

**Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie**

**Charles University, Faculty of Science
Department of Zoology**

Doktorský studijní program: Zoologie
Doctoral study programme: Zoology

Autoreferát disertační práce
Summary of the Doctoral thesis



**Tělní povrchy plazů jako projekční plátna evoluce
Body surfaces of reptiles as projection screens of evolution**

Mgr. Andran Abramjan

Školitel/Supervisor: prof. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2019

Abstrakt

Dizertace se zabývá zejména zbarvením (a také ošupením) u vybraných druhů plazů a sleduje, jaké evoluční či ekologické souvislosti indikují vlastnosti těchto povrchových znaků. Hlavní tematické okruhy lze zhruba rozdělit na dvě skupiny: antipredační signály a efekty partenogeneze. Dominantní metodou, použitou ve většině studií je vizuální modelování. Práci tvoří následující případové studie.

1) Scinkové rodu *Tiliqua* používají v ohrožení svůj nápadně modrý jazyk k zastrašení potenciálních predátorů. Zjistili jsme, že jazyk má zároveň poměrně vysokou reflektanci v UV spektru, tedy v barvě často používané ještěry k vnitrodruhové komunikaci. Pomocí vizuálních modelů jsme zjišťovali, jak modrý jazyk vnímají soukmenovci a predátoři tilikvy (draví ptáci). V obou vizuálních modelech se UV-modrý jazyk jeví proti přírodnímu pozadí nápadnější, než jazyk růžový. V modelu soukmenovců se navíc jeho odstín částečně překrývá s odstíny UV-modrých skvrn, které jsou pohlavně selektovaným znakem u různých druhů ještěrek. UV-modrý jazyk tedy zřejmě přispívá k efektivitě deimatického signálu při antipredačním chování a nelze vyloučit ani jeho případnou roli ve vnitrodruhové komunikaci.

2) U gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*) jsme detekovali UV reflektanci nepigmentovaných ploch kůže. Ty tvoří na ocase, kterým gekončíci signalizují při antipredačním chování (ale i při námluvách), bílé plošky. To může být důležité hlavně u mláďat, která v ohrožení exponují černobílé proužkování na ocase a v okolí tlamy za doprovodu vokalizace. Jelikož plazi vidí UV spektrum, může přítomnost UV složky zesilovat nápadnost tohoto signálu. Případné mezipohlavní rozdíly v intenzitě ani rozsahu UV reflektance se nám prokázat nepodařilo.

3) Varovná zbarvení mají poměrně omezenou paletu (červená, žlutá, černá, bílá), zároveň se však vyskytují napříč živočišnou říší. Je tedy otázka, nakolik je tento signál univerzální a jakou roli zde hrají jednotlivé komponenty kontrastu. Pomocí eye-trackingu a vizuálních modelů jsme zjistili, že pozornost přitahuje hlavně chromatický kontrast. V trichromatickém vidění lidí, ale i tetrachromatickém vidění ptáků je to zejména kombinace červeno-černá (na hadovi) a červeno-zelená (had x pozadí), zatímco u dichromatů (většiny savců) jsou to kombinace obsahující žlutou. Aposematické vzory tedy zřejmě fungují univerzálně díky cílení na maximální chromatické kontrasty v různých vizuálních systémech.

4) Partenogenetické rozmnožování může být z dlouhodobého hlediska nevýhodné, protože geneticky uniformním klonům schází variabilita i možnost zbavovat se škodlivých mutací. Zda je jejich kvalita horší, jsme zjišťovali porovnáním vývojové stability partenogenetických a bisexualních druhů u ještěrek rodu *Darevskia*. Zaměřili jsme se na poruchy v symetrii ošupení. Partenogenetické druhy nevykazovaly známky větší vývojové nestability než druhy bisexualní. Obecně je však kvůli hybridnímu původu partenogenů obtížné rozlišit, zda je negativní jev důsledkem klonálního množení, nebo nekompatibility rodičovských genomů. V našem případě se kloníme spíše ke druhé možnosti.

5) Absence samců, a tedy i pohlavního výběru u partenogenetických druhů, by teoreticky mohla vést ke ztrátě nápadných znaků, pokud by klony byly schopny reagovat na selekci k větší krypsi. Porovnali jsme rozsah i intenzitu UV-modrých skvrn u partenogenetických a bisexualních ještěrek rodu *Darevskia*. Hodnoty partenogenů v principu odpovídají hodnotám bisexualních samic. Určité rozdíly mezi jednotlivými partenogeny jsou pak zjevně důsledkem jedinečné kombinace rodičovských genomů u každého z nich.

Abstract

The PhD thesis deals mainly with the coloration (and also scalation) of selected reptile species and explores evolutionary or ecological contexts indicated by these traits. The main topics can be roughly divided into two groups: ‘antipredation signals’ and ‘effects of parthenogenesis’. The dominant method used in most studies is visual modelling. The work consists of the following case studies.

1) Blue-tongue skinks use their conspicuous blue tongues to threaten potential predators. We found that the tongue has a relatively high UV reflectance, a typical feature of intraspecific communication in lizards. Using visual models, we investigated how the blue tongue is perceived by the conspecifics and predators (birds of prey). In both visual models, the UV-blue tongue appears more conspicuous against the natural background than a pink tongue. In addition, in the conspecifics model, its hue partially overlaps with hues of UV-blue spots, which are sexually selected traits in various species of lizards. Thus, the UV-blue tongue seems to contribute to the effectiveness of the deimatic display and its possible role in intraspecific communication cannot be ruled out either.

2) We detected UV reflectance in non-pigmented areas of the skin in the Leopard gecko (*Eublepharis macularius*). These form white patches on the tail, which the geckos use in both antipredation and courting contexts. This can be important especially for the juveniles, who expose their black-and-white striped tail and vocalize when threatened. Since reptiles see the UV spectrum, the presence of a UV component can increase the conspicuousness of this signal. We did not detect any significant sex differences in the intensity or extent of the UV patches.

3) Warning coloration has a relatively limited palette (red, yellow, black, white) which, however, occurs throughout the animal kingdom. So the question is - to what extent is this signal universal and what role do its particular components play? Eye-tracking test compared with visual models revealed that attention is drawn mainly by chromatic contrast. In the trichromatic vision of humans and tetrachromatic vision of birds, it is especially the combinations of red-black (on snakes) and red-green (snake x background). In dichromats (most mammals), high chromatic contrasts contained yellow. Aposematic patterns, therefore, seem to be universal, achieving maximum chromatic contrasts in different visual systems.

4) Parthenogenetic reproduction may be disadvantageous in the long term because genetically uniform clones lack variability and the ability to get rid of harmful mutations. In order to find out whether their quality is poorer, we compared the developmental stability of parthenogenetic and bisexual species in lizards of the genus *Darevskia*. We have focused on anomalies in the symmetry of their scalation. Parthenogenetic species did not show signs of greater developmental instability than bisexual species. In general, however, due to the hybrid origin of parthenogens, it is difficult to distinguish between the effect of clonal reproduction and outbreeding depression, especially when interpreting anomalies. In this case, we incline to the second option.

5) The absence of males, and hence absence of sexual selection, could theoretically lead to loss of conspicuous traits in parthenogenetic species, provided they are able to respond to natural selection for greater crypsis. We compared the extent and intensity of UV-blue spots in parthenogenetic and bisexual lizards of the genus *Darevskia*. The values of parthenogens correspond to those of bisexual females. Certain differences between the individual parthenogens are obviously due to the unique combination of parental genomes in each clonal species. Thus, the assumption of fading ornaments was not confirmed.

Úvod

Dizertační práce zkoumá u vybraných druhů plazů, co o svém evolučním, ekologickém nebo etologickém kontextu prozrazují jejich povrchové znaky; zejména zbarvení, ale například i ošupení. Práci tvoří čtyři, respektive pět, případových studií, které lze tematicky rozdělit do dvou okruhů. Prvním jsou antipredační signály a druhým jsou důsledky partenogeneze. V případě antipredačních signálů je pro řadu druhů klíčové efektivní zastrašení či odrazení predátora (Ruxton, Sherratt, & Speed, 2004). Daný signál však může působit rozdílně na různé druhy predátorů v závislosti na jejich vizuálním systému (Hart, 2002; Endler & Mielke, 2005; Troscianko *et al.*, 2017). První tři studie se tedy zabývají mimo jiné tím, kdo jsou „cíloví diváci“ nápadného zbarvení, zda soukmenovci, nebo predátoři, případně kteří. Studovanými živočichy byli: scink druhu *Tiliqua gigas*, mající výrazně modrý jazyk, který v ohrožení prudce vyplazuje na útočníka (studie I), gekončík noční (*Eublepharis macularius*), polopouští pozemní druh se zajímavou proměnou antipredačního chování během ontogeneze (studie II) a korálovky (*Lampropeltis*), napodobující svým vzorem jedovaté korálovce (*Micrurus*) (studie III). U tilikvího jazyka a gekoního ocasu, tedy na místech aktivně exponovaných, ocitne-li se daný živočich v ohrožení (Landová *et al.*, 2013; Badiane *et al.*, 2018), jsme zaznamenali výraznou UV reflektanci. O UV je však známo, že se podílí na vnitrodruhové signalizaci a podléhá pohlavnímu výběru; denní druhy ještěrů mají tetrachromatické vidění, citlivé na UV světlo (Fleishman, Loew, & Whiting, 2011). Pokusili jsme se tedy zjistit, zda lze UV komponentu vysvětlit z funkčního hlediska.

U aposematického vzoru hadů jsme zkoumali jeho případné vyladění na různé typy vidění. Červeno-černo-žluté zbarvení je využíváno ve varovném zbarvení nejrůznějších skupin živočichů a pro aposematiky je důležité, aby jejich varovný signál byl co nejúčinnější, a zřejmě také co „nejpřenosnější“ (Ruxton *et al.*, 2004). Testovali jsme tedy, v čem spočívá jeho účinnost – zdali je pro jeho funkci důležitější chromatický (barevný) nebo achromatický (luminanční) kontrast, a jak se liší v různých vizuálních systémech; dichromatickém, typickém pro šelmy, a tetrachromatickém, typickém pro ptáky. Navíc jsme zapojili i lidské respondenty jako zástupce trichromatů a porovnávali jejich reakce z eye-trackingu s vizuálními modely. Vizuální modelování bylo ostatně zásadní metodou ve většině studií.

Druhým okruhem jsou studie zabývající se partenogenezí a jejím případným vlivem na fenotyp živočicha. Klonální rozmnožování je v přírodě vzácné a podle řady hypotéz by mělo být v lecems nevýhodné. Předpokládá se, že partenogenetické druhy vymírají brzo, jelikož jsou coby klony geneticky neměnné, a tedy neschopné se zbavovat škodlivých mutací a držet krok s adaptujícími se patogeny a parazity (principy Müllerovy rohatky a červené královny; Müller 1964; Van Valen 1973). Pokud tedy partenogeni hůře čelí podobnému stresu, lze předpokládat, že se to nějak projeví na jejich těle. Zaměřili jsme se tedy na asymetrie v ošupení, tedy na poruchy v jeho pravidelnosti, které jsme použili jako proxy vývojové stability (Møller & Swaddle, 1997) (studie IV). Zaměřili jsme se na komplex partenogenetických a bisexuálních ještěrek rodu *Darevskia*, rozšířených na Malém Kavkaze (Darevsky, 1967). Podobně jako u dalších obligátně partenogenetických plazů, i zde vznikly partenogenetické linie hybridizací bisexuálních druhů (Murphy *et al.*, 2000). V rodu *Darevskia* se na tom podílely dva druhy maternální a dva paternální, jejichž vzájemnými kombinacemi vzniklo sedm diploidních linií partenogenetických (Moritz *et al.*, 1992; Fu, Murphy, & Darevsky, 2000). My jsme zkoumali čtyři, z nichž každá má svou unikátní kombinaci rodičovských genomů.

Kromě vývojových poruch jsme prozkoumali i druhý aspekt související s klonálním množením, a tím je absence samců, a tedy i absence pohlavního výběru. Jak již bylo řečeno výše, UV zbarvení hráje u plazů důležitou roli a často je součástí pohlavně dimorfických znaků, zejména u ještěrů. Ti nezřídka disponují jasně UV-modrými skvrnami na bocích a bříše, které

odrážejí kvalitu a dominanci samců (Fleishman *et al.*, 2011; Pérez i de Lanuza, Font, & Monterde, 2013). Jelikož nápadnost samčích a samičích vzorů může pozitivně korelovat (Amundsen, 2000; Potti & Canal, 2011), je otázka, zda nepřítomnost samců u partenogenenů ovlivní rozsah či intenzitu těchto znaků. Pokud ano, lze předpokládat, že partenogenené budou selektováni přírodním výběrem k větší krypsi, což by samo o sobě bylo dokladem, že jsou schopny navzdory genetické uniformitě odpovídat na selekční tlaky (studie V).

Cíle práce

Jádro práce tvoří čtyři případové studie. Pro dotvoření celkového obrazu studované problematiky je připojen i připravovaný rukopis páté studie.

<i>Otázka</i>	<i>Modelový druh</i>	<i>Metoda</i>
I. Jaké jsou vizuální vlastnosti modrého jazyka tilikvy a jak souvisejí s viděním jejích soukmenovců či predátorů?	<i>Tiliqua gigas</i>	Spektrofotometrie, vizuální modelování
II. Může být UV reflektance u gekončíka nočního adaptivní?	<i>Eublepharis macularius</i>	Multispektrální fotografie, vizuální modelování
III. Je pro aposematické zbarvení důležitější chromatický či achromatický kontrast? Nakolik univerzálně aposematický vzor působí?	<i>Homo sapiens</i> , <i>Lampropeltis</i> spp.	Eye-tracking, spektrofotometrie, vizuální modelování
IV. Vykazují partenogenetické druhy známky zhoršené kvality v důsledku genetické uniformity?	<i>Darevskia</i> spp.	Kvantifikace vývojových anomalií v meristických znacích
V. Má absence pohlavního výběru u partenogenetických druhů vliv na pestrost pohlavně selektovaných UV znaků?	<i>Darevskia</i> spp.	Multispektrální fotografie, vizuální modelování

Materiál a metodika

Hlavní metodou, užitou ve čtyřech z pěti studií, bylo vizuální modelování, tedy matematická approximace toho, jak jsou konkrétní stímy vnímány v různých vizuálních systémech (di-, tri- nebo tetrachromatickém). Nejčastěji jsme zjišťovali míru chromatického (barevného) a achromatického (jasového) kontrastu a luminanci (světlost) (Vorobyev & Osorio, 1998; Siddiqi *et al.*, 2004; Endler & Mielke, 2005). V dílčích případech jsme sledovali i další možné parametry například saturaci nebo komplexitu vzoru. Vstupní data byla získávána buď spektrofotometrickým měřením v rozsahu 300-700 nm, nebo pomocí multispektrální fotografie, kdy jsme pořizovali snímky zvířat ve viditelném i UV světle a posléze je analyzovali pomocí speciálních programů (TetraColorSpace, MICA toolbox, aj.; Stoddard & Prum, 2008; Troscianko & Stevens, 2015; van den Berg *et al.*, 2019).

Výsledky a diskuze

I. Tilikvy

Modrá barva je u zastrašujících signálů poměrně neobvyklá. UV-modrý jazyk, který tilikvy používají k zastrašení útočníků, se však jeví jako výraznější než jazyk růžový (má vyšší chromatický kontrast) proti tilikvě samotné, respektive proti různému přírodnímu pozadí. UV tedy může přispívat ke zvýšené nápadnosti, a tedy i efektu obranného signálu. UV v kombinaci s modrou posouvá jazyk do stejného barevného prostoru, v jakém jsou UV-modré skvrny některých druhů ještěrek. Ty jsou často používány ve vnitrodruhové signalizaci (indikují například dominanci samců; Whiting *et al.*, 2006). Samci tilikvy mohou být vůči sobě značně agresivní (Amey, Couper, & Shea, 2005), takže není vyloučeno, že modrý jazyk hraje roli i při vnitrodruhových interakcích.

II. Gekončíci

Ultrafialová reflektance u gekončíka nočního je omezená na plochy kůže, které postrádají pigmentaci. Případná adaptivní vlastnost tohoto zbarvení je však otázná. Nepodařilo se prokázat žádné mezipohlavní rozdíly v kvalitě ani kvantitě UV složky zbarvení, ačkoli by k nim kompetice mezi samci vést mohla (Kratochvíl & Frynta, 2002). S největší pravděpodobností tedy přispívá pouze obecně k vyššímu kontrastu vzorů, jejichž je součástí. Ty se nacházejí zejména na ocase, který je důležitý při antipredačním chování (Landová *et al.*, 2013). U juvenilů je černobíle proužkovaný, zatímco tělo je proužkované černo-žlutě a UV neodráží. Vzhledem k jejich noční či soumracné aktivitě je tedy černobílé proužkování za tmy zřejmě výraznější než černožluté a tak může sloužit k přesměrování pozornosti predátora na nejméně zranitelnou část těla – ocas schopný autotomie. Jelikož řada živočichů má čípky citlivé na UV, což pravděpodobně umějí využívat i při nízkých intenzitách osvětlení (White *et al.*, 1994; Roth & Kelber, 2004), může být UV složka důležitá proto, že bez ní, by bílé plochy nevypadaly ve vidění plazů bíle, a tedy tak kontrastně.

III. Korálovky

Pomocí eye-trackingu jsme zaznamenali reakce lidských respondentů na různé trikolory, vycházející z aposematického vzoru korálovek. Porovnáním s vizuálními modely vyšlo, že

barevné kombinace s vysokým chromatickým kontrastem přitahují pozornost zřejmě více, než kontrasty achromatické. Navíc se ukazuje, že barevný vzor korálovky teoreticky dokáže mít vysoký chromatický kontrast pro více vizuálních systémů, přestože se tyto mezi sebou liší v rozsahu vnímatelných barev. Pro ptačí predátory (tetrachromaty) je důležitá přítomnost červených proužků, které jsou nápadně kontrastní jak vůči pozadí, zejména zelenému, tak vůči černým proužkům na hadovi. Dokonce se ukazuje, že i proužky, které vnímáme jako bílé, tvoří u ptáků vysoký chromatický kontrast. Ti je totiž zřejmě jako bílé nevnímají, jelikož pohlcují UV světlo. Pro predátory savčí (dichromaty) zas má zas vysoký chromatický kontrast proužkování obsahující žlutou. Červeno-černo-žluté/bílé proužkování korálovek a korálovců tedy zřejmě funguje jako univerzální signál pro různé typy predátorů. Svědčí pro to behaviorální pokusy na ptácích (Smith, 1975, 1977), v případě savčích však podobné experimenty chybí, je tedy žádoucí je otestovat.

IV. Ještěrky

Z porovnání vývojové stability mezi partenogenetickými a bisexualními druhy ještěrek rodu *Darevskia* vychází, že partenogenetické druhy zřejmě netrpí zvýšenou mírou asymetrií (poruch v ošupení). Přesněji řečeno, mají signifikantně vyšší hodnoty než druhy maternální, avšak podobně jako druhy paternální. Mezi ně patří i *D. valentini*, bisexualní druh, u něhož byla zjištěna nejvyšší míra asymetrií mezi studovanými druhy. Je tedy možné, že bisexualní druhy jsou náchylnější k některým typům stresu, například k inbreedingu, zatímco partenogenetické druhy mají výhodu z vysoké heterozygotnosti, která je důsledkem jejich hybridního původu, a klonální množení ji dlouhodobě udržuje. Pro to svědčí i některé doklady u ryb (Vrijenhoek & Lerman, 1982; Mezhzherin & Kokodii, 2009). Hybridita může být také jednou z příčin vzniku asymetrií u partenogenů (tzv. outbreedingová deprese; Gharrett *et al.*, 1999). U negativních znaků se tedy vlivy hybridity a klonality těžko rozlišují. Lze však předpokládat, že těžší formy poruch u partenogenů zkrátka neprojdou tvrdou selekcí (Darevsky, 1966). Předpoklady červené královny a Müllerovy rohatky se tedy nepotvrzují.

V. Ještěrky

Dosavadní výsledky svědčí pro to, že absence samců nemá na nápadnost zbarvení u partenogenetických samic vliv. Kvantita i kvalita UV-modrého zbarvení u partenogenetických samic je srovnatelná s hodnotami samic sexuálních a obecně jsou hodnoty partenogenů opět v rozmezí hodnot jejich rodičovských druhů. Mezi jednotlivými partenogenetickými druhy však poměrně podstatné rozdíly jsou. Relativně barevné *D. armeniaca* a *D. unisexualis* se liší od nenápadných *D. dahli* a *D. rostombekovi*. To je patrně důsledkem vlivu genomu poměrně pestré *D. valentini*, která je paternálním rodičem u první dvojice partenogenů. Mnohem podstatnější než způsob rozmnožování se tedy jeví unikátní kombinace rodičovských genomů v každé z partenogenetických linií.

Závěry

- Modrý jazyk tilikvy (*Tiliqua gigas*, studie I), který funguje jako deimatický signál, odráží značné množství ultrafialového světla, což je v případě výstražných signálů unikátní.
- Vysoká UV reflektance je sice obecnou vlastností sliznic, avšak v kombinaci s modrou má jazyk velmi obdobné optické vlastnosti jako UV-modré skvrny u jiných druhů ještěrů. Má tedy potenciál fungovat jako signál ve vnitrodruhové komunikaci.
- Bílé (nepigmentované) plochy kůže u gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*, studie II) podstatně odrážejí UV světlo. Jelikož jsou omezeny hlavně na ocas (a u juvenilů i na hlavu), který je využíván při antipredačním chování, lze se domnívat, že přítomnost UV zesiluje kontrast, a tedy i efektivitu signálu.
- Naopak se nepodařilo přesvědčivě prokázat mezipohlavní rozdíly ve zbarvení, at' už v intenzitě UV nebo v celkové podobě vzoru (s výjimkou světlejších samců z jedné populace). Nejedná se tedy o pohlavně selektovaný znak.
- V percepci aposematických signálů (studie III) zřejmě hraje významnější roli kontrast chromatický, než achromatický.
- Červeno-černo-bílý/žlutý vzor korálovek a korálovců je pravděpodobně vyladěn jak na vizuální systém ptačích, tak savčích predátorů. Červená hraje důležitou roli ve vytváření vysokého barevného kontrastu vůči zbytku vzoru i vůči pozadí u tetrachromatů, žlutá u dichromatů.
- Partenogenetické ještěrky rodu *Darevskia* (studie IV) nejeví známky horší kvality (větší vývojové nestability) ve srovnání s rodičovskými bisexuálními druhy. Nepotvrzují se tedy principy červené královny či Müllerovy rohatky.
- Asymetrie v ošupení mohou být zapříčiněny i vlivem nedokonalé kompatibility rodičovských genomů u partenogenů.
- Při zkoumání partenogenetických organismů hybridního původu je třeba brát v úvahu, že pozorované znaky lze interpretovat jak z hlediska klonálního rozmnožování, tak z hlediska hybridity, přičemž efekty obou fenoménů se od sebe těžko oddělují. V našem případě se nicméně zdá, že podoba sledovaných znaků souvisí primárně s hybridizací a klonální rozmnožování jejich podobu spíše jen konzervuje. Platí to nejen pro asymetrii, ale i například i pro rozsah a intenzitu UV zbarvení (studie V). Hlavní výzvou do budoucna je tedy nalézt způsoby, které by umožnily separovat od sebe vlivy obou fenoménů.

Introduction

The dissertation deals with coloration (and also scalation) in selected species of reptiles and explores how their qualities relate to the ecological or ethological contexts. The work consists of five case studies, which can be roughly divided into two thematic groups: ‘antipredation signals’ and ‘consequences of parthenogenesis’. As for antipredation signals, effective deterrence of predators is crucial for many species (Ruxton et al. 2004). However, the signal may act differently depending on the visual system of the predator (Hart 2002; Endler and Mielke 2005; Troscianko et al. 2017). The first three studies, therefore, deal with the question – who is the “target audience” of the signal? The model species are: skink *Tiliqua gigas*, which fiercely exposes its markedly blue tongue to predators when threatened (study I); Leopard gecko (*Eublepharis macularius*), a semi-desert ground-dwelling species with an interesting shift in antipredatory behaviour during ontogenesis (study II); milk snakes (*Lampropeltis*) mimicking the pattern of venomous coral snakes (*Micrurus*) (study III). We found substantial UV reflectance in the tongue of *Tiliqua* and the tail of the gecko, i.e. in body parts actively exposed during antipredation behaviour (Landová et al. 2013; Badiane et al. 2018). Yet, UV is known to be used rather in intraspecific communication and is part of sexually selected coloration; diurnal lizards can see UV due to UV sensitive cones (Fleishman, Loew, & Whiting, 2011). Therefore, we wanted to find out whether the UV component can be explained functionally in our cases.

In the aposematic pattern of snakes, we examined its tuning to various visual systems. Black-red-yellow coloration is widely used by various taxa and it is important for the aposematic animals to signalize as effectively as possible, and maybe as universally as possible (Ruxton et al., 2004). We tested what components make the signal effective, whether it is the colour (chromatic) contrast, or luminance (achromatic) contrast, and how they differ in various visual systems; dichromatic, typical of most mammals, and tetrachromatic, typical of birds. We tested also human respondents on the eye-tracker a compared their reactions with visual models. In fact, visual modelling was the dominant method in most of our studies.

The second part of the thesis is aimed on the possible effects of parthenogenesis on animals’ phenotype. Clonal reproduction is rare in nature and should be disadvantageous for several reasons. Parthenogenetic species are believed to die out as they are genetically uniform and thus unable to get rid of harmful mutations or keep up with rapidly adapting pathogens and parasites (the principle of Müller’s ratchet and the Red Queen; Müller 1964; Van Valen 1973). Thus, if parthenogens are less likely to compensate for such a stress, we can assume that it will somehow affect their body. So we focused on asymmetries in scalation which we used as a proxy of developmental stability (Møller and Swaddle 1997) (study IV). We focused on the complex of parthenogenetic and bisexual lizards of the genus *Darevskia*, inhabiting the Lesser Caucasus (Darevsky 1967). As in other obligatory parthenogenetic reptiles, parthenogenetic *Darevskia* resulted from hybridization of bisexual species (Murphy et al. 2000). Two maternal and two paternal species contributed to the formation of the clones, resulting in seven diploid unisexual species (Moritz et al. 1992; Fu et al. 2000). We examined four, each having its unique combination of parental genomes.

The last study (manuscript in preparation) examines the second aspect related to clonal reproduction - the absence of males, and thus the absence of sexual selection. As mentioned above, UV colour plays an important role in reptiles and is often part of sexually dimorphic traits, especially in lizards. Males have usually bright UV-blue spots on the flanks and belly, which signal their quality and dominance. Since the conspicuousness of patterns may positively correlate between the sexes (Amundsen 2000; Potti and Canal 2011), the question is whether the absence of males will affect the extent or intensity of these traits in parthenogenetic females. If so, it would mean that parthenogens can respond to natural selection for greater crypsis, despite their genetic uniformity (study V).

Aims of the study

The core of the work includes five case studies (four publication/submitted manuscripts and one manuscript in preparation).

<i>Question</i>	<i>Model species</i>	<i>Method</i>
I. What are the visual properties of the blue tongue? How is it perceived by its conspecifics and predators?	<i>Tiliqua gigas</i>	Spectrophotometry, visual modelling
II. Can UV reflectance be adaptive in Leopard geckos?	<i>Eublepharis macularius</i>	Multispectral photography, visual modelling
III. What contrast is more important in an aposematic pattern, chromatic or achromatic? Is the aposematic pattern equally conspicuous to various visual systems?	<i>Homo sapiens, Lampropeltis spp.</i>	Eye-tracking, spectrophotometry, visual modelling
IV. Do parthenogenetic species show signs of “deterioration” due their genetic uniformity?	<i>Darevskia spp.</i>	Quantification of developmental anomalies in meristic characters
V. Does the absence of sexual selection in parthenogenetic species affect the conspicuousness of their UV-blue traits?	<i>Darevskia spp.</i>	Multispectral photography, visual modelling

Materials and methods

The dominant method used in four of the five studies was visual modelling, a mathematical approximation of how specific stimuli are perceived in different visual systems (di-, tri-, or tetrachromatic). We mostly measured chromatic (color) and achromatic (luminance) contrast and overall luminance (Vorobyev and Osorio 1998; Siddiqi et al. 2004; Endler and Mielke 2005). In the partial experiments, we also recorded other parameters like saturation or complexity of the pattern. Input data were obtained either by spectrophotometry in the range 300-700 nm, or by multispectral photography, taking pictures of animals in both visible and UV spectra and then analysing them with specialized programs (TetraColorSpace, MICA toolbox, etc.; Stoddard & Prum, 2008; Troscianko & Stevens, 2015; van den Berg et al., 2019).

Results and discussion

I. Blue-tongue skinks

Blue colour is quite unusual in warning signals. However, the UV-blue tongue used by *Tiliqua* to deter attackers appears to be more contrasting than a pink tongue (having higher chromatic contrast) against the skink itself, or against different natural backgrounds. The UV component therefore can contribute to higher conspicuousness and hence effectiveness of the deimatic signal. Furthermore, the tongue's hue partially overlaps with the hues of UV-blue spots that certain lizard species use for intraspecific signalling (for example, they indicate male dominance; Whiting et al. 2006). Male *Tiliquas* can be quite aggressive to each other (Amey, Couper, & Shea, 2005), so it is possible that the UV-blue tongue also plays a role in intraspecific interactions.

II. Leopard geckos

Ultraviolet reflectance in nocturnal gecko is limited to areas of skin that lack pigmentation. However, the adaptive meaning of this colour is questionable. No sex differences in the intensity or extent of the UV component were detected, although they might be expected due to considerable male-male competition (Kratochvíl & Frynta, 2002). Most likely, it only generally contributes to the higher contrast of the patterns it is part of. These are found mainly on the tail, which is important in antipredation behaviour. The juveniles are striped in black and white, while the body is striped in black and yellow, which absorbs UV. Because of their nocturnal or twilight activity, black-and-white striping is likely to be more pronounced in the dark than black-yellow, so it may redirect the predator's attention to the least vulnerable part of the body – the autotomous tail. Since many animals have UV-sensitive cones, which can possibly act in low light condition as well (White et al., 1994; Roth & Kelber, 2004), the UV component may be important, because without it, the white surfaces would not appear so contrasting.

III Milk snakes

Using eye-tracking technique, we recorded human reactions to various tricolours based on the aposematic coloration of milk snakes. The results from eye-tracking and visual modelling

suggest that it is rather chromatic than achromatic contrast, which attracts most attention. Furthermore, milk snake pattern seems to achieve high chromatic contrasts in multiple visual systems. For bird predators (tetrachromats), the presence of red rings is important. They are strongly contrasting against both the background (especially the green vegetation), and the black rings on the snake. It even turns out that the rings we perceive as white have high chromatic contrast in birds. They are probably not perceived as white, since they absorb UV light. In mammalian predators (dichromats) the high chromatic contrast is rendered with yellow. Red-black-yellow/white rings of milk snakes and coral snakes therefore seem to act as a universal signal for different types of predators. This is supported by behavioural experiments on birds (Smith 1975, 1977), though, similar studies on mammals are lacking, and therefore it is desirable to test them.

IV. Lizards

Our comparison of parthenogenetic and bisexual lizards of the genus *Darevskia* suggests that parthenogenetic species apparently do not suffer from an increased developmental instability. More precisely, they have significantly more asymmetries than maternal, but not paternal species. The latter include *D. valentini*, a bisexual species with the highest degree of asymmetries among the species studied. Thus, it is possible that bisexual species are more susceptible to certain types of stress, inbreeding, for instance, while parthenogenetic species have the advantage of high heterozygosity due to their hybrid origin. This is supported by some evidence in fish (Vrijenhoek and Lerman 1982; Mezhzherin and Kokodii 2009). Hybridity can also cause asymmetries in parthenogens (so-called outbreeding depression; Gharrett et al., 1999). Thus, for negative traits, the effects of hybridity and clonality are difficult to distinguish. However, it can be assumed that the more severe forms of disorders simply do not pass through hard selection in the parthenogens (Darevsky 1966). In sum, the assumptions of the Red Queen and the Müller Ratchet are not confirmed.

V. Lizards

Our results suggest that the absence of males does not affect the conspicuousness of parthenogenetic females. The quantity and quality of UV-blue coloration in parthenogenetic females is comparable to that of sexual females, and in general the values of parthenogens are within the range of their parent species. The relatively colourful *D. armeniaca* and *D. unisexualis* differ from the drab *D. dahli* and *D. rostombekovi*. This is probably due to the effect of the genome of *D. valentini*, a relatively colourful paternal parent shared by the first two parthenogens. Thus, the unique combination of parental genomes in each of the parthenogenetic species appears to be far more important than the reproduction mode itself.

Conclusions

- The tongue of *Tiliqua gigas* (study I), which acts as deimatic signal, reflects a significant amount of ultraviolet light, which is an exceptional case.
- High UV reflectance is a general characteristic of mucous membranes, but in combination with blue coloration, the tongue has optical properties very similar to those of UV-blue patches in other lizard species. Therefore, it has also the potential as an intraspecific signal.
- White (unpigmented) skin areas in Leopard gecko (*Eublepharis macularius*, study II) reflect UV light substantially. Because they are mainly restricted to the tail (and also to the head in juveniles), which is used in antipredation behaviour, it can be assumed that the presence of UV enhances the contrast and thus the signal efficiency.
- There was no convincing evidence of sex differences in colour, either UV intensity or overall pattern (except lighter males in one population). Therefore, UV in Leopard geckos is not a sexually selected trait.
- Chromatic contrast rather than achromatic plays a more prominent role in the perception of aposematic signals (study III).
- The red-black-white / yellow pattern of milk snakes and coral snakes is probably tuned to visual systems of both avian and mammalian predators. In tetrachromats, red plays an important role in generating high colour contrast against the rest of the pattern as well as against the background. In dichromats, high chromatic contrast is yielded with yellow.
- Parthenogenetic lizards of the genus *Darevskia* (study IV) do not show signs of poor quality (greater developmental instability) compared to parental bisexual species. Thus, the principles of the Red Queen or the Müller Ratchet are not confirmed.
- Asymmetries in scalation may also be due to the imperfect compatibility between parental genomes in parthenogens.
- When investigating parthenogenetic organisms of hybrid origin, it should be kept in mind that the observed traits can be interpreted in terms of clonal reproduction as well as hybridity, and the effects of both phenomena are difficult to separate. However, in our case, the appearance of the traits appears to be primarily related to hybridization (clonal reproduction rather conserves their expression). This applies not only to asymmetry but also to the extent and intensity of UV coloration (study V). The main challenge for the future is to find ways to distinguish the effects of both phenomena.

Literatura / References

- Amey AP, Couper PJ & Shea GM.** 2005. Fatal intra-specific aggression in free-ranging Blue-Tongued Lizards, *Tiliqua scincoides* (Scincidae). *Herpetofauna* **35**: 73–75.
- Amundsen T.** 2000. Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 149–155.
- Badiane A, Carazo P, Price-Rees SJ, Ferrando-Bernal M & Whiting MJ.** 2018. Why blue tongue? A potential UV-based deimatic display in a lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **72**: 1–11.
- van den Berg CP, Troscianko J, Endler JA, Marshall NJ & Cheney KL.** 2019. Quantitative Colour Pattern Analysis (QCPA): A Comprehensive Framework for the Analysis of Colour Patterns in Nature. *bioRxiv*: 592261.
- Darevsky IS.** 1966. Natural Parthenogenesis in a Polymorphic Group of Caucasian Rock Lizards Related to *Lacerta saxicola* Eversmann. *Journal of the Ohio Herpetological Society* **5**: 115.
- Darevsky IS.** 1967. *Rock lizards of the Caucasus: systematics, ecology and phylogenesis of the polymorphic groups of Caucasian rock lizards of the subgenus Archaeolacerta [in Russian]*. Leningrad: Nauka, Academy of Sciences of USSR.
- Endler JA & Mielke PW.** 2005. Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* **86**: 405–431.
- Fleishman LJ, Loew ER & Whiting MJ.** 2011. High sensitivity to short wavelengths in a lizard and implications for understanding the evolution of visual systems in lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**: 2891–2899.
- Fu JZ, Murphy RW & Darevsky IS.** 2000. Divergence of the cytochrome b gene in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: Evidence for recent multiple origins. *Copeia* **2000**: 432–440.
- Gharrett AJ, Smoker WW, Reisenbichler RR & Taylor SG.** 1999. Outbreeding depression in hybrids between odd- and even-broodyear pink salmon. *Aquaculture* **173**: 117–129.
- Hart NS.** 2002. Vision in the peafowl (Aves: *Pavo cristatus*). *The Journal of experimental biology* **205**: 3925–3935.
- Kratochvíl L & Frynta D.** 2002. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **76**: 303–314.
- Landová E, Jančúchová-Lásková J, Musilová V, Kadociová Š & Frynta D.** 2013. Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): Defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **67**: 1113–1122.
- Mezhzherin SE & Kokodii S V.** 2009. Genetic homeostasis and developmental stability in natural populations of bisexual (*Carassius auratus*) and unisexual (*C. gibelio*) goldfishes. *Tsitologiya Genetika* **43**: 50–57.
- Møller A & Swaddle J.** 1997. *Asymmetry, developmental stability and evolution*. Oxford:

Oxford University Press.

Moritz C, Uzzell T, Spolsky C, Hotz H, Darevsky I, Kupriyanova L & Danielyan F. 1992. The maternal ancestry and approximate age of parthenogenetic species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*: Lacertidae). *Genetica* **87**: 53–62.

Müller HJ. 1964. The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis* **1**: 2–9.

Murphy RW, Fu J, MacCulloch RD, Darevsky IS & Kupriyanova LA. 2000. A fine line between sex and unisexuality: The phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society* **130**: 527–549.

Pérez i de Lanuza G, Font E & Monterde JL. 2013. Using visual modelling to study the evolution of lizard coloration: Sexual selection drives the evolution of sexual dichromatism in lacertids. *Journal of Evolutionary Biology* **26**: 1826–1835.

Potti J & Canal D. 2011. Heritability and genetic correlation between the sexes in a songbird sexual ornament. *Heredity* **106**: 945–954.

Roth LSV & Kelber A. 2004. Nocturnal colour vision in geckos. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**: 485–487.

Ruxton GD, Sherratt TN & Speed MP. 2004. *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and* Oxford University Press: New York, NY, USA.

Siddiqi A, Cronin TW, Loew ER, Vorobyev M & Summers K. 2004. Interspecific and intraspecific views of color signals in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*. *Journal of Experimental Biology* **207**: 2471–2485.

Smith SM. 1975. Innate Recognition of Coral Snake Pattern by a Possible Avian Predator. *Science* **187**: 759–760.

Smith SM. 1977. Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature* **265**: 535–536.

Stoddard MC & Prum RO. 2008. Evolution of Avian Plumage Color in a Tetrahedral Color Space: A Phylogenetic Analysis of New World Buntings. *The American Naturalist* **171**: 755–776.

Troscianko J, Wilson-Agarwal J, Griffiths D, Spottiswoode CN & Stevens M. 2017. Relative advantages of dichromatic and trichromatic color vision in camouflage breaking. *Behavioral Ecology* **28**: 556–564.

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**: 1320–1331.

Van Valen L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* **1**: 1–30.

Vorobyev M & Osorio D. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **265**: 351–358.

Vrijenhoek RC & Lerman S. 1982. Heterozygosity and developmental stability under sexual and asexual breeding systems. *Evolution* **36**: 768–776.

White RH, Stevenson RD, Bennett RR, Cutler DE & Haber WA. 1994. Wavelength

Discrimination and the Role of Ultraviolet Vision in the Feeding Behavior of Hawkmoths. **26**: 427–435.

Whiting MJ, Stuart-Fox DM, O'Connor D, Firth D, Bennett NC & Blomberg SP. 2006.
Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Animal Behaviour* **72**: 353–363.

Životopis / Curriculum vitae

Narozen / Born 22. 1. 1985, Praha

Vzdělání / Education

Od / Since 2011	Doktorské studium, katedra zoologie PřF UK / <i>PhD study, Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague</i>
2013 – 2017	Magisterské studium, katedra dokumentární tvorby, FAMU / <i>MA study, Department of Documentary Filmmaking, Film & TV School, Academy of Performing Arts in Prague</i>
2010 – 2013	Bakalářské studium, katedra dokumentární tvorby, FAMU / <i>BA study, Department of Documentary Filmmaking, Film & TV School, Academy of Performing Arts in Prague</i>
2008 – 2011	Magisterské studium, katedra zoologie PřF UK / <i>MSc. study, Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague</i>
2005 – 2008	Bakalářské studium, odborná biologie, PřF UK / <i>BSc. study, Biology, Faculty of Science, Charles University in Prague</i>

Zahraniční expedice / International expeditions

Terénní zoologické expedice v Arménii ve spolupráci s Yerevan State University (2007) a Russian-Armenian (Slavonic) University (2007, 2010, 2012, 2019) pod vedením prof. Eduard G. Yavruyaná.

Zoological field expeditions in Armenia in cooperation with Yerevan State University (2007) and Russian-Armenian (Slavonic) University (2007, 2010, 2012, 2019) under supervision of prof. Eduard G. Yavruyan.

Pedagogická činnost / Teaching

Účast na výuce praktik Etologické metody I, Zoologie obratlovců, Morfologie živočichů, Ekomorfologie, Etologie a Sociobiologie.

Practice teaching: Ethological methods I, Vertebrate zoology, Animal morphology, Ecomorphology, Ethology and sociobiology

Seznam publikací / Selected publications

Abramjan, A., Bauerová, A., Somerová, B., Frynta, D. (2015) Why is the tongue of blue-tongued skinks blue? Reflectance of lingual surface and its consequences for visual perception by conspecifics and predators. *The Science of Nature (Naturwissenschaften)*, 102(7-8), 1-12

Holáňová Zahradníčková, V., Abramjan, A., Palupčíková, K., Rehák, I., Frynta, D. (2017) Discovering an Antillean *Anolis* (Squamata: Polychrotidae) with contrasting sexual dichromatism in otherwise sexually monomorphic genus. *Acta Soc. Zool. Bohem.* 81, 31-47

Balasanyan, V., Yavruyan, E., Somerová, B., Abramjan, A., Landová, E., Munclinger, P., Frynta, D. (2018) High diversity of mtDNA haplotypes confirms syntopic occurrence of two field mouse species *Apodemus uralensis* and *A. witherbyi* (Muridae: *Apodemus*) in Armenia. *Russian Journal of Genetics* 54(6), 687-697

Abramjan, A., Frýdlová, P., Suchomelová, P., Jančuchová-Lásková, J., Landová, E., Yavruyan, E., Frynta, D. (2019) Comparing developmental stability in unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia*. *Evolution & Development*, 1-13.

Abramjan, A., Baranová, V., Frýdlová, P., Landová, E., Frynta, D. Ultraviolet reflectance and pattern properties in Leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *Submitted to Behavioral Ecology and Sociobiology*

Abramjan, A., Žampachová, B., Rádlová, S., Landová, E., Frynta, D. Snakes, ‘flags’ and contrasts: analysing conspicuousness of aposematic pattern through eye-tracking and visual modelling. *Submitted to Biological Journal of the Linnean Society*

Skalníková, P., Frynta, D., Abramjan, A., Rokyta, R., Nekovářová, T. Spontaneous color preferences in rhesus monkeys: What is the advantage of primate trichromacy? *Submitted to Scientific Reports*

Konferenční příspěvky / Conference presentations

Abramjan, A., Bauerová, A., Somerová, B., Frynta, D. (2015) Proč mají tilikvy modrý jazyk? Reflektance povrchu jazyka a jeho vnímání soukmenovci a predátory. 42. Etologická konference, 4.-7. 11. 2015, České Budějovice. (přednáška/lecture)

Skalníková, P., Frynta, D., Abramjan, A., Rokyta, R., Nekovářová, T. (2016) Spontánní barevná preference u lidí a non-humánních primátů (Makak rhesus): Srovnávací studie. 43. Etologická konference, 2.-5. 11. 2016, Nitra. (poster)

Abramjan, A., Rádlová, S., Žampachová, B., Frynta, D. (2017) Role chromatických a achromatických kontrastů v aposematickém zbarvení. 44. Etologická konference, 22.-25.11.2017, Jihlava. (poster)

Abstrakty prací začleněných do dizertace / Abstracts of studies included in the PhD thesis

I. Why is the tongue of blue-tongued skinks blue? Reflectance of lingual surface and its consequences for visual perception by conspecifics and predators

Andran Abramjan, Anna Bauerová, Barbora Somerová, Daniel Frynta (2015)

Science of Nature (Naturwissenschaften) 102:42

Blue-tongued skinks of the genus *Tiliqua* (Scincidae) are characterized by their large blue melanin-pigmented tongues, often displayed during open-mouth threats, when the animal feels endangered. It is not clear whether this unusual coloration is a direct anti-predation adaptation or it may rather serve intraspecific communication, as ultraviolet-blue color is a frequent visual signal in a number of lizard species. We used spectrophotometry and visual modeling to compare blue tongues of *Tiliqua gigas* with tongues and skin coloration of other lizard species, and to examine their appearance through the eyes of both the conspecifics and avian predators. Our results show that (1) the tongue coloration is probably not substantially influenced by the amount of melanin in the skin, (2) lingual and oral tissues are UV-reflective in general, with blue colored tongues having chromatic qualities similar to UV-blue skin patches of other lizard species, (3) UV-blue tongues are more conspicuous than pink tongues, especially in the visual model of conspecifics. We hypothesize that blue tongues may possibly serve as a semantic (honest) signal analogous to UV-blue skin patches of other lizard species due to greater UV-bias in the vision of diurnal lizards. Regarding the social behavior and high aggressiveness in *Tiliqua* and their relatives, such signal might serve, e.g., in intraspecific long-distance communication between conspecifics in order to avoid aggression, and its anti-predation effect may only be a secondary function (exaptation).

II. Ultraviolet reflectance and pattern properties in Leopard geckos (*Eublepharis macularius*)

Andran Abramjan, Veronika Baranová, Petra Frýdlová, Eva Landová, Daniel Frynta

Submitted to Behavioral Ecology and Sociobiology

Complex visual signaling through various combinations of colors and patterns has been well documented in a number of diurnal reptiles. However, there are many nocturnal species with highly sensitive vision, being able to discriminate colors in night conditions, as was shown in geckos. Because of their sensitivity to chromatic signals, including UV, they may have potential hidden features in their coloration, which may play role in intraspecific communication (e.g. mate choice) or interspecific signals (e.g. antipredatory function). We explored this hypothesis in nocturnal Leopard geckos (*Eublepharis macularius*), a species using visual signals in both antipredation defense and courtship, having ontogenetic color change accompanied by a shift in behavior. We used UV photography and visual modelling in order to compare various aspects of their coloration (luminance, contrast, color proportions) between sexes, age groups and populations. We found that Leopard geckos have considerable UV reflectance in white patches on their tails (and on the head in juveniles). Though, no prominent differences were detected in their coloration between various groups. We

hypothesize that the limitation of UV reflectance to the head and tail, which are both actively displayed during defense, especially in juveniles, might potentially boost the effect of antipredation signaling.

III. Snakes, ‘flags’ and contrasts: analysing conspicuousness of aposematic pattern through eye-tracking and visual modelling

Andran Abramjan, Barbora Žampachová, Silvie Rádlová, Eva Landová, Daniel Frynta

Submitted to Biological Journal of the Linnean Society

Conspicuous aposematic colouration is typically linked to high evolutionary cost, as it makes its bearers visible and attracts attention of potential predators. To cover for this disadvantage, the aposematic pattern should have a deterring effect to as many possible predators as possible. In this study, we examined the effectiveness of aposematic tri-coloured pattern of milk snakes on visual attention of human respondents (trichromatic vision) and we modelled the visual contrast as seen by other potential predators (di- and tetrachromats). For this purpose, we decomposed the aposematic pattern into nine coloured triads (‘flags’) and we measured eye movements of 34 Czech respondents using the eye-tracking camera. The results show that the most number of fixations as well as the longest total dwell time were pointed towards the colour boundaries with high chromatic contrast. Concurrently, results from the visual models show that the presence of the black-yellow contrast yields a high chromatic contrast for dichromats, while presence of red enhances vision of tri- and tetrachromats against green background. Thus, the aposematic pattern of milk snakes consists of a balanced mixture of hues and contrasts that makes the snakes conspicuous to a wide variety of predators.

IV. Comparing developmental stability in unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia*

Andran Abramjan, Petra Frýdlová, Jitka Jančuchová-Lásková, Petra Suchomelová, Eva Landová, Eduard Yavruyan, Daniel Frynta (2019)

Evolution & Development: 1–13

Parthenogenetic species are usually considered to be short-lived due to the accumulation of adverse mutations, lack of genetic variability, and inability to adapt to changing environment. If so, one may expect that the phenotype of clonal organisms may reflect such genetic and/or environmental stress. To test this hypothesis, we compared the developmental stability of bisexual and parthenogenetic lizards of the genus *Darevskia*. We assessed asymmetries in three meristic traits: ventral, preanal, and supratemporal scales. Our results suggest that the amount of ventral and preanal asymmetries is significantly higher in clones compared with their maternal, but not paternal, progenitor species. However, it is questionable, whether this is a consequence of clonality, as it may be considered a mild form of outbreeding depression as well. Moreover, most ventral asymmetries were found in the bisexual species *Darevskia valentini*. We suggest that greater differences in asymmetry levels among bisexuals may be,

for instance, a consequence of the population size: the smaller the population, the higher the inbreeding and the developmental instability. On the basis of the traits examined in this study, the parthenogens do not seem to be of significantly poorer quality.

V. Are parthenogenetic females less colourful than sexual ones? Evaluating UV-blue traits in the lizards of the genus *Darevskia*

Andran Abramjan, Daniel Frynta

manuscript in prep.

Sexual selection often works against the natural selection by favouring the development of conspicuous signals, raising the chances of attracting not only the potential mates, but also the predators. In lacertid lizards, ultraviolet-blue spots on their flanks and shoulders represent such a trait. Some level of correlation between male and female ornamentation is also known to exist. Therefore in the absence of the males, the females should hypothetically lose their conspicuousness. We tested this hypothesis on a complex of parthenogenetic and bisexual lizards of the genus *Darevskia*. We evaluated area, counts, UV intensity and saturation of UV-blue spots and compared the values between the clones and their bisexual progenitor species. Although some minor differences were detected, no general tendency toward higher crypsis of the parthenogens was confirmed, as their values basically corresponded to the values of sexual females. We suggest that their current phenotype rather reflects the unique combination of their parental genomes and is conserved by the clonal reproduction.

