

Comportamiento bajo riesgo de depredación: optimización de las decisiones de escape en lacértidos

JOSÉ MARTÍN

*Departamento de Ecología Evolutiva,
Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC,
José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España.
E-mail: Jose.Martin@mncn.csic.es*

Resumen: Se ha propuesto que la decisión de escapar debería ser optimizada, puesto que existen costes como el gasto de energía y la pérdida de oportunidades, existiendo una distancia óptima de huida entre el depredador y la presa. Se examinan una serie de experimentos realizados con lacértidos que soportan las predicciones de un modelo que analiza cómo los individuos deberían evaluar los costes y beneficios de la huida para decidir cuándo escapar. Se analiza cómo cambios en el riesgo de depredación percibido debidos a la estructura del hábitat, la temperatura corporal o la coloración de los individuos, pero también, costes como la pérdida de oportunidades para termorregular, reproducirse o defender un territorio modifican la distancia óptima de huida. Por otra parte, la distancia de huida puede cambiar según lo efectivos que sean otros sistemas de defensa alternativos como la cripsis. La optimización de estas estrategias comportamentales antidepredatorias podría ayudar a los reptiles a hacer frente a cambios en la presión de los depredadores sin caer en costes excesivos.

Palabras clave: Riesgo de depredación, estrategias de escape, toma de decisiones, comportamiento, saurios

Abstract: Behaviour under predation risk: optimisation of escape decisions in lacertid lizards.- It has been hypothesised that the escape decision should be optimised, because fleeing can be costly (e.g. energetic expenditure and loss of opportunities), and that there should be an optimal flight distance between the predator and the prey. I review several experiments with lacertid lizards that support the predictions of a model that analyse how individuals should evaluate costs and benefits of fleeing in deciding when to escape. I analyse how changes in perceived predation risk levels due to habitat structure, body temperature, or body coloration of individuals, but also costs such as the loss of opportunities for thermoregulation, reproduction or territory holding, can modify the optimal flight distance. On the other hand, the flight distance may change when other alternative defence tactics such as crypsis are more effective. Optimisation of these antipredatory behavioural strategies might help lizards to cope with changes in predation risk without incurring excessive costs.

Key words: predation risk, escape strategies, decision making, behaviour, lizards

INTRODUCCIÓN

Escapar corriendo de un depredador es una táctica antidepredatoria común entre muchos organismos, pero la decisión de cuándo y cómo escapar es crucial para los animales. La razón de esta importancia radica simplemente en que cualquier fallo en esta decisión resulta en una interrupción total de las posibilidades de contribuir al fitness en el futuro. Por eso hay una fuerte presión selectiva a favor de los individuos que son capaces de escapar con éxito de un depredador. Sin embargo, la selec-

ción natural favorece a los individuos que además de minimizar su riesgo de mortalidad, son capaces de atender simultáneamente, y de forma satisfactoria, a otras demandas (LIMA & DILL, 1990; LIMA, 1998).

La decisión de en qué momento escapar cuando se aproxima un depredador debería ser optimizada, teniendo en cuenta que el huir tiene, aparte de los beneficios obvios de escapar, una serie de costes. Principalmente derivados del hecho de que un animal tiene que interrumpir lo que está haciendo para huir (por ej., tiene que dejar de alimentarse, termorre-

gular, o defender un territorio). Además, los depredadores no tienen por qué atacar siempre a todas las presas que encuentran. Así que una huida precipitada podría ser innecesaria y costosa, incluso podría llamar la atención del depredador y provocar el ataque. YDENBERG & DILL (1986) han modelizado cómo deberían los individuos evaluar los costes y beneficios de la huida para decidir cuándo escapar. Frente a un depredador que se aproxima gradualmente, la presa debería elegir huir cuando el coste de huida es menor que el de permanecer sin huir. De modo que, en cada situación, existiría una distancia óptima de huida entre el depredador y la presa. Si se incrementa el riesgo de ser capturado la distancia óptima aumenta (la presa debería huir antes). Mientras que si se incrementan los costes de huida, la distancia óptima disminuye (la presa debería huir más tarde). Este modelo asume, pues, que los animales son capaces de estimar el nivel de riesgo de depredación en el ambiente en cada momento, y de decidir qué hacer valorando el balance entre los costes y beneficios asociados a varios comportamientos alternativos.

Los reptiles, y los saurios en particular, están sometidos a una gran presión por parte de los depredadores (MARTÍN & LÓPEZ, 1990, 1996a). Por lo que constituyen un modelo excelente para verificar las hipótesis de este modelo. En este trabajo se va a analizar si las observaciones y experimentos realizados en lacértidos se ajustan a las predicciones derivadas de este modelo, y por tanto apoyan la hipótesis de una optimización de las decisiones de escape.

MATERIAL Y MÉTODOS

El método usado en este tipo de estudios es muy simple. Consiste en que el propio investigador actúa como supuesto depredador y simula un ataque hacia la presa. En muchos trabajos se ha comprobado que las lagartijas responden a un observador humano como si

fuera un depredador natural (MARTÍN & LÓPEZ, 1995a, 1996b). Normalmente, se trata de recorrer el área de estudio al azar hasta localizar una presa con prismáticos, y entonces se inicia la aproximación. Para estandarizar el método de aproximación del observador, la misma persona, con la misma ropa y siempre a la misma velocidad y con el mismo ángulo realiza los simulacros de ataque depredatorios. Esto es debido a que las lagartijas al igual que otros muchos animales son capaces de reaccionar de manera distinta ante un depredador en función de la forma de aproximarse (BURGER & GOCHFELD, 1990, 1993; MARTÍN & LÓPEZ, 1996b; COOPER, 1997). Alternativamente, se puede variar experimentalmente alguna de estas características para examinar su efecto. Así, por ejemplo, los saurios reaccionan de manera distinta ante la aproximación de un depredador en función de la intensidad de amenaza o del peligro del ataque (COOPER, 1997). Así que se pueden usar las características de la forma de aproximarse del depredador (el investigador en este caso) para estimar cómo los individuos consideran el nivel de riesgo de depredación (MARTÍN & LÓPEZ, 2000a). La aproximación a las lagartijas puede ser, por ejemplo, de dos formas: andando despacio, cerca y tangencialmente, sin prestar atención al individuo (riesgo de depredación bajo), o simulando un ataque depredatorio directamente hacia el individuo (riesgo de depredación alto).

La variable más importante que caracteriza la respuesta de escape es la distancia a la que un observador (depredador) puede aproximarse a la presa antes de que inicie la huida (distancia de aproximación) (Figura 1). En otros trabajos, esta variable se ha llamado de otras formas como distancia de huida, distancia de iniciación de la huida, etc. Se puede medir además con un cronómetro la duración del escape para calcular posteriormente la velocidad media de huida, y con una cinta métrica se miden a posteriori las variables que caracterizan la respuesta de escape: distancias de aproxima-

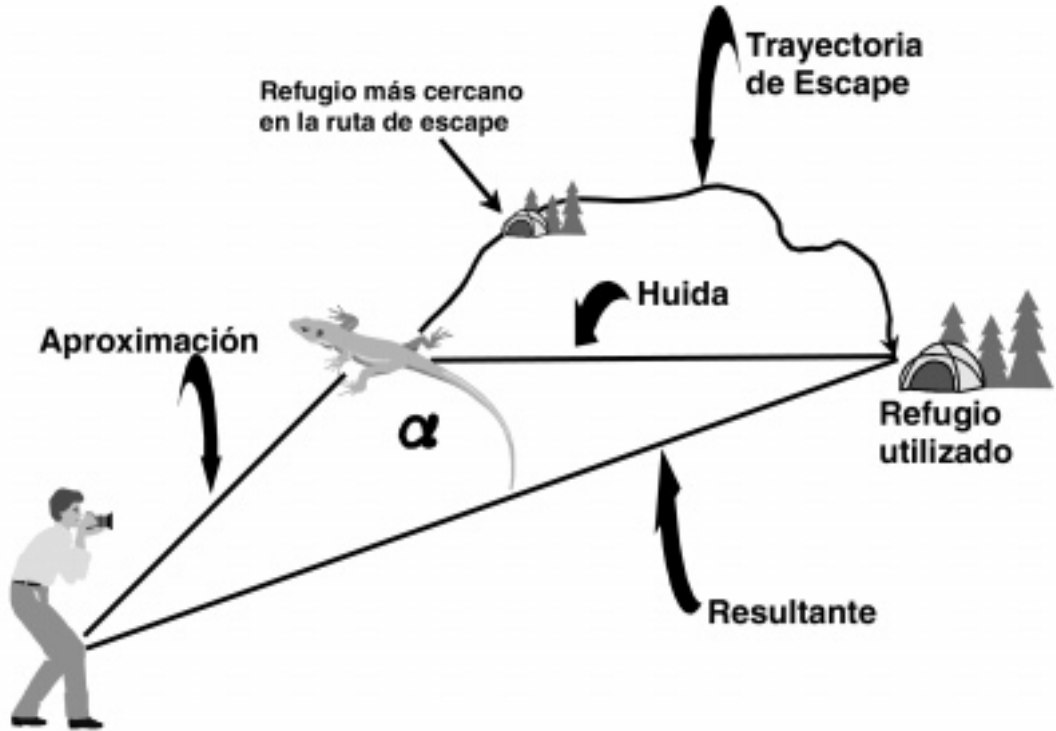


Figura 1.- Variables medidas para caracterizar la respuesta de escape de una lagartija.

ción y huida, distancia al refugio más cercano y al refugio utilizado, distancia resultante (o distancia de seguridad) entre el depredador y la presa al final de la huida y el ángulo de escape, definido como el ángulo entre la dirección del experimentador y la dirección de huida de la lagartija. Otras variables independientes a considerar pueden ser la temperatura, el tipo de microhábitat en la posición inicial de la lagartija, el tipo de refugio, el microhábitat a lo largo de la trayectoria de escape y el contexto social. También se anota el sexo y clase de edad aproximada del individuo cuando sea posible identificarlo a distancia.

A pesar de la sencillez de esta metodología, el método es muy potente experimentalmente, ya que permite analizar cómo funcionan los sistemas de tomas de decisiones en éste y otros contextos, cómo valoran los animales y si son capaces de estimar las variaciones en el nivel

del riesgo de depredación en el ambiente, y qué costes y beneficios, y cuál es la importancia relativa de éstos, consideran los animales a la hora de tomar decisiones relacionadas con el riesgo de depredación.

RESULTADOS

Riesgo de captura

En muchos animales se ha encontrado que cuando aumenta la distancia al refugio, se incrementa la distancia de aproximación (DILL & HOUTMAN, 1989). Sin embargo, desde el punto de vista de la presa el parámetro crítico sería realmente el tiempo necesario para llegar al refugio más que la distancia *per se*. De modo que una presa más lenta debería tener distancias de aproximación mayores que los individuos más rápidos. Los reptiles son unos organismos excelentes para comprobar esta

hipótesis ya que la velocidad de carrera es dependiente de su temperatura corporal (HUEY, 1982). La velocidad se maximiza con un valor de temperatura corporal óptima, y disminuye cuando baja la temperatura. Por lo tanto un mismo individuo está sometido a lo largo del día a distintos niveles de riesgo de depredación, en función de su temperatura corporal y por tanto de su capacidad de escapar corriendo. Así, los individuos deberían ser capaces de modular su respuesta antidepredatoria en función de la temperatura. Por ejemplo, la lagartija serrana (*Lacerta monticola*) controla el riesgo de depredación mediante la selección de distancias al refugio más cercano durante los periodos de soleamiento (CARRASCAL *et al.*, 1992). De modo que cuando la temperatura es baja, y por tanto la velocidad de carrera es menor, se sitúan a distancias más cortas del refugio. Estos ajustes comportamentales les permitirían mantener constante un margen de seguridad en el tiempo necesario para alcanzar corriendo un refugio.

Las lagartijas que han perdido la cola sufren una disminución de la velocidad de carrera debidas a restricciones biomecánicas (MARTÍN & AVERY, 1998). Esta disminución de las capacidades locomotoras de los individuos sin cola les hace más vulnerables a la depredación. Sin embargo, en un experimento en el que se manipuló la condición de la cola de lagartijas serranas en el campo, se encontró que los individuos sin cola parecen ser capaces de compensarlo. Las lagartijas sin cola usaron más las rocas como lugar de soleamiento a primeras horas de la mañana con el fin de mantenerse a distancias más cortas de los refugios (MARTÍN & SALVADOR, 1993).

La estructura del hábitat puede también influir sobre la probabilidad de ser capturado (costes de permanecer sin huir) y por tanto en la decisión de escapar. Este hecho está relacionado con el riesgo de depredación percibido por los individuos en un microhábitat determinado. En las poblaciones de la lagartija colilarga (*Psammotromus algirus*) que ocu-

pan matorrales caducifolios de roble melojo (*Quercus pyrenaica*), la estructura del hábitat cambia estacionalmente debido a la presencia-ausencia de hojas. Esta variación influye sobre la variación estacional en los patrones de selección de los microhábitats más seguros frente a los depredadores (MARTÍN & LÓPEZ, 1998), pero también en las decisiones de escape (MARTÍN & LÓPEZ, 1995a). Al comienzo de la primavera, cuando los arbustos todavía no tienen hojas, las distancias de huida son mayores. Mientras que durante el verano, cuando las hojas proporcionan una mayor cobertura y protección, y por tanto el riesgo de depredación es menor, las lagartijas escapan más tarde y huyen a refugios más cercanos. Además, el mismo efecto ocurre dentro de una misma estación cuando los individuos están en microhábitats con mas cobertura efectiva de vegetación. Las decisiones de escape de esta lagartija parecen estar basadas en la conspicuidad de los individuos y en la seguridad del tipo de refugio utilizado, más que en la distancia al refugio *per se*. Los individuos empiezan a huir antes en microhábitats donde serían más visibles a un depredador potencial o cuando van a ocupar refugios menos seguros (MARTÍN & LÓPEZ, 2000b).

Costes de la huida

Los reptiles son animales ectotermos que regulan su temperatura corporal a través del intercambio térmico con el medio. El mantenimiento de una temperatura corporal óptima es esencial para maximizar numerosos procesos fisiológicos como la digestión o la maduración de gametos, así como para maximizar comportamientos tan importantes como la velocidad de carrera o la eficacia en la búsqueda del alimento (HUEY, 1982). Por eso las lagartijas exhiben una cuidadosa selección de pautas de comportamiento termorregulador tendientes a maximizar el tiempo pasado a temperaturas óptimas. Sin embargo, el huir de un depredador puede significar simplemente el dejar de termorregular de una manera efec-

tiva. Pero además, si la lagartija huye a esconderse a un refugio con condiciones desfavorables de temperatura (por ejemplo, una grieta de una roca en la sombra), su temperatura corporal puede disminuir por debajo del óptimo en poco tiempo. Esto es importante ya que un incremento en el uso de refugios con condiciones térmicas desfavorables puede afectar negativamente a la condición corporal de las lagartijas (MARTÍN & LÓPEZ, 1999a). Por lo que la decisión sobre el tiempo pasado dentro de un refugio depende del nivel riesgo de depredación y del estado térmico del individuo y del refugio (MARTÍN & LÓPEZ, 1999a, b). Por tanto, la pérdida de oportunidades para termorregular y los costes fisiológicos previsibles de uso de refugios pueden ser considerados uno de los costes de la huida más importantes para un reptil. Teniendo en cuenta este coste de la huida, los individuos de la lagartija serrana (*L. monticola*) huyen más tarde (distancia de aproximación menor) cuando la tasa de calentamiento en el exterior es más alta (es decir cuando tienen más que perder por huir), y cuando la tasa de enfriamiento en el refugio es más alta (la temperatura corporal disminuirá más rápidamente) y por tanto el coste de uso del refugio es mayor (MARTÍN & LÓPEZ, 2000a).

Otro coste de la huida tiene que ver con la pérdida de oportunidades para la reproducción. En muchas especies de lagartijas, los machos guardan a las hembras antes y después de las cópulas para intentar un acceso exclusivo a la hembra y evitar oportunidades de cópulas de machos competidores. Por eso, el huir a esconderse puede suponer el abandono de un territorio o de una hembra, lo que supondría un coste en términos reproductores, sobre todo si el macho no fuera luego capaz de volver a localizar a la hembra. Así, en la lagartija colilarga (*P. algirus*) la distancia de aproximación de los machos que están guardando hembras, para los que sería más costosa la huida, es menor que la de los machos solitarios (MARTÍN & LÓPEZ, 1999c).

Estrategias alternativas

La cripsis es una estrategia alternativa de defensa en la que el patrón de coloración de la presa se asemeja a una muestra aleatoria de su hábitat, o la presa en sí se parece a un objeto del hábitat que no es normalmente considerado como una presa (ENDLER, 1991). La cripsis puede ser lograda mediante estructuras o coloraciones permanentes o por medio de cambios de color. Mientras que muchas especies de saurios huyen a la carrera cuando detectan a un depredador, otras confían más en su capacidad de cripsis y permiten aproximaciones mayores. Esto podría ser interpretado como un retraso intencionado en la decisión de cuándo escapar. Así por ejemplo, las especies menos crípticas del género *Anolis* tienen distancias de huida mayores que otras especies del mismo género cuyo color de piel les proporciona un mayor camuflaje (HEATWOLE, 1968). Por lo tanto, el empleo de estrategias de defensa alternativas a la huida, como la cripsis, puede modificar las distancias de aproximación esperadas.

Los machos dominantes de *P. algirus* exhiben en las cabezas una coloración de celo anaranjada muy conspicua que sirve para señalar su estatus social frente a los machos más jóvenes que no presentan coloración (MARTÍN & FORSMAN, 1999). La selección sexual favorece la existencia de esta coloración en los machos. Sin embargo, a medida que la coloración se hace más conspicua, los machos serían más fáciles de detectar y se enfrentarían a un riesgo de depredación mayor. Por lo que la señal podría ser seleccionada en contra si no existiera un beneficio mayor o los individuos no fueran capaces de compensar el aumento en el riesgo de depredación (ZUK & KOLLURU, 1998). Sin embargo, en el caso de los machos de lagartija colilarga con coloración de celo, parece que son capaces de compensar este incremento en el riesgo de depredación con una modificación de sus distancias de huida. Los machos con coloración huyen antes (distancia de aproximación mayor) de un de-

predador, que los machos que no tienen coloración (MARTÍN & LÓPEZ, 1999c). Esta estrategia antidepredatoria simple puede contribuir al mantenimiento de la coloración nupcial en esta especie de lagartija.

La capacidad locomotora de la presa influye en la adopción de estrategias antidepredatorias alternativas y en la decisión de escapar. El escape tendrá éxito si la presa tiene mayor velocidad y capacidad de resistencia que el depredador, o si es capaz de alcanzar un refugio donde el depredador no pueda seguirle. En reptiles varios factores pueden afectar a las capacidades locomotoras. Por ejemplo, los individuos juveniles de *P. algirus*, debido a su pequeño tamaño corporal, no pueden escapar lo suficientemente rápido y lejos de un depredador. Por eso, deberían utilizar una estrategia alternativa, más críptica, que no dependa tanto de sus capacidades locomotoras. De modo que deberían huir sólo cuando la probabilidad de ser detectados, porque la crípsis ha dejado de ser efectiva, es mayor que el riesgo de llamar la atención por iniciar la huida (MARTÍN & LÓPEZ, 1995a, 1996b). Una estrategia de escape similar es utilizada por las hembras grávidas de *Lacerta vivipara* (BAUWENS & THOEN, 1981) y de *Podarcis muralis* (BRAÑA, 1993), para compensar una capacidad de escape disminuida temporalmente debido al aumento del peso que supone el llevar la puesta y a limitaciones fisiológicas de su estado, o en los juveniles de *P. algirus* después de ingerir una gran cantidad de alimento (MARTÍN, 1996). En esta serie de circunstancias, los reptiles son capaces de modificar sus tácticas de escape y adoptar una estrategia más críptica, porque la iniciación de la huida puede no ser efectiva y atraer la atención del depredador.

CONCLUSIONES

Los trabajos realizados con lacértidos parecen apoyar la existencia de una optimización de la respuesta de escape. La distancia

de aproximación se incrementa cuando aumenta el riesgo de depredación debido a cambios en la capacidad de escapar corriendo, la cual depende en muchos casos de la temperatura corporal, y a cambios en la estructura del hábitat. De forma similar, la distancia de huida disminuye cuando aumentan los costes de la huida debidos a la pérdida de oportunidades para termorregular o para reproducirse. Por otro lado, la capacidad o la necesidad de utilizar la crípsis como estrategia defensiva alternativa cuando la huida a la carrera puede ser inefectiva también puede modificar las distancias de huida. La optimización de estas estrategias comportamentales antidepredatorias podría ayudar a los reptiles a hacer frente a cambios en la presión de los depredadores sin caer en costes excesivos derivados.

Agradecimientos

A Enrique Font por invitarme a participar en el Simposio de Comportamiento del VI Congreso Luso-Español de Herpetología en Valencia en el que presenté este trabajo. A Pilar López por su contribución a que nuestros estudios de las estrategias antidepredadoras de las lagartijas tuvieran éxito, y por sus comentarios críticos. Este trabajo ha sido financiado con el proyecto DGESIC PB-98-0505.

REFERENCIAS

- BRAÑA, F. (1993): Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos* 66: 216-222.
- BAUWENS, D. & THOEN, C. (1981): Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Anim. Ecol.* 50: 733-743.
- BURGER, J. & GOCHFELD, M. (1990): Risk discrimination of direct versus tangential approach by basking black iguanas (*Ctenosaura*

- similis*): variation as a function of human exposure. *J. Comp. Psychol.* 104: 388-394.
- BURGER, J. & GOCHFELD, M. (1993): The importance of the human face in risk perception by black iguanas, *Ctenosaura similis*. *J. Herpetol.* 27: 426-430.
- CARRASCAL L. M., LÓPEZ, P., MARTÍN, J. & SALVADOR, A. (1992): Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. *Ethology* 92: 143-154.
- COOPER, W. E. (1997): Threat factors affecting antipredator behavior in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): repeated approach, change in predator path, and predator's field of view. *Copeia* 1997: 613-619.
- DILL, L. M. & HOUTMAN, R. (1989): The influence of distance to refuge on flight initiation distance in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Can. J. Zool.* 67: 233-235.
- ENDLER, J. A. (1991): Interactions between predators and prey, pp. 169-196, *in*: Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds.), Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- GREENE, H. W. (1988): Antipredator mechanisms in reptiles, pp. 1-152, *in*: Gans, C. & Huey, R. B. (eds.), Biology of the Reptilia. Vol. 16. Alan R. Liss, New York.
- HEATWOLE, H. (1968): Relationship of escape behavior and camouflage in Anoline lizards. *Copeia* 1968: 109-113.
- HUEY, R. B. (1982): Temperature, physiology and the ecology of reptiles, pp. 25-91, *in*: Gans, C. & Pough, F. H. (eds.), Biology of the Reptilia. Vol. 12. P. Academic Press, New York.
- LIMA, S. L. & DILL, L. M. (1990): Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619-640.
- LIMA, S. L. (1998): Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Adv. Stud. Behav.* 27: 215-290.
- MARTÍN, J. (1996): Effects of recent feeding on locomotor performance of juvenile *Psammodromus algirus* lizards. *Funct. Ecol.* 10: 390-395.
- MARTÍN, J. & AVERY, R. A. (1998): Effects of tail loss on the movements patterns of the lizard *Psammodromus algirus*. *Funct. Ecol.* 12:794-802.
- MARTÍN, J. & FORSMAN, A. (1999): Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammodromus algirus* lizards: an experiment. *Behav. Ecol.* 10: 396-400.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1990): Amphibians and reptiles as prey of birds in southwestern Europe. *Smithsonian Herp. Inform. Serv.* 82: 1-43.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1995a): Escape behaviour of juvenile *Psammodromus algirus* lizards: constraint of or compensation for limitations in body size?. *Behaviour* 132: 181-192.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1995b): Influence of habitat structure on escape tactics of the lizard *Psammodromus algirus*. *Can. J. Zool.* 73: 129-132.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1996a): Avian predation on a large lizard (*Lacerta lepida*) found at low population densities in Mediterranean habitats: an analysis of bird diets. *Copeia* 1996: 722-726.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1996b): The escape response of juvenile *Psammodromus algirus* lizards. *J. Comp. Psychol.* 110: 187-192.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1998): Shifts in microhabitat use by the lizard *Psammodromus algirus*: responses to seasonal changes in vegetation structure. *Copeia* 1998: 780-786.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1999a): An experimental test of the costs of antipredatory refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos* 84: 499-505.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1999b): When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behav. Ecol.* 10: 487-492.

- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (1999c): Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards, *Psammodromus algirus*. *Ethology* 105: 439-447.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (2000a): Costs of refuge use affect escape decisions of iberian-rock lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology* 106: 483-492.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (2000b): Fleeing to unsafe refuges: effects of conspicuousness and refuge safety on the escape decisions of the lizard *Psammodromus algirus*. *Can. J. Zool.* 78: 265-270.
- MARTÍN, J. & SALVADOR, A. (1993c): Thermoregulatory behaviour of rock-lizards in response to tail loss. *Behaviour* 124: 123-136.
- YDENBERG, R. C. & DILL, L. M. (1986): The economics of fleeing from predators. *Adv. Stud. Behav.* 16: 229-249.
- ZUK, M. & KOLLURU, G. R. (1998): Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *Q. Rev.Biol.* 73: 415-438.