo tanto, los patrones de coloración funcionales para estrategias de camuflaje se tienen que ajustar a la visión del predador para que éste los perciba como crípticos (Ruxton *et al*., 2004). Es decir, las presiones de selección de la predación que influyen sobre las estrategias de la presa que busca sobrevivir están mediadas por los canales sensoriales de las especies. En la actualidad se han desarrollado nuevas herramientas que permiten abordar el estudio del color en las cuales se contemplan los modelos de visión de los animales (e.g. Vorobyev & Osorio, 1998; Trosciansko & Stevens, 2015; Maia *et al.*, 2019), que tienen en cuenta la perspectiva de visión de las diferentes especies. Por ejemplo, muchas aves son tetracromáticas, es decir, además de poseer tres tipos de fotorreceptores sensibles al espectro visible, tienen uno para el ultravioleta (UV) (Osorio & Vorobyev, 2005), por lo que su inclusión en los análisis de camuflaje resulta fundamental (Marshall & Stevens, 2014). También, es importante para estos estudios el contraste acromático dado por la luminancia que es relevante para la percepción del movimiento, textura, forma, entre otros. En algunos animales esta información es codificada por los mismos fotorreceptores encargados de la visión espectral de colores, mientras que en otros esto es realizado por fotorreceptores especializados en ello, como los doble conos en las aves (Osorio & Vorobyev, 2005). Por lo tanto, la percepción del color puede diferir entre especies y el camuflaje debe evaluarse considerando el sistema de visión del predador.

El dicromatismo sexual es un rasgo común en los lagartos, siendo generalmente los machos más llamativos que las hembras (Marshall & Stevens, 2014). En consecuencia, estos pueden ser detectados y atacados por los predadores con mayor frecuencia, ya que contrastan en mayor medida con el

entorno (Husak *et al*., 2006; Marshall *et al*., 2015). Si bien individuos con colores más llamativos pueden poseer un éxito reproductivo mayor al ser preferidos por el sexo opuesto (Sigmund, 1983), existe un balance entre presiones de selección sexual y selección natural (Marshall *et al*., 2015) que modela el fenotipo de coloración de ambos sexos. Sumado a esta característica, numerosos lagartos expresan coloraciones ultravioleta (UV) que pueden ser utilizadas en la comunicación intraespecífica (Font *et al.*, 2009). Por ejemplo, el macho del falso camaleón (*Anolis conspersus)* posee una bolsa gular que refleja UV para atraer hembras y mantener una presencia territorial, pudiendo ocultarla cuando no se usa para evitar la detección por predadores (Macedonia, 2001). Esta distribución de señales en diferentes regiones del cuerpo se relaciona con la perspectiva de visión de predadores y conespecíficos, siendo un patrón muy común en lagartos (Marshall & Stevens, 2014).

Además de las diferencias entre sexos, existen especies en las cuales se puede observar variaciones de coloración en un mismo individuo (Teyssier *et al*., 2015; Smith *et al*., 2016). Así, algunos animales tienen la capacidad de cambiar de color, ya sea de manera fisiológica (cambio rápido) o morfológica (cambio lento). Esta característica ha evolucionado para cumplir distintas funciones (como termorregulación, atracción de parejas, etc.), siendo una de ellas la defensa contra predadores (Stuart-Fox & Moussalli, 2008). Algunas especies cambian de color cuando corren el riesgo de ser predadas (Stuart-Fox *et al.*, 2008) para lograr obtener una coloración más críptica (Stevens & Merilaita, 2009). Incluso existen casos donde, dependiendo del tipo de predador que se presenta, la presa adquiere distintos patrones de coloración, como se ha observado en el camaleón enano (*Bradypodion taeniabronchum*) (Stuart-Fox *et al.*, 2006). Los patrones de coloración crípticos pueden aumentar su eficacia al estar acompañados de respuestas comportamentales (Houtman & Dill, 1994). El movimiento aumenta las probabilidades de detección de las presas, por lo que individuos crípticos tienden a quedarse quietos y en posiciones determinadas para maximizar el camuflaje (Cooper & Sherbrooke, 2010). En cambio, aquellos que son conspicuos deben valerse de otras estrategias, ya que el color aumenta los riesgos de predación al ser detectados fácilmente (Lailvaux *et al.*, 2003), como por ejemplo el comportamiento de huida, los comportamientos agresivos, la autotomía, entre otros (Pianka & Vitt, 2003; Nunes *et al.*, 2012). Lagartos que presenten dicromatismo sexual son especies de gran potencial para el estudio de la variabilidad de estrategias anti-predatorias, ya que machos y hembras podrían presentar comportamientos diferenciales debido a estas variaciones en el color (Cooper & Pérez-Mellado, 2011).

Una respuesta comportamental muy común entre los lagartos es el escape hacia un escondite. Este comportamiento es influido por la distribución espacial de la presa con respecto a su predador y a su

refugio. La distancia de iniciación de huida (distancia entre el predador y la presa cuando esta última huye) depende del riesgo de predación (Cooper & Sherbrooke, 2010). Por lo tanto, podría ser modificada por factores que afecten este riesgo, como variaciones en el color y la distancia hacia el refugio. Entonces, se podría esperar que la cripsis genere diferencias comportamentales entre individuos de diferente coloración. Se ha observado que la distancia de iniciación de huida en los individuos más conspicuos es mayor que en aquellos crípticos (Cooper & Sherbrooke, 2010). Con respecto a la distancia hacia el refugio, mientras más alejado se encuentre el animal del mismo mayor será la distancia de iniciación de huida, ya que existe un alto riesgo de predación (Cooper, 1997).

Pristidactylus achalensis (lagarto endémico de Achala) es un lagarto perteneciente a la familia Leiosauridae, donde machos y hembras poseen diferencias de color (según la visión del ser humano) en las zonas dorsales expuestas a la visión de aves predadoras. Los machos generalmente tienen el dorso verde cobrizo. Las hembras, en cambio, poseen el dorso castaño y oscuro (Frutos, 2010). Además, se han observado cambios de color en los machos en encuentros agonísticos (Naretto, comunicación personal). Viven en zonas de rocas, las cuales utilizan para termorregular durante el día (Frutos, 2010). En esos momentos se exponen a predadores, como por ejemplo aves: rapaces, como el halconcito colorado (*Falco sparverius*) y el aguilucho común (*Geranoaetus polyosoma*), y no rapaces como el gaucho serrano (*Agriornis montana*) (Salvado & Fariña, 2018). Por lo expuesto anteriormente es una especie interesante para analizar las estrategias anti-predatorias. La hipótesis de este trabajo postula que las estrategias anti-predatorias de machos y hembras de *Pristidactylus achalensis* están moduladas por la relación entre la coloración y el comportamiento teniendo en cuenta los canales sensoriales de los predadores, en este caso específico de aves.

El objetivo general de este trabajo es evaluar las variaciones de las estrategias anti-predatorias entre sexos de *P. achalensis* en relación al color y los comportamientos anti predatorios teniendo en cuenta la predación por aves.

Objetivos específicos:

- Evaluar dicromatismo sexual y diferencias entre sexos de cripsis (contraste del color del animal con el del fondo) a través de un modelo de visión de ave predadora.
- Comparar entre sexos los comportamientos anti-predatorios, el cambio de color y sus efectos en la cripsis ante la presencia de un modelo de ave rapaz (*Falco sparverius*).
- Comparar el comportamiento de huida entre sexos, analizando las distancias de iniciación de huida y distancias al refugio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie y área de estudio

El Lagarto de Achala (*P. achalensis*) es un leiosáurido, diurno, endémico de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina, que habita a partir de los 1800 msnm. Su actividad es estacional, siendo la época activa durante los meses cálidos y húmedos (octubre-marzo) y la hibernación durante los períodos fríos y secos (abril-septiembre) (Sinsch *et al*., 2002). Los ejemplares utilizados en este trabajo provienen de poblaciones ubicadas cerca del paraje La Posta en Pampa de Achala, sector de las Sierras Grandes de Córdoba (31º 36´S, 64º 52´O). Se capturaron adultos macho y hembra con lazo o a mano durante su período de actividad para realizar las mediciones y experiencias. Además, se realizaron simulaciones a campo para analizar distancias de huida y hacia el refugio para los cuales no se requirieron capturas. Se registró la localización de los ejemplares con GPS (Garmin etrex) para realizar la liberación de los lagartos en el mismo sitio. Se determinó el sexo mediante observación de los patrones de coloración. Se tomaron fotografías para la identificación de los individuos y así evitar recapturas de los ejemplares en diversos viajes. Se trasladaron los ejemplares en bolsas de tela individuales al lugar donde se efectuaron las experiencias. Este se ubicó cerca del Hotel La Posta (31º 36´ 32´´S, 64º 52´ 38´´O). Las experiencias controladas a campo favorecen a reducir el estrés por traslado, por modificación de las condiciones climáticas y evitar la habituación a condiciones de laboratorio. Las experiencias se realizaron durante los 3 días siguientes a las capturas. Se mantuvieron los ejemplares en habitáculos individuales (30 cm. ancho x 40 cm. largo x 40 cm. alto). Estos estaban provistos de terrones de tierra y flores, rocas para brindarles refugio y sombra a los lagartos y para que pudiesen asolearse. Además, se mantuvieron en la intemperie, sujetos a las temperaturas y luz naturales. Se les dio agua *ad libitum* y se alimentaron con larvas de tenebrios (*Tenebrio* sp.) y flores de *Taraxacum officinale* (se ha observado que se alimentan de ellas). Se contaron con los permisos correspondientes del Organismo Gubernamental (Secretaría de Ambiente de la Provincia de Córdoba) y con CICUAL avalando la captura y el estudio de los organismos.

Evaluación de coloración

El dicromatismo sexual y el contraste con el fondo se evaluaron en el espectro visible y el espectro ultravioleta (UV) mediante fotografías siguiendo la metodología propuesta por Troscianko y Stevens (2015) y Marshall *et al*. (2015). La metodología fue elegida por su relativa sencillez, el no ser invasiva (no necesita excesiva manipulación) y rapidez. Se tomaron fotografías digitales a dorsal de machos (n=22), hembras (n=11) y de rocas (n=22) donde se encontraron los ejemplares para comparar los colores entre los sexos y medir el contraste de los individuos con el fondo. Las fotografías se hicieron

a campo inmediatamente luego de ser capturados, para así evitar cambios de color por manipulaciones posteriores. Se empleó una cámara fotográfica profesional Nikon D3400 provista de un lente de 60 mm. y con sensor modificado, colocada perpendicularmente sobre un trípode a 64 cm. de altura (Figura 1A). Se tomaron dos fotografías consecutivas, una con un filtro que bloquea UV (B+W, transmite entre 400 y 700 nm) y otra con un filtro que deja pasar UV (UVROptics, transmite entre 300 y 400 nm). Se usó un deslizante de filtros personalizado para cambiar de filtro rápidamente. Todas las imágenes se guardaron en formato RAW para prevenir pérdidas o modificación de información por ajustes automáticos de la cámara fotográfica (Stevens *et al.*, 2007) y con valores de apertura del diafragma e ISO (sensibilidad del sensor de la cámara a la luz) constantes (F=22 e ISO=200, respectivamente). La velocidad del obturador se fue modificando para controlar las variaciones de iluminación debido a las diferencias de luz solar en distintos momentos del día. Con esto también se evitó la sobresaturación de los estándares de colores utilizados. Estos consistían en un estándar de colores (Carta de 24 colores McBeath), un estándar de reflectancia blanco (Ocean Optics) y uno negro que reflejan la luz igualmente al 87% y 8% respectivamente entre 300 y 700 nm (Figura 1B).

Figura 1: Fotografía del set up de la cámara fotográfica (A) y de una hembra fotografiada a campo junto a los estándares (B).

Evaluación de comportamientos

Para evaluar el cambio de coloración de los ejemplares se realizó una experiencia controlada en la cual se simuló un ataque de un predador con un modelo de ave rapaz. Esta metodología ha sido utilizada para estudiar diversos aspectos de las estrategias anti-predatorias (Leal, 1999; Stuart-Fox *et al.*, 2006; Cooper, 2008; Langkilde *et al.*, 2003; Wagner & Zani, 2017). Se utilizaron 20 lagartos (12 machos y 8 hembras). Cada ejemplar fue colocado en un habitáculo (150 cm. largo x 61,5 cm. ancho x 35 cm. alto) de experimentación, donde se los aclimató durante 10 minutos. Las experiencias se realizaron en el sitio de estudio entre los horarios de 10 a 18 horas (donde la actividad de los lagartos es mayor), bajo condiciones climáticas similares de temperatura y nubosidad. Se presentó un halconcito colorado (*Falco sparverius*) embalsamado como modelo de predador unido a una caña (2 m.), con el cual se simuló el proceso de predación, sin contacto entre el predador y el lagarto (tratamiento "Predador") (Figura 2A). El proceso de predación tuvo una duración de 180 segundos (3 minutos) y consistió en una serie de estímulos (se mantuvo el mismo operador del modelo a fin de mantener constante la intensidad y velocidad del predador entre individuos) donde se fue intensificando el riesgo de predación: una primera fase de planeo lejano con el halcón en posición estática a 2 m. de distancia del lagarto durante 90 segundos (Fase 1), seguido de un acercamiento a velocidad constante hasta 50 cm. de distancia del lagarto durante 30 segundos (Fase 2) y por último un ataque intensivo a 10 cm. durante 60 segundos simulando acercamientos y alejamientos (Fase 3). Además, se hicieron dos experiencias control de igual duración. Un control consistió en el proceso explicado anteriormente, pero utilizando sólo la caña para comprobar que el modelo embalsamado realmente simulaba a un predador (definido como "Control 2"). El otro control consistió en no presentar ningún estímulo ("Control 1"). Cada lagarto participó en un tratamiento por día manteniendo los mismos horarios entre experiencias de diferentes días**.** Se tomaron fotografías inmediatamente antes y después de las experiencias para evaluar el cambio de coloración con la metodología antes descripta (Figura 2B). Asimismo, las experiencias fueron registradas con videocámara (Sony HDR CX230) para analizar los comportamientos anti-predatorios de los individuos. El primer paso fue armar un etograma mediante la exploración de los videos. Luego, se midieron el tiempo y la frecuencia de los comportamientos mediante el software Solomon Coder (András Péter, 2017). Al finalizar cada experiencia se midió la temperatura de la cloaca de los individuos. Asimismo, se monitoreó la temperatura del habitáculo con el fin de prevenir estrés térmico, evitando realizar experiencias a temperaturas superiores a la preferida en laboratorio (32º C) (Naretto, comunicación personal).

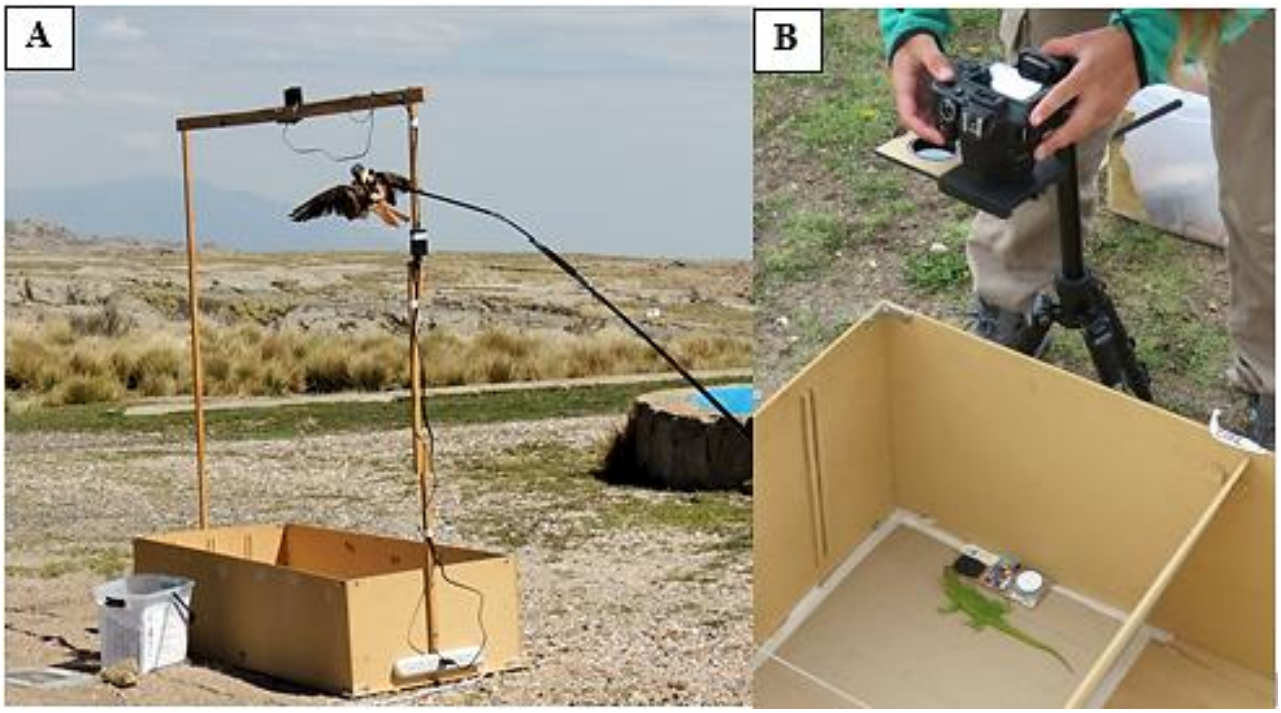

Figura 2: Fotografía de la presentación del modelo de predador sobre un habitáculo durante una experiencia (A) y del set-up para tomar fotografías a los lagartos (B).

Comportamiento de huida

Las mediciones de distancia de iniciación de huida (FID) y distancia al refugio se realizaron a campo entre las 10-19 horas. Para esta experiencia se localizó a un lagarto fuera de su refugio (grietas de rocas), se determinó su sexo, un operador caminó lentamente para acercarse al mismo a una distancia aproximada de 5 metros, y luego simuló un ataque por un ave predadora con el modelo de halconcito colorado sujetado al extremo de un caño de aluminio de 3,5 metros de altura. La experiencia se dividió en tres etapas. La primera fue una instancia de aclimatación a la presencia humana, donde la persona permaneció quieta durante 60 segundos. En la segunda etapa se presentó el halconcito colorado embalsamado elevándolo a 5 metros aproximadamente simulando planeo estático durante 30 segundos. Por último se simuló un ataque en picada, donde el modelo se movió desde su posición hacia el lagarto en línea directa a una velocidad constante (125 cm. por segundo aproximadamente) y siempre de frente, ya que el ataque desde los costados puede influir sobre las distancias de huida (Cooper & Pérez-Mellado, 2011). El movimiento del halcón se detuvo cuando el animal huyó y se refugió en una grieta de alguna roca. Seguidamente se midieron con cinta métrica la FID (distancia entre el modelo de predador y el lagarto cuando este huyó) y la distancia hacia el refugio (distancia entre el lagarto antes de huir y el lugar donde se refugió). También se midió como control la distancia entre el lagarto y la persona (Figura 3). Se efectuó la misma experiencia, pero utilizando el caño sin el modelo de predador como control. Los individuos sujetos a predador y control

fueron diferentes y elegidos al azar. Se midió la temperatura ambiente en el lugar donde se localizaba el lagarto para analizar los efectos de la temperatura sobre las FID. Se realizaron 26 simulaciones con adultos de ambos sexos (hembras: n=18 y machos: n=8) para el tratamiento Predador y 10 (hembras: n=7 y machos: n=4) para el control. Se repitieron las mismas en distintas áreas alejadas entre sí para evitar medir a un mismo individuo. Además, se anotaron las coordenadas de la localización de cada lagarto con GPS para evitar usarlo dos veces en diferentes días. Las experiencias se realizaron teniendo en cuenta las condiciones climáticas, seleccionando días soleados con temperaturas de 24°C a 30ºC.

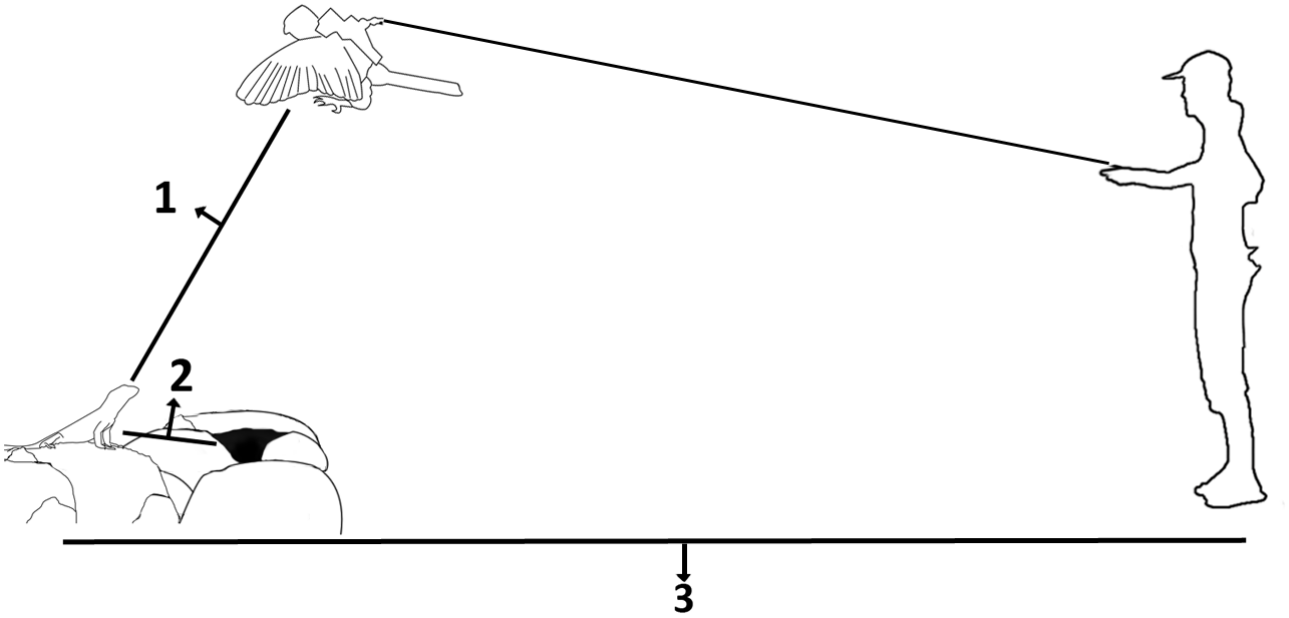

Figura 3: Dibujo representando las distancias a medir durante la experiencia. 1: FID, 2: distancia hacia el refugio, 3: distancia entre la persona y el lagarto.

Análisis de fotografías

Para el análisis de las fotografías se utilizó el plugin "Image Calibration and Analysis Toolbox" del software ImageJ siguiendo la metodología propuesta por Troscianko & Stevens (2015). Primero, las fotografías visibles y UV se combinaron en una sola imagen multiespectral con información de los canales visible y UV. Posteriormente, las imágenes multiespectrales se analizaron teniendo en cuenta un modelo de visión de un ave, obteniéndose así valores de captura de conos. Para esto se hizo un proceso de mapeo de conos basado en la sensibilidad espectral de los sensores de la cámara y de los fotorreceptores predichos para el animal predador. El modelo de visión utilizado fue el del pavo real (*Pavo cristatus*), ya que es un modelo de visión similar a aves rapaces dado que es un sistema conservado entre grupos de aves (Ödeen & Håstad, 2013). Las sensibilidades espectrales que codifican información cromática fueron extraídas de Hart (2002) y las acromática de Hart *et al*.

(2000). Dado que no conocíamos la sensibilidad espectral de nuestra cámara Nikon D3400 se decidió emplear un modelo de cámara con similar sensibilidad disponible en el plugin. Se eligió como modelo la Nikon D7000 dotada de un lente Novoflex 35 mm. La iluminación optada fue la de un cielo despejado ("bluesky") provista por el paquete para R (R Core Team, 2018) *pavo*, versión 2.0 (Maia *et al.*, 2019).

Luego del mapeo, se extrajeron los valores medios de captura de fotones de longitud de onda larga (LW), onda media (MW), onda corta (SW), ultravioleta (VS) y de luminancia de los lagartos y sus fondos seleccionando regiones de interés (ROI) con ImageJ. Se obtuvieron datos de las zonas de interés para el estudio: el dorso de los lagartos, que abarcó cabeza y lomo extendiéndose desde el hocico hasta la base de la cola y excluyó los ojos, flancos, cola, y extremidades (Figura 4); y los fondos de rocas, que se definieron como parches rectangulares que fuesen representativos de los colores predominantes de las piedras. Para armar las ROI también se tuvo en cuenta que los parches tuviesen una iluminación uniforme, es decir, se excluyeron zonas con sombras.

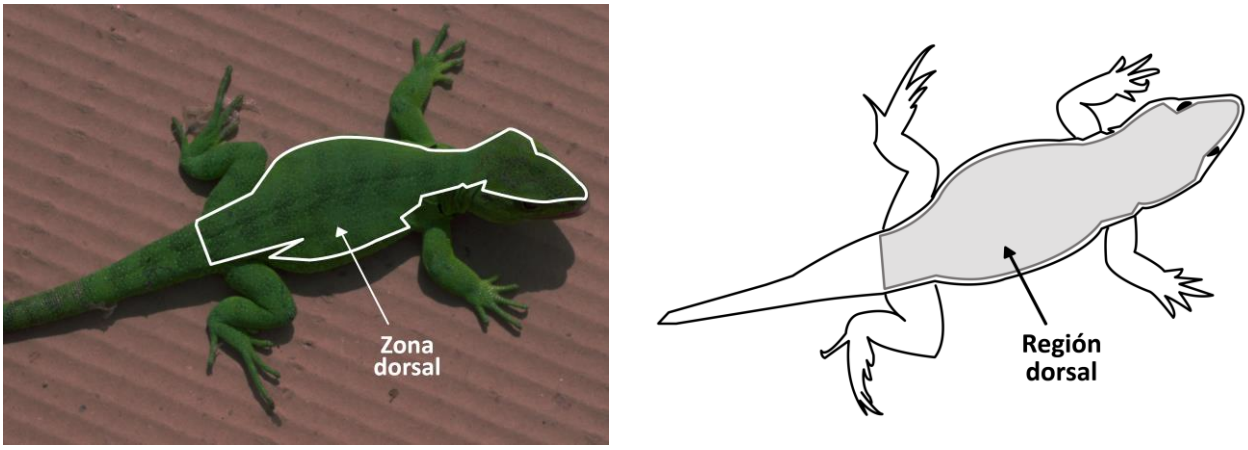

Figura 4: Distintas representaciones de las ROI de la zona dorsal de lagartos para cuantificar color. A la izquierda: fotografía, a la derecha: esquema.

Utilizando estos datos se calcularon valores de "diferencias perceptibles" (JND) tomando en cuenta el modelo de discriminación visual basado en el ruido del receptor (Vorobyev & Osorio 1998; Siddiqi *et al.*, 2004) para realizar las comparaciones entre las imágenes. Este modelo puede usarse para determinar si es probable que dos muestras sean discriminables por el animal del cual se toma el sistema de visión. Este grado de contraste cromático y acromático se mide con los valores de JND, donde valores menores a 1 significa que 2 colores son indiscriminables, valores entre 1 y 3 son difíciles de discriminar excepto en condiciones óptimas de luz y valores mayores a 3 significa que 2 colores son discriminables por el animal que observa (Siddiqi *et al.*, 2004). Los JND obtenidos fueron de las comparaciones entre machos y hembras y el fondo, individuos antes y después de la

presentación del modelo de predador, y de individuos y el fondo antes y después de la presentación del modelo. Para el sistema de visión de utilizo el valor de fracción de Weber de 0,05, ya que se ha usado en otros estudios con vertebrados (Marshall *et al*., 2015). Los valores medios de captura de fotones además fueron utilizados para calcular el tono de cada individuo, siendo este una relación de longitudes de onda cortas frente a longitudes de onda largas: (VS + SW) / (MW + LW) para aves tetracromáticas. Los valores superiores a 1 sugieren que los animales son azules/UV, mientras que para valores menores a 1 serían verdes o rojos (Nokelainen *et al.*, 2017).

Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el software R (R Core Team, 2018). El nivel de significancia elegido fue de 0,05. Se comprobó la normalidad de los datos mediante un análisis de Shapiro-Wilks y la homogeneidad de varianzas mediante un test de Bartlett. Cuando no se encontraron normalizados se transformaron los datos para cumplir con los supuestos.

Para analizar dicromatismo sexual se compararon entre machos y hembras los valores medios de captura de fotones de LW, MW, SW y VS, luminancia y tono mediante ANOVA. Para cripsis se compararon entre sexos JND cromáticos y acromáticos de individuos con sus fondos mediante test de Kruskal-Wallis. Para cambio de color se compararon JND cromáticos y acromáticos de los individuos antes y después de la experiencia de predación mediante test de Kruskal-Wallis. Por último para el cambio de cripsis se compararon JND cromáticos y acromáticos de individuos con sus fondos antes y después de la experiencia.

Para los analizar las diferencias entre sexos de los comportamientos anti-predatorios se utilizaron dos metodologías. Primero, se graficaron histogramas de frecuencias sobre la cantidad de segundos de cada comportamiento a lo largo de la experiencia. Seguidamente, se compararon los tratamientos y las fases del tratamiento “Predador” y los sexos mediante tablas de contingencias bajo el estadístico Chi-Cuadrado de Pearson. Posteriormente, con el paquete estadístico *lme4* (Bates e*t al*., 2015) se realizaron modelos lineales mixtos para explorar cuales variables explicaban mejor dos comportamientos seleccionados de interés: el comportamiento de huida y de inmovilización. Para ello se utilizaron como variables respuesta la frecuencia relativa de tiempo de huida y de inmovilización. Como factores fijos se incluyeron el sexo, el tipo de tratamiento (controles o predador), la fase del ataque (Fase 1, 2 o 3) y las interacciones entre los factores, y como factor aleatorio la identidad del lagarto. Mediante una inspección visual de gráficos sobre los residuos se observaron que los supuestos estadísticos no se cumplían, por lo que se transformaron los datos con logaritmo en base 10. Se utilizaron test de máxima verosimilitud para comparar un modelo nulo contra otros que tuvieran los factores de interés. Luego, mediante valores *p*, AIC, y BIC se determinó

qué factores explicaban mayormente los comportamientos y cuál era el modelo más ajustado para explicar el comportamiento. Cuando algún factor o interacción no fue significativa se descartó para los posteriores análisis. Así, con el modelo más ajustado se realizaron las comparaciones entre los niveles de los factores a través de test de Tukey mediante el paquete estadístico *lsmeans* (Lenth, 2016).

Para analizar las distancias se compararon las FID entre tratamientos y dentro del tratamiento Predador entre sexos mediante un ANCOVA teniendo como covariable la temperatura. Cuando esta no era significativa se la removía y se reiteraba el análisis. Por último, se determinó como afectaban las distancias al refugio a las FID mediante regresiones lineales para cada sexo.

RESULTADOS

Evaluación de coloración

Los valores de captura de conos, tanto en los canales cromáticos como en el acromático, no difirieron entre machos y hembras, a excepción del canal VS donde las hembras poseen un valor mayor (Tabla 1). En la Figura 5 se puede observar que en los machos hay una tendencia de que el canal que se exprese más sea el LW, mientras que en hembras tanto el LW como MW. El canal con menor expresión en ambos sexos es el VS (canal correspondiente a la región ultravioleta). Tampoco se observaron diferencias entre sexos en el tono.

Tabla 1: Valores de captura de conos en distintos canales, tono y luminosidad de machos y hembras de *P. achalensis* según un modelo de visión de ave.

	Machos	**Hembras**	***F***	**Valor P ANOVA**
VS ± DE	0,084 ± 0,010	0,091 ± 0,008	F=4,85	0,0352*
SW ± DE	0,106 ± 0,014	0,105 ± 0,011	F=0,001	0.978
MW ± DE	0,157 ± 0,035	0,141 ± 0,019	F=1,556	0,222
LW ± DE	0,132 ± 0,024	0,143 ± 0,020	F=1,686	0,204
Tono ± DE	0,672 ± 0,102	0,698 ± 0,069	F=0,593	0,447
Luminosidad ± DE	0,142 ± 0,029	0,135 ± 0,017	F=0,477	0,495
N	22	11		

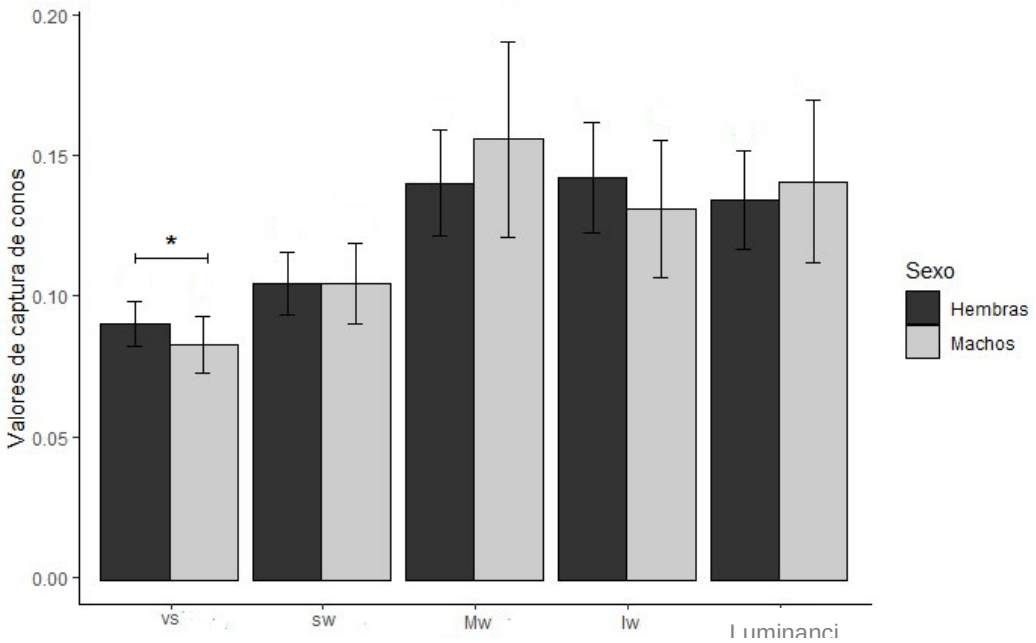

Figura 5: Medias (±desvíos estándares) de valores de captura de conos en los canales cromáticos (vs, sw, mw y lw) y acromáticos (luminancia) entre machos y hembras de *P. achalensis* según un modelo de visión de ave. Medias con asteriscos son significativamente diferentes (p > 0,05).

Al evaluar el contraste de los sexos con sus fondos, las hembras obtienen valores de JND cromáticos menores a 3, mientras que los machos JND mayores a 3, siendo diferentes significativamente (Tabla 2). Mientras que los JND acromáticos de ambos son mayores a 3 y similares. Esto quiere decir que a nivel cromático y según la visión del predador, las hembras son crípticas ya que son difíciles de discriminar de sus fondos (JND<3), mientras que en los machos sucede lo contrario, son conspicuos (JND>3). A nivel acromático ambos son fácilmente distinguibles por el predador (JND>3).

Tabla 2: Comparación de JND cromáticos y acromáticos, correspondientes a los contrastes entre piedras e individuos, entre machos y hembras de *P. achalensis* según un modelo de visión de ave.

	Machos	**Hembras**	**H**	**Valor P KW**
JND cromático ± DE	4,86 ± 2,34	2,54 ± 1,41	H=9,08	0,00511*
JND acromático ± DE	5,64 ± 3,61	6,09 ± 2,73	H=0,13	0,721
N	22	11		

Otro de los objetivos del estudio era evaluar el cambio de color y sus efectos en el camuflaje frente a un modelo de predador. Al analizar el cambio de color, los JND cromáticos y acromáticos, tanto en machos como en hembras, son menores a 3 y sin diferencias significativas (Tabla 3). Es decir, ninguno de los sexos cambia de color durante una simulación de predación según la visión del ave (los colores de los individuos antes y después de la experiencia son indiscriminables). Tampoco se observó cambio de color en los tratamientos controles (Tabla 4).

Tabla 3: Comparación de JND cromáticos y acromáticos de los individuos antes y después de la experiencia, entre machos y hembras de *P. achalensis* según un modelo de visión de ave.

	Machos	**Hembras**	**H**	**Valor P KW**
JND cromático ± DE	0,54 ± 0,37	0,37 ± 0,22	H= -1,00	0,34
JND acromático ± DE	1,17 ± 1,01	0,81 ± 0,77	H= -0,69	0,52
N	12	8		

Tabla 4: Comparación de JND cromáticos y acromáticos de los individuos antes y después de la experiencia, entre tratamientos según un modelo de visión de ave.

	Predador	**Control 1**	**Control 2**	**H**	**Valor P KW**
JND cromático ± DE	0,47 ± 0,32	0,78 ± 0,52	0,71 ± 0,47	H=3,83	0,15
JND acromático ± DE	1,02 ± 0,92	1,42 ± 1,40	1,40 ± 0,69	H= 2,72	0,26
N	20	12	12		

La simulación de predación no produjo cambios en el contraste de los individuos con sus fondos, tanto a nivel cromático como acromático (Kruskal-Wallis: JND cromático: H = 0,14; P= 0,7092; JND acromático: H = 0,34; P= 0,5580). Después de la experiencia el contraste difirió entre sexos (Tabla 6). Con respecto a lo cromático, las hembras son crípticas (JND<3), mientras que los machos conspicuos (JND>3), resultados similares a los expuestos anteriormente (ver Tabla 2). No obstante, en el contraste acromático sucede lo inverso, siendo los machos crípticos (JND<3) y las hembras conspicuas (JND>3).

Tabla 6: Comparación de JND cromáticos y acromáticos, correspondientes a los contrastes entre individuos después de la experiencia y sus fondos, entre machos y hembras de *P. achalensis* según un modelo de visión de ave.

	Machos	**Hembras**	**H**	**Valor P KW**
JND cromático ± DE	6,20 ± 2,63	2,90 ± 1,45	H= -13,61	<0,001*
JND acromático ± DE	2,99 ± 1,91	4,77 ± 2,31	H= 8,09	<0,001*
N	12	8		

Evaluación de comportamientos anti-predatorios

En base a los videos de las experiencias y a bibliografía consultada (Langkilde *et al.*, 2003; Leal, 1999); se definieron los comportamientos más relevantes a analizar que son presentados por medio de etograma (Tabla 7).

Tabla 7: Etograma de comportamientos más relevantes durante las experiencias.

Nombre	Tipo	Descripción	Unidad de medida	Ejemplo
Inmovilización	Estado	Lagarto se queda completamente quieto 2 segundos o más.	Segundos	INM.mp4
Movimientos corporales sin desplazamiento	Estado	Lagarto mueve la cabeza (hacia los costados o de manera vertical), la cola o sus patas (dando arañazos) quedándose en el mismo lugar, sin desplazamiento.	Segundos	MCSD.mp4
Locomoción	Estado	Lagarto camina lentamente y se desplaza sin detenerse o deteniéndose menos de 2 segundos.	Segundos	LOC.mp4
Huida	Estado	Lagarto corre rápidamente y se desplaza sin detenerse o deteniéndose menos de dos segundos	Segundos	HUI.mp4
Escape del lugar	Estado	Lagarto salta o se apoya contra una de las paredes del recinto, moviéndose para escalar.	Segundos	EDL.mp4
Comportamientos agresivos	Evento	Lagarto levanta la parte anterior de su cuerpo estirando sus patas delanteras y mantiene su boca abierta (gaping) o intenta morder.	Frecuencia	CA.mp4
Lengüetazo	Evento	Lagarto saca la lengua de su boca y la vuelve a meter rápidamente, desplazándose o no.	Frecuencia	LEN.mp4
Push-up	Evento	Lagarto mueve todo su cuerpo o solo su parte anterior de arriba hacia abajo de manera rápida mediante una flexión de sus patas anteriores.	Frecuencia	PU.mp4

La distribución de frecuencias de los comportamientos difirió según el tipo de tratamiento (Test Chi Cuadrado: $\chi 2$= 38,26; g.l.= 14; P= 0,0005) (Figura 6). Si bien en todos los tratamientos el comportamiento más frecuente fue la inmovilización, durante la simulación de predación aumentó la frecuencia de huida (7,5% del tiempo en predación vs 1,27% y 0,8% en controles) y de escape del lugar (4,5% del tiempo vs 0,7% y 0,5%) en contraposición a los controles, y disminuyeron los movimientos sin desplazamiento (4,6% del tiempo vs 10,91%) y la locomoción (menos del 1% vs 9,24%) en comparación con el control 1. Los comportamientos agresivos solo se observaron en el tratamiento predador, mientras que los lengüetazos y push-up solo durante los controles, aunque todos estos tuvieron muy baja frecuencia (menos del 0,5%).

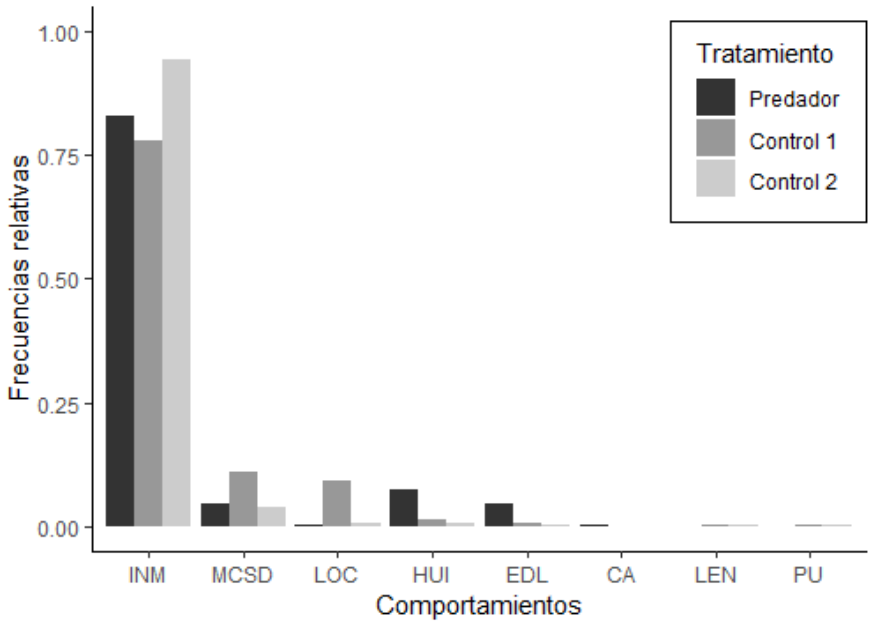

Figura 6: Distribución de frecuencias relativas de cada comportamiento registrado dividido según el tipo de tratamiento. INM: inmovilización, MCSD: movimientos corporales sin desplazamiento, LOC: locomoción, HUI: huida, EDL: escape del lugar, CA: comportamientos agresivos, LEN: lengüetazos, PU: push-up. Tratamiento predador: presentación modelo, Control 1: nada, Control 2: presentación caña.

En aquellas experiencias donde se presentó el modelo de predador la distribución de frecuencias de los comportamientos difirió según las fases (Test Chi Cuadrado: Machos: $\chi2$= 159,80; g.l.= 8; P<0,0001; Hembras: $\chi2$= 118,92; g.l.= 10; P<0,0001), pero no así según el sexo (Test Chi Cuadrado: Fase 1: $\chi2$ = 1,29; g.l.= 2; P= 0,5236; Fase 2: $\chi2$ = 1,29; g.l.= 2; P= 0,5236; Fase 3: $\chi2$ = 9,81; g.l.= 5; P= 0,0808) (Figura 7). En todas las fases, tanto en machos como en hembras, el comportamiento más frecuente es la inmovilización. Sin embargo, en las primeras dos fases las frecuencias de este comportamiento son mayores (más del 95% del tiempo) que en la fase 3 (entre el 35% y 46% del tiempo) donde aparecen otros comportamientos con más frecuencia. Estos son la huida, siendo el que tiene mayor frecuencia (21% a 33%), el escape del lugar y los comportamientos agresivos (aunque sólo en hembras y con escasa frecuencia). Se observa un patrón similar en la distribución de comportamientos al comparar los sexos. Machos y hembras poseen frecuencias altas similares de inmovilización en las fases 1 y 2 (99% y 97,65% del tiempo respectivamente). Si bien en la fase 3 en los machos aumentan la huida (32,88% vs 21,37%) y el escape (20,73% vs 11,69%) en detrimento de la inmovilización (35,15% vs 46,27%), locomoción (0,22% vs 2,27%) y los movimientos corporales sin desplazamientos (11,01% vs 17,91%), estas son solo tendencias. Esto también se aplica con la presencia de comportamientos agresivos en hembras que posee bajas frecuencias (menos del 0,5% del tiempo). Es decir, existen patrones similares de comportamientos entre sexos en las distintas fases de la simulación de predación.

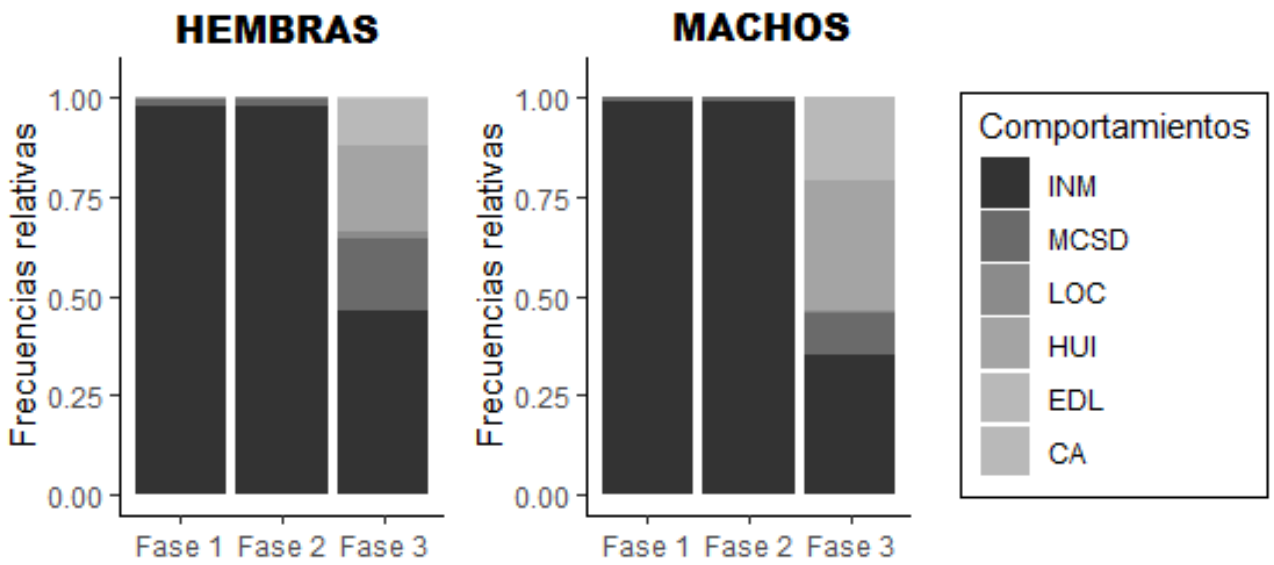

Figura 7: Distribución de frecuencias relativas de los comportamientos durante el tratamiento predador para machos y para hembras dividido según fases. INM: inmovilización, MCSD: movimientos corporales sin desplazamiento, LOC: locomoción, HUI: huida, EDL: escape del lugar, CA: comportamientos agresivos. Fase 1: Planeo lejano, Fase 2: Planeo cercano, Fase 3: ataque intensivo.

Mediante los modelos lineales mixtos se observa como el sexo no es un factor influyente, tanto para el comportamiento de huida como el de inmovilización, mientras que el tipo de tratamiento, la fase del ataque y la interacción entre ellos si son influyentes (Tabla 8). Por lo que el modelo final elegido para calcular los parámetros y realizar comparaciones con test de Tukey incluyó el factor Tratamiento, Fase y su interacción y no el factor Sexo. Los test de Tukey revelan como las mayores diferencias en las frecuencias de huida se encuentran entre el tratamiento Predador/Fase 3 y las otras combinaciones restantes de tratamientos y fases (Tabla 8). Este patrón se repite con la inmovilización y además aparecen otras diferencias, siendo destacables las del Control 1/Fases 1 y 3 vs el tratamiento Predador/Fases 1 y 2 (Tabla 8). Todo esto indica que en el tratamiento Predador durante las Fases 1 y 2 las frecuencias de inmovilización fueron mayores con respecto al Control 1, mientras que en la Fase 3 la inmovilización disminuyó y la huida aumentó con respecto a los controles (Figura 8).

Tabla 8: Resultados del modelo lineal mixto para determinar factores que explican los comportamientos de huida y de inmovilización. La última columna corresponde a las pruebas de Tukey aplicadas a las combinaciones de los niveles de los factores Tratamiento y Fase, presentando solo los significativos (p<0,05).

Modelo	**Factor fijo (χ^2(*gl*), valor *p*)**	**Estimador ± DE**	**Tests Tukey (estimador ± DE, valor *p*)**
Frecuencia Relativa Tiempo de huida ~ tratamiento × fase × sexo + (ID)	Tratamiento (χ^2(5)=19,671; *p<0,001****) Fase (χ^2(5)=34,629; *p<0,001****) Sexo (χ^2(4)=0,2443; p=0,621) Tratamiento*Fase (χ^2(11)=106,51; *p*<0,001***)	Intercept: 0,004±0,005 Control 2: -0,004±0,009 Predador:-0,004±0,007 Fase 3: 0,0002±0,0073 Fase 1: 0,002±0,007 Control 2 × Fase 3: 0,008±0,012 Predador × Fase 3: 0,106±0,010 Control 2 × Fase 1: -0,001±0,012 Predador × Fase 1: -0,003±0,010	Fase 2×Control 1–Fase 3×Predador: -0,102±0,007, p<0,001 Fase 3×Control 1-Fase 3×Predador: 0,102±0,007, p<0,001 Fase 1×Control 1-Fase 3×Predador: -0,100±0,007, p<0,001 Fase 2×Control 2–Fase 3×Predador: -0,107±0,009, p<0,001 Fase 3×Control 2–Fase 3×Predador: -0,098±0,009, p<0,001 Fase 1×Control 2-Fase 3×Predador: -0,106±0,009, p<0,001 Fase 2×Predador-Fase 3×Predador: -0,106±0.007, p<0,001 Fase 3×Predador-Fase 1×Predador: 0,107±0,007, p<0,001
Frecuencia Relativa Tiempo de inmovilización ~ tratamiento × fase × sexo + (ID)	Tratamiento (χ^2(5)=10,701; *p<0,001***) Fase (χ^2(5)=33,64; *p<0,001****) Sexo (χ^2(4)=0,060; p=0,8065) Tratamiento*Fase (χ^2(11)=87,097; *p<0,001****)	Intercept:0,259±0,010 Control 2:0,042±0,015 Predador:0,036±0,013 Fase 3:-0,009±0,012 Fase 1:-0,018±0,012 Control 2 × Fase 3: -0,012±0,021 Predador × Fase 3: -0,150±0,02 Control 2 × Fase 1: 0,008±0,021 Predador × Fase 1: 0,022±0,018	Fase 3×Control 1-Fase 2×Control 2: -0,050±0,015, P=0,027 Fase 3×Control 1–Fase 2×Predador: -0,044±0,013, P=0,014 Fase 3×Control 1-Fase 1×Predador: -0.048±0.013, P=0,005 Fase 1×Control 1-Fase 2×Control 2: -0,060±0,015, P=0,003 Fase 1×Control 1-Fase 1×Control 2: -0,049±0,015, P=0,034 Fase 1×Control 1-Fase 2×Predador: -0,053±0,013, P<0,001 Fase 1×Control 1-Fase 1×Predador: -0,057±0,013, P<0,001 Fase 1×Control 1–Fase 3×Predador: 0,106±0,013, P<0,001 Fase 2×Control 1-Fase 3×Predador: 0,124±0,013,P<0,001 Fase 3×Control 1–Fase 3×Predador: 0,115±0.013, P<0,001 Fase 1×Control 2-Fase 3×Predador: 0,155±0,015, P<0,001 Fase 2×Control 2-Fase 3×Predador: 0,165±0,015, P<0,001 Fase 3×Control 2-Fase 3×Predador: 0,144±0,015, P<0,001 Fase 1×Predador- Fase 3×Predador: -0,163±0,013, P<0,001 Fase 2×Predador-Fase 3×Predador: 0,159±0,013, P<0,001

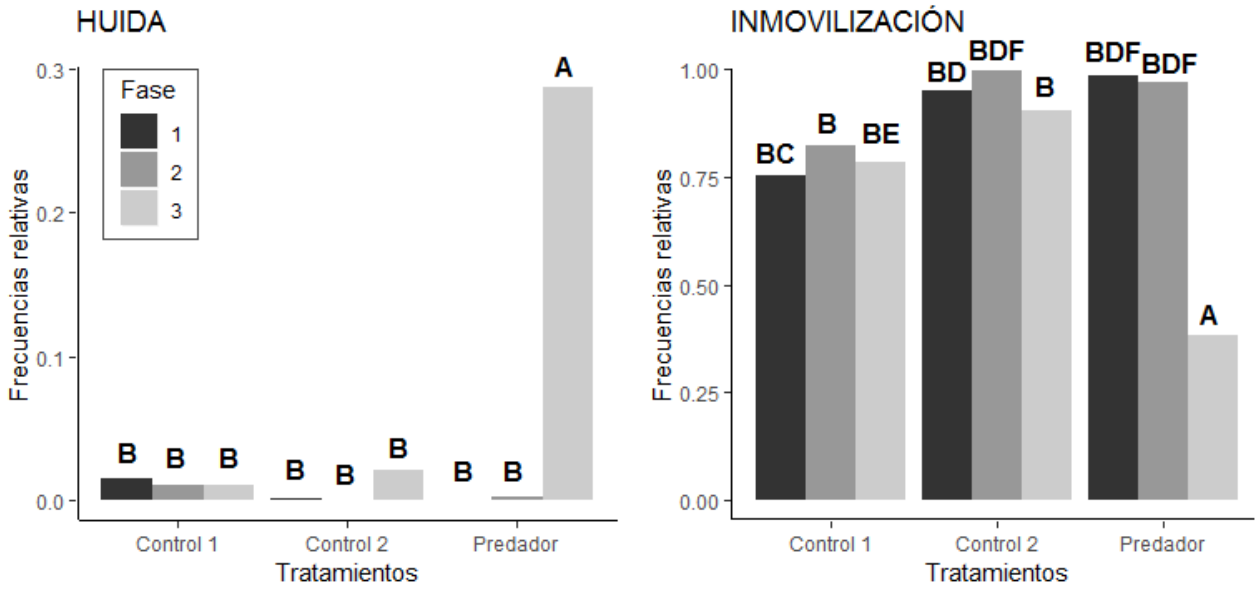

Figura 8: Distribución de frecuencias relativas de los comportamientos de huida (izquierda) e inmovilización (derecha) durante cada tratamiento dividido según fases. Los pares AB, CD y EF son significativamente diferentes (p > 0,05). Fase 1: Planeo lejano, Fase 2: Planeo cercano, Fase 3: ataque intensivo.

Evaluación del comportamiento de huida

La distancia de huida (FID) fue menor en el tratamiento Control que en el tratamiento Predador (Control=68,18±39,69 cm.; Predador=306,62±25,82 cm.; ANCOVA: F_1= 41,23; p<0,0001; n control=10; n predador=26; covarianza temperatura: F_1= 3,92; p= 0,0561), es decir que cuando se simularon ataques con el modelo de predador los lagartos huyeron antes en comparación con ataques sin predador. Mientras, en el tratamiento Predador los machos tuvieron FID mayores que las hembras (Machos=433,88±43,18 cm.; Hembras=250,06±28,79 cm.; ANCOVA: F_1=12,55; p=0,0017; n machos=8; n hembras=18; covarianza temperatura: F_1=0,40, p=0,5339), significando que machos huían antes que las hembras. En ambos casos la temperatura no tuvo un efecto significativo. No hubo una relación significativa entre la FID y la distancia al refugio en ninguno de los sexos (Regresión lineal FID vs distancia al refugio en cada sexo: Machos: F_1 = 0,0735; P = 0,7972; R^2 = 0,01; Hembras: F_1 = 0,2746; P = 0,6079; R^2 = 0,02) (Figura 9). Es decir, que no importa que tan alejado esté el lagarto de su refugio.

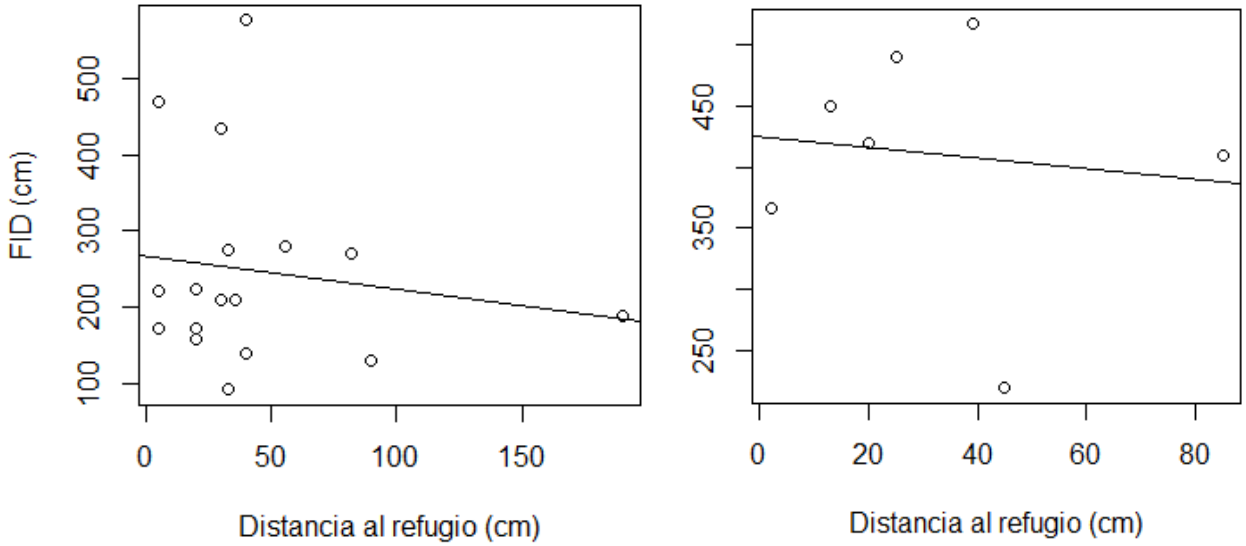

Figura 9: Relaciones entre FID (cm) y distancias al refugio (cm) para hembras (izquierda) y machos (derecha) de *P. achalensis*.

DISCUSIÓN

En este estudio se abordaron las estrategias anti-predatorias ante aves rapaces en *Pristidactylus achalensis* a nivel de color y comportamiento y las variaciones de estos componentes entre sexos. Esto es de suma importancia para entender de qué manera actúa la selección natural y su interacción con la selección sexual. Cabe destacar que se utilizó como modelo de predador a las aves rapaces, tanto en experiencias controladas como de campo.

Si bien se considera a *Pristidactylus achalensis* como una especie donde los machos poseen colores más llamativos que las hembras, en rasgos generales los machos y las hembras no presentaron marcado dicromatismo sexual teniendo en cuenta el sistema de visión de las aves. Se encontraron diferencias en el color UV (hembras con más UV que machos), aunque la expresión de colores UV es muy baja en la región dorsal en ambos sexos de estos ejemplares. Por otra parte, hubo tendencias variables en los otros colores, encontrándose valores mayores en los canales de ondas medias (MW) y largas (LW), correspondientes a los colores verde y rojo respectivamente. Esto coincide con el tono, que mostró valores menores a 1 en ambos sexos, sugiriendo que para el ave poseen una coloración entre verde y marrón. La ausencia de dicromatismo sexual puede deberse a que las presiones de selección natural provocan que las regiones dorsales más expuestas a las aves exhiban un menor dicromatismo sexual para disminuir los riesgos de predación (Marshall & Stevens, 2014). Sin embargo, cabe destacar que, a pesar del bajo dicromatismo, se ha observado que las hembras son más crípticas que los machos. Es decir, pueden camuflarse con las piedras de su entorno a nivel cromático, dado que los valores de JND son menores a 3 en las hembras, mientras que los machos mostraron valores cercanos a 5. Estos valores indican que las aves pueden discriminar como distinto los machos de las rocas, mientras que para poder discriminar las hembras de las rocas requieren mejores condiciones de iluminación. Este patrón se ha observado en muchas especies de lagartos (e.g. Marshall & Stevens, 2014; Macedonia *et al.*, 2009), donde generalmente la selección sexual es más intensa en los machos (Stuart-Fox *et al*., 2004) promoviendo que sean más conspicuos para atraer parejas y para competir contra conespecíficos (Marshall & Stevens, 2014). Por lo tanto, la selección sexual podría ser un factor que influya sobre la coloración de los machos, además de las presiones de predación. La combinación de presiones de selección sexual junto a las presiones por predación pueden limitar la expresión del fenotipo en cada sexo. Aun así, se necesitan más estudios para dilucidar el rol del color en la selección sexual en esta especie. Si bien para el humano la especie *Pristidactylus achalensis* aparenta ser una especie con gran diferencia de coloración entre machos y hembras, para predadores como las aves rapaces esta diferencia entre sexos no es tan marcada. Aún

así, se destaca que el contraste con el fondo es un carácter diferente entre sexos y es esta relación la funcionalmente importante en las estrategias anti-predatorias. Las hembras se presentan con una coloración más camuflada que la de los machos. Esto puede tener implicancias en los comportamientos asociados a cada sexo, dado que las estrategias anti-predatorias pueden ser consideradas como la conjunción de patrones de color y comportamiento**.**

La exploración de las estrategias anti-predatorias durante experiencias controladas donde se simulaba un ataque de predación permitió comprender la variabilidad de los comportamientos en diferentes fases del proceso de predación y entre sexos. Estas experiencias se acompañaron de controles para evaluar la efectividad del experimento en la simulación de predación. Al comparar entre tratamientos se observa que el modelo de predador incitó a los lagartos a realizar comportamientos anti-predatorios específicos con más frecuencia (como la huida, el escape del lugar o la presencia de comportamientos agresivos), disminuir la frecuencia de otros (los movimientos corporales sin desplazamiento, la locomoción) e incluso no realizarlos (como push-up y lengüetazos). Las diferencias con el tratamiento control en el cual se removió el halcón pero se mantuvo el dispositivo, muestran que los lagartos diferenciaron el estímulo de la presencia del predador. Aun así, cuando se compararon las frecuencias relativas de inmovilización de las fases 1 y 2 del tratamiento Predador coincidieron con las del Control 2, indicando que la caña pudo haber generado algún estímulo de alerta. Igualmente la caña no provocó que los lagartos huyeran con alta frecuencia como si sucedió con el modelo de predador. Mientras que los comportamientos durante el Control 1 fueron diferentes al tratamiento Predador. Por lo que el control no incitó comportamientos anti-predatorios y el modelo funcionó eficazmente para simular un ave predadora. Cabe destacar que no se observaron diferencias entre sexos en las frecuencias de comportamientos realizados frente al modelo de predador, sin embargo ambos sexos mostraron variación en la respuesta frente a diferentes fases de la predación. Durante las fases de sobrevuelo (Fase 1 y 2) sin ataque los ejemplares se mantuvieron inmóviles, lo que condice con una estrategia de utilización del camuflaje. La inmovilidad aumenta la optimización del color, lo cual también se relaciona con la manera de caza de las aves rapaces como los halcones, quienes poseen un vuelo estático (“halconeo”) a fin de detectar presas. Posteriormente, en una fase de ataque donde la presa ya fue detectada (Fase 3), los comportamientos asociados fueron los de huida principalmente. Esto también fue observado durante las experiencias hechas a campo donde los lagartos respondieron escapando durante la fase de acercamiento.

Con respecto al cambio de color, en esta especie no se observó este mecanismo de defensa contra aves predadoras, ya que no se han observado diferencias de coloración luego de las simulaciones, ni

tampoco variación de la relación de color con respecto al fondo, es decir, el camuflaje no se modificó como sucede en otras especies (Stuart-Fox *et al.*, 2008). Por lo tanto, este mecanismo puede que sea importante para otras funciones como la comunicación entre conespecíficos (como se ha observado en competencias entre machos) y/o termorregulación (Stuart-Fox & Moussalli, 2008). Aun así, hay que tener en cuenta que en este estudio sólo se ha analizado el color a través de un modelo de visión de ave, por lo que podría suceder que este mecanismo se produzca pero que sea utilizado contra otro tipo de predadores (como serpientes, mamíferos, etc.), como se ha observado en otros reptiles (ver Stuart-Fox *et al.*, 2006).

Se destaca que en cada etapa de la simulación de predación los lagartos se comportaron de manera distinta, afirmando el hecho de que la predación es dinámica en el tiempo, por lo que las estrategias que usan las presas para defenderse también lo son (Pianka & Vitt, 2003). Cuando las aves planean (Fases 1 y 2) los lagartos mayoritariamente se mantienen quietos, pero al ser atacados de manera más cercana (Fase 3) utilizan tanto la huida como la inmovilización como comportamientos más frecuentes, aunque esta última disminuye con respecto a las etapas anteriores. La variabilidad de comportamientos a lo largo de la predación supone una evaluación del contexto y toma de decisiones comportamentales por parte de los individuos. La razón por la cual se observan estos comportamientos y cambios de comportamiento puede estar íntimamente relacionados con la cripsis. En un inicio cuando el ave está detectando a su presa a lo lejos, siendo el riesgo de predación menor, se mantienen quietos para volverse más crípticos, ya que el movimiento aumenta las probabilidades de ser visibles (Cooper & Sherbrooke, 2010). Cuando ocurrió la detección y comienza el ataque, asemejarse al fondo ya no es una estrategia viable para el lagarto, por lo que recurre a la huida como principal vía para evitar ser capturado. También, se observaron comportamientos agresivos, aunque no fueron frecuentes, ya que la presa sólo debe usarlo cuando está arrinconada porque representa un peligro ir en contra del predador (Duchateau *et al.*, 2007). Los comportamientos agresivos fueron comunes en el momento de ser capturados por los investigadores. Cabe destacar que por más que hubo una alta frecuencia de inmovilización durante las primeras fases, en las experiencias a campo durante la aclimatación los lagartos realizaron push-up y cabeceos. Estos comportamientos podrían actuar como señales disuasivas de la persecución (la presa le avisa al predador que lo ha detectado, perdiendo la ventaja de la sorpresa) o de distracción para los predadores (Duchateau *et al.*, 2007). También puede manifiestar que las experiencias controladas no replican las mismas condiciones en las cuales los ejemplares despliegan sus comportamientos. Sería interesante profundizar las funciones de los comportamientos durante la predación y explorar su variabilidad frente a otros predadores.

Ambos sexos utilizaron los mismos comportamientos, a excepción de algunas hembras que se comportaron de manera agresiva. En este estudio el foco era relacionar la cripsis con los comportamientos, por lo que se analizaron con mayor detalle los comportamientos de inmovilización y huida, ya que tienen una mayor relevancia en la cripsis y son comportamientos anti-predatorios comunes en lagartos (Whiting *et al*., 2003). En ambos comportamientos el sexo no fue un factor influyente, mientras que el tipo de tratamiento y la fase si lo fueron. Entonces, se puede concluir que machos y hembras se comportan de manera similar ante aves rapaces, a pesar de que posean diferencias en el camuflaje. Sin embargo, durante las experiencias a campo al analizar las distancias de iniciación de huida (FID) estas si difirieron de manera significativa entre sexos. Esto quiere decir que existe una compensación del riesgo que implica poseer colores llamativos con respuestas comportamentales, en este caso con una huida más temprana, es decir, a una distancia mayor del predador por parte de los machos más conspicuos. Esto se ha comprobado en varias especies de lagartos (e.g. Johnson, 1970; Stone *et al.*, 1994; Lailvaux *et al.*, 2003; Duchateau *et al*., 2007), pero no es muy común entre los diversos taxones de lagartos (Cooper & Pérez-Mellado, 2011). La causa de este patrón es el balance que los animales deben lograr entre los costos del escape y los efectos sobre el fitness (Cooper, 1997). La coloración conspicua de los machos aumenta el riesgo de predación y, por ende, escapan a una mayor distancia al presentarse un predador, perdiendo oportunidades para forrajear, termorregular o relacionarse con conespecíficos. Mientras que las hembras permitirían un mayor acercamiento de los predadores porque poseen mayores ventajas de su coloración, incrementando las oportunidades de no ser detectadas al no escapar. Aun así, existe un balance de los costos del escape en cada sexo que se ven compensados con los beneficios en el fitness, por ejemplo, al momento de atraer parejas y/o competir contra otros individuos. También, se analizó otro factor que puede influir en los riesgos de predación del animal que es la cercanía a un refugio, y si esto sería distinto entre los sexos. No se encontraron asociaciones significativas entre FID y las distancias al refugio, resultado que se ha encontrado en otras especies de lagartos como *Crotaphytus dickersonae* (Duchateau *et al*., 2007). Esto puede deberse a que son lagartos que generalmente realizan sus actividades (como forrajeo, termorregulación, entre otras) fuera de las grietas que usan como refugio, pero sin alejarse mucho de ellas. Durante las experiencias a campo se observaron generalmente cortas distancias al refugio. Por lo que la distancia hacia el refugio no influye sobre el riesgo de predación como si lo determina el sexo de los ejemplares. En aquellas especies que se alejan más de sus refugios, existe una relación entre FID y la distancia al refugio (e.g., Cooper, 1997; Cooper, 2003; Cooper & Pérez-Mellado, 2011), probablemente debido al tiempo mayor requerido para llegar al refugio. Entonces, estas especies ajustan el comportamiento de huida dependiendo del riesgo de predación que varía según la distancia al refugio (Cooper, 1997), mientras que en especies

que realizan sus actividades en cercanía al refugio, la huida estaría influenciada por factores intrínsecos al individuo como la coloración. Adicionalmente, se observó que la temperatura ambiente, variable ambiental influyente sobre organismos ectotermos, no influyó sobre las FID, resultado coincidente con otros trabajos (e.g., Putman *et al*., 2017).

En conclusión, la selección natural y la sexual actúan en conjunto para modelar el fenotipo de los animales. En los Lagartos de Achala a través de la visión de un ave rapaz, a pesar de no ser dicromáticos, machos son más conspicuos que las hembras con respecto a las piedras donde viven. Esto genera diferencias en la cripsis, pero aun así encontramos que el comportamiento de permanecer inmóviles cuando el ave vuela a lo lejos (riesgo de predación menor) es el mismo en ambos sexos. Esto significa que el movimiento de la presa, más allá si el lagarto es críptico o no, podría aumentar las posibilidades de que el predador los detecte y sean atacados. Los comportamientos anti-predatorios varían temporalmente en relación a distintas fases del proceso de predacion. La compensación de la relación entre el fenotipo de color y el entorno con los comportamientos radica en las distancias de iniciación de huida, donde los machos escapan antes que las hembras cuando se les acerca un predador. Entonces, el momento o distancia a la cual los individuos toman la decisión de iniciar la huida es un factor clave para modular los riesgos de predación causados por la coloración en estos animales.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi familia y a mis seres queridos por bancarme en los momentos buenos y malos, por estar siempre dispuestos a ayudarme, por su afecto e interés en lo que hacía;

A mis amigos de la vida por su cariño y compañerismo siempre intactos a pesar de que a veces fuera complicado juntarnos por tanto estudio, por estar siempre ahí (incluso algunas veces cuando tenía que estudiar) más que nada cuando necesitaba despejar mi cabeza de la facultad, por escucharme y mostrar interés cuando hablaba sobre mis cosas de la carrera aunque a veces fuese difícil que me terminaran de entender con tantos términos específicos de la biología;

A mis amigos de la facultad con los que he compartido tantas horas de clases pero que al lado de ellos eran menos aburridas, con los que compartí el mate de cada día y comida rica (las veces que había), con los que pude contar cuando necesitaba ayuda en alguna materia o con la tesina, apoyo y ánimos antes de rendir algo, algún consejo sobre la vida o simplemente charlar un ratito, con los que siempre pasé momentos divertidos y momentos difíciles que se volvían más amenos entre chistes y risas, con los que aprendí que el trabajo en equipo es mejor y más divertido que hacerlo todo uno mismo. Gracias por todo esto y por un montón de cosas más que seguro me estoy olvidando, gracias por hacer de estos años de cursado uno de los recuerdo más placenteros e inolvidables de mi vida

Gracias a mi director por acompañarme y guiarme durante este proceso, por darme la oportunidad de realizar la tesina sobre un tema tan interesante como es el color dentro de las estrategias anti-predatorias, por enseñarme muchísimas cosas, por ayudarme un montón en cada momento de la tesina (escritura, búsqueda bibliográfica, planeación y realización de los viajes a campo y experiencias, análisis de datos, presentación oral, etc), por transmitirme su pasión y entusiasmo, no sólo por los lagartos, sino también por la biología, la investigación y la naturaleza, por darme una mano siempre con una sonrisa y un mate, por la paciencia y el aguante, por los viajes al campo que a pesar de ser agotadores se disfrutaban muchísimo;

A la gente de la cueva (cátedra de Biología del Comportamiento) por brindarme la oportunidad, el espacio y los materiales para realizar esta tesina, por la buena onda y buena predisposición cuando necesitaba ayuda, por los almuerzos con fruta y alguna cosa rica cuando se presentaba, por los seminarios que me ayudaron a mejorar la tesina, por involucrarme en distintas actividades que me hicieron sentir parte del grupo;

A la gente del hotel La Posta por brindarnos el espacio para realizar parte de las experiencias de la tesina y darnos una mano cuando necesitábamos con las mejores de las ondas;

A la UNC por ser pública y a sus docentes por transmitir valores y enseñanzas que van más allá de lo que nos enseñan en el plan de estudio, aunque sin dejar de ser importante.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abrahams M. V. (1995) The interaction between antipredator behaviour and antipredator morphology: experiments with fathead minnows and brook sticklebacks. *Canadian Journal of Zoology*, 73 (12), 2209-2215.

Bates D., Maechler M., Bolker B. & Walker S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.

Begon M., Townsend C. R. & Harper J. L. (2006) Ecology: from individuals to ecosystems. United Kingdom. Blackwell Publishing.

Cooper Jr W. E. (1997) Escape by a refuging prey, the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Canadian Journal of Zoology*, 75(6), 943-947.

Cooper Jr W. E. (2003) Risk factors affecting escape behavior by the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*: speed and directness of predator approach, degree of cover, direction of turning by a predator, and temperature. *Canadian Journal of Zoology*, 81(6), 979-984.

Cooper Jr W. E. (2008) Visual monitoring of predators: occurrence, cost and benefit for escape. *Animal Behaviour*, 76(4), 1365-1372.

Cooper Jr W. E. & Pérez-Mellado V. (2011) Escape by the Balearic Lizard (*Podarcis lilfordi*) is affected by elevation of an approaching predator, but not by some other potential predation risk factors. *Acta Herpetologica*, 6(2): 247-259

Cooper Jr W. E. & Sherbrooke W. C. (2010) Crypsis influences escape decisions in the round-tailed horned lizard (*Phrynosoma modestum*). *Canadian Journal of Zoology*, 88(10), 1003-1010.

Cuthill I. C., Allen W. L., Arbuckle K., Caspers B., Chaplin G., Hauber M. E., Hill G. E., Jablonski N. G., Jiggins C. D., Kelber A., Mappes J., Marshall J., Merrill R., Osorio D., Prum R., Roberts N. W., Roulin A., Rowland H. M., Sherratt T. N., Skelhorn J., Speed M. P., Stevens M., Stoddard M. C., Stuart-Fox D., Talas L., Tibbetts E. & Caro T. (2017) The biology of color. *Science*, 357(6350), eaan0221.

Duchateau M. J., Macedonia J., & Plasman M. (2007) Anti-predation behaviour of Dickerson's collared lizard, *Crotaphytus dickersonae*. *Animal Biology*, 57(2), 231-246.

Font E., Pérez i de Lanuza G. & Sampedro C. (2009) Ultraviolet reflectance and cryptic sexual dichromatism in the ocellated lizard, *Lacerta* (*Timon*) *lepida* (Squamata: Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(4), 766-780.

Fox L. R. (1975) Cannibalism in natural populations. *Annual review of ecology and systematics*, 6(1), 87-106.

Frutos N. L. (2010) Selección y uso de hábitat en *Pristidactylus achalensis*: Implicancias en la conservación de la especie en el Parque Nacional Quebrada del Condorito. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad de Córdoba.

Hart N. S. (2002) Vision in the peafowl (Aves: *Pavo cristatus*). *The Journal of Experimental Biology*, 205, 3925-3935.

Hart N. S., Partridge J. C., Cuthill I. C. & Bennett A. T. D. (2000) Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the blue tit (*Parus caeruleus* L.) and the blackbird (*Turdus merula* L.). *Journal of Comparative Physiology A*, 186(4), 375-387.

Houtman R. & Dill L. M. (1994) The influence of substrate color on the alarm response of tidepool sculpins (*Oligocottus maculosus*; Pisces, Cottidae). *Ethology*, 96(2), 147-154.

Husak J. F., Macedonia J. M., Fox S. F. & Sauceda R. C. (2006) Predation cost of conspicuous male coloration in collared lizards (*Crotaphytus collaris*): an experimental test using clay-covered model lizards. *Ethology*, 112(6), 572-580.

Johnson C. R. (1970) Escape behavior and camouflage in two subspecies of *Sceloporus occidentalis*. *American Midland Naturalist*, 280-282.

Lailvaux S. P., Alexander G. J. & Whiting M. J. (2003) Sex-based differences and similarities in locomotor performance, thermal preferences, and escape behaviour in the lizard *Platysaurus intermedius wilhelmi*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(4), 511-521.

Langkilde T., Schwarzkopf L. & Alford R. (2003) An ethogram for adult male rainbow skinks, *Carlia jarnoldae*. *Herpetological Journal*, 13(3), 141-148.

Leal M. (1999) Honest signalling during prey–predator interactions in the lizard *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour*, 58(3), 521-526.

Lenth R. V. (2016) Least-squares means: the R package lsmeans. *Journal of statistical software*, 69(1), 1-33.

Lima S. L. & Dill L. M. (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, 68 (4), 619-640.

Macedonia J. M. (2001) Habitat light, colour variation, and ultraviolet reflectance in the Grand Cayman anole, *Anolis conspersus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73(3), 299-320.

Macedonia J. M., Lappin A. K., Loew E. R., McGuire J. A., Hamilton P. S., Plasman M., Brandt Y., Lemos-Espinal J. A. & Kemp D. J. (2009) Conspicuousness of Dickerson's collared lizard (*Crotaphytus dickersonae*) through the eyes of conspecifics and predators. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(4), 749-765.

Maia R., Gruson H., Endler J. A. & White T. E. (2019) pavo 2.0: new tools for the spectral and spatial analysis of colour in R. *Methods in Ecology and Evolution.*

Marshall K. L. & Stevens M. (2014) Wall lizards display conspicuous signals to conspecifics and reduce detection by avian predators. *Behavioral Ecology*, 25(6), 1325-1337.

Marshall K. L., Philpot K. E. & Stevens M. (2015) Conspicuous male coloration impairs survival against avian predators in Aegean wall lizards, *Podarcis erhardii. Ecology and evolution*, 5(18), 4115-4131.

Nokelainen O., Hubbard N., Lown A. E., Wood L. E. & Stevens M. (2017) Through predators' eyes: phenotype–environment associations in shore crab coloration at different spatial scales. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(4), 738-751.

Nunes J. V. E., Elisei T. & De Sousa B. M. (2012) Anti-predator behaviour in the Brazilian lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) on a rocky outcrop. *Herpetol Bull*, 120, 23-28.

Ödeen A. & Håstad O. (2013) The phylogenetic distribution of ultraviolet sensitivity in birds. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 36.

Osorio D. & Vorobyev M. (2005) Photoreceptor spectral sensitivities in terrestrial animals: adaptations for luminance and colour vision. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1574), 1745-1752.

Putman B. J., Drury J. P., Blumstein, D. T. & Pauly, G. B. (2017) Fear no colors? Observer clothing color influences lizard escape behavior. *PLoS ONE*, 12(8), e0182146.

Pianka E. R. & Vitt L. J. (2003) Lizards: windows to the evolution of diversity (Vol. 5). Univ of California Press.

R Core Team. (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Ruxton G. D., Sherratt T. N. & Speed M. P. (2004) Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry. Oxford University Press.

Salvado S. A. & Fariña N. (2018) Anfibios y reptiles como parte de la dieta de las aves de argentina, una recopilación.

Siddiqi A., Cronin T. W., Loew E. R., Vorobyev M. & Summers K. (2004) Interspecific and intraspecific views of color signals in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*. *Journal of Experimental Biology*, 207(14), 2471-2485.

Sigmund W. R. (1983). Female preference for *Anolis carolinensis* males as a function of dewlap color and background coloration. *Journal of Herpetology*, 137-143.

Sinsch U., Martino A. L. & di Tada I. E. (2002) Longevity and sexual size dimorphism of the Pampa de Achala copper lizard *Pristidactylus achalensis* (Gallardo, 1964). *Amphibia-Reptilia*, 23(2), 177-190.

Smith K. R., Cadena V., Endler J. A., Porter W. P., Kearney M. R. & Stuart-Fox D. (2016). Colour change on different body regions provides thermal and signalling advantages in bearded dragon lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1832), 20160626.

Stevens M. & Merilaita S. (2009) Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1516), 423-427.

Stevens M., Párraga C. A., Cuthill I. C., Partridge J. C. & Troscianko T. S. (2007) Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90, 211–237.

Stone P. A., Snell H. L. & Snell H. M. (1994) Behavioral diversity as biological diversity: introduced cats and lava lizard wariness. *Conservation Biology*, 8(2), 569-573.

Stuart-Fox D. M., Moussalli A., Johnston G. R. & Owens I. P. (2004) Evolution of color variation in dragon lizards: quantitative tests of the role of crypsis and local adaptation. *Evolution*, 58(7), 1549-1559.

Stuart-Fox D. M., Moussalli A. & Whiting M. J. (2008) Predator-specific camouflage in chameleons. *Biology letters*, 4(4), 326-329.

Stuart-Fox D. M. & Moussalli A. (2008) Camouflage, communication and thermoregulation: lessons from colour changing organisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1516), 463-470.

Taylor R. J. (1984) Predation. Population and Community Biology. USA. Chapman and Hall.

Teyssier J., Saenko S. V., Van Der Marel D. & Milinkovitch M. C. (2015) Photonic crystals cause active colour change in chameleons. *Nature communications*, 6, 6368.

Troscianko J. & Stevens M. (2015) Image calibration and analysis toolbox–a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11), 1320-1331.

Vorobyev M. & Osorio D. (1998) Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London B:Biological Sciences*, 265(1394), 351-358.

Wagner E. A. & Zani P. A. (2017) Escape Behavior of Side-Blotched Lizards in Response to Model Predators. *Canadian Journal of Zoology*, 95, 965–973.

Whiting M. J., Lailvaux S. P., Reaney L. T. & Wymann M. (2003) To run or hide? Age-dependent escape behaviour in the common flat lizard (*Platysaurus intermedius wilhelmi*). *Journal of Zoology*, 260(2), 123-128.