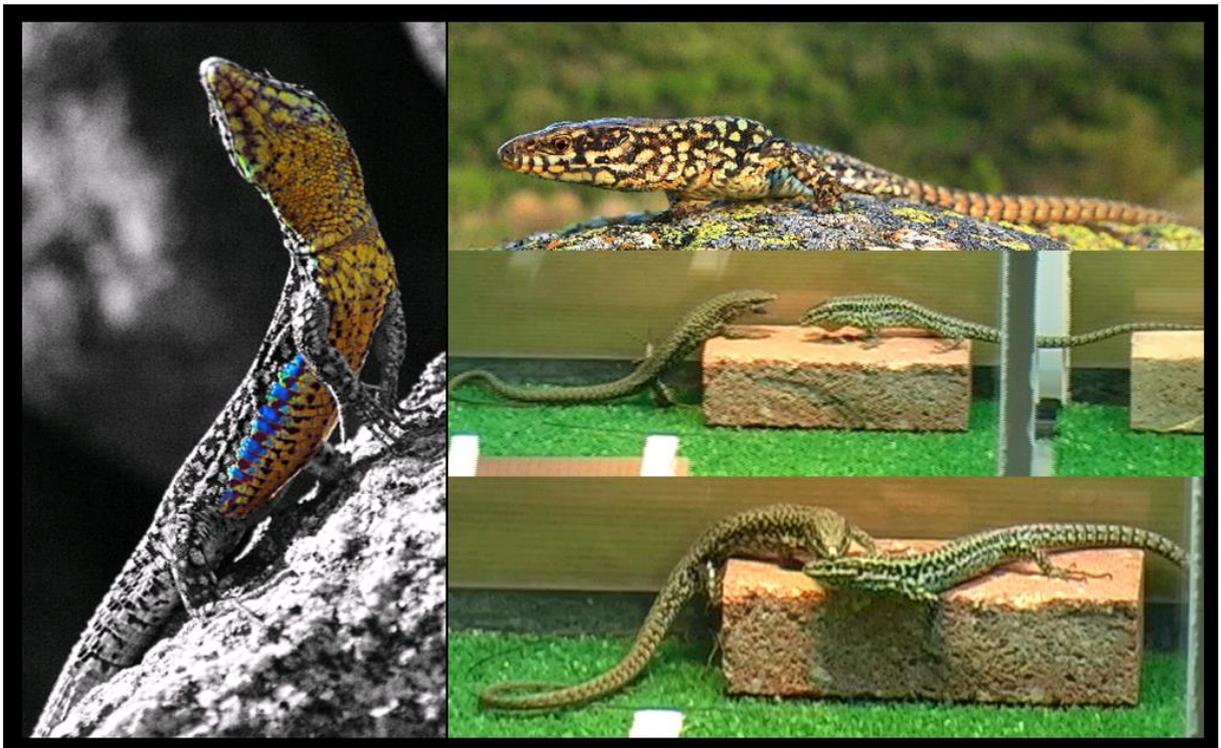


Colores de guerra: función de la coloración ventral y de las manchas UV en combates entre machos de *Podarcis muralis*



Autor: Javier Ábalos (abalosjavier1347@gmail.com)

Director del Trabajo: Enrique Font

Tutor Académico: Alberto Redondo

FUNDACIÓN
MUTUAMADRILEÑA
Nuestra forma de ser

 **CIBIO**
Centro de Investigação
em Biodiversidade
e Recursos Genéticos

VNIVERSITAT
DE VALÈNCIA



UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

U. PORTO

 **idep**
Instituto de Estudios
de Postgrado

Colores de guerra: función de la
coloración ventral y de las manchas
UV en combates entre machos de
Podarcis muralis

Trabajo Fin de Máster
Perfil: Investigador

Máster en Etología
Universidad de Córdoba
Curso 2013-14
Diciembre 2014

zbcbs

Enrique Font

El alumno

Javier Ábalos Álvarez

VºBº Director del Trabajo

Enrique Font Bisier

VºBº Tutor Académico

Alberto Redondo Villa

Abstract

*Signalling plays a key role regulating the intensity of animal contests. In this study, we evaluate the role of two (potential) chromatic signals in determining the outcome of male-male combats in *Podarcis muralis* lizards from a population showing polymorphic ventral coloration, with discrete white, yellow and orange morphs. As in other lacertids, males of this species display a row of ventrolateral ultraviolet (UV)-blue in their outer ventral scales (OVS) with a mean peak reflectance of 372.35nm. Previous studies have suggested that some chromatic variables of these patches may signal individual fighting ability and/or physical condition. In order to test this possibility, we staged combats between 60 adult lizards (20 individuals/morph), where each lizard confronted rivals from each morph in a tournament with a balanced design. Intruder/resident condition was controlled in order to avoid its strong effect in determining contest outcome. A general dominance/fighting ability ranking was calculated using the Bradley-Terry model, and used to explore the general relationship between morphs, chromatic measurements of the UV patches, and fighting ability. Unexpectedly, we did not find an effect of the UV-blue patches on contest outcome, but we found a morph-specific bias in fighting ability: orange males lose more combats with other morphs than yellow and white males.*

Resumen

Las señales cumplen un importante papel regulando la intensidad de los enfrentamientos intraespecíficos. En este trabajo se examina el papel de dos posibles señales cromáticas en combates entre machos de *Podarcis muralis* procedentes de una población con un marcado polimorfismo en la coloración ventral; distinguiéndose principalmente tres morfos alternativos (blanco, amarillo y naranja). Además, y como muchos otros lacértidos, *P. muralis* presenta una serie de manchas azules para el ojo humano (OVS-UV) en las escamas ventrales externas (*outer ventral scales*, OVS). Estas manchas presentan coloración azul-ultravioleta (UV) con un pico de reflectancia medio en los 372.35 nm, y estudios recientes sugieren que podrían aportar información sobre la calidad individual y la condición física de los machos. El objetivo de este trabajo es examinar si alguna de las variables cromáticas de los machos constituye un predictor fiable de la habilidad para la lucha. Para ello, capturamos un total de 60 lagartijas roqueras adultas (20 machos por morfo; SVL>65 mm). En el laboratorio, cada ejemplar se enfrentó a un competidor de cada uno de los morfos en un torneo equilibrado entre morfos, dando lugar a un total de 99 combates. La condición residente/intruso de ambos contendientes se igualó en todos los combates para evitar su influencia determinante sobre el resultado del combate. Se calculó un ranking relacionado con la habilidad competitiva con un modelo Bradley-Terry, que se utilizó para explorar la relación entre el polimorfismo, las propiedades cromáticas de ambas manchas y la dominancia/habilidad de lucha. Discutimos los resultados obtenidos para la relación entre los morfos implicados, las medidas cromáticas de las manchas UV de las OVS y la habilidad competitiva individual. Contrariamente a lo esperado, no se registró ningún efecto relacionando el OVS-UV con el resultado de los combates, pero encontramos un sesgo morfo-específico debido a la menor habilidad competitiva de los machos naranjas en comparación con los blancos y amarillos.

Introducción

Las interacciones agonísticas son un fenómeno muy común en muchas especies animales en las que los individuos compiten por recursos limitados. Evitar el riesgo de sufrir lesiones graves durante las peleas constituye una presión selectiva de enorme importancia (**Smith & Parker 1976**). Muchas veces, los combates van acompañados de la exhibición de señales llamativas de todo tipo. La aparición de comportamientos de lucha ritualizados y la exhibición de las señales llamativas resultan beneficiosas para ambas partes y se verán favorecidas por la selección al permitir a los contendientes conocer el resultado más probable de la pelea con anterioridad. La correcta evaluación del rival antes del combate permite evitar o disminuir el coste energético de luchar al ganador y el de una derrota segura al perdedor (**Bradbury & Vehrencamp 2011; Arnott & Elwood 2009**). Pero para que este sistema funcione, las señales en las que se basa la evaluación del contrincante deben ser fiables (honestas). La definición de la fiabilidad de las señales es una cuestión largamente discutida aún hoy en día, pero puede considerarse que una señal es fiable si su existencia ayuda al receptor a tomar mejores decisiones de las que tomaría en su ausencia, es decir si contestar a la señal resultará beneficioso para el receptor en la mayor parte de las ocasiones (**Carazo & Font 2014; Enquist et al. 2010; Font & Carazo 2010**). Para que una señal resulte fiable debe haber una relación consistente entre su diseño y la información en sentido funcional que pone a disposición de los receptores. La señal puede imponer un coste idéntico a todos los emisores que solo los individuos de gran calidad puedan permitirse pagar sin salir demasiado perjudicados en otros aspectos (i.e exposición a depredadores, gasto energético, riesgo de lesión, etc.). Una señal visual cuyas propiedades guarden relación con la condición física del emisor puede revelar el estado de salud del animal al oponente y determinar el resultado de un enfrentamiento antes incluso de que actúen otras asimetrías entre los contrincantes (**Arnott & Elwood 2009**).

En la literatura se han identificado muchos ejemplos de rasgos actuando como señales visuales fiables de calidad, y utilizadas en contextos agonísticos. Estos rasgos modulan la implicación de cada oponente en el enfrentamiento y afectan al resultado final en muchos taxones (insectos: **Sweeney et al. 2003**; crustáceos: **Lailvaux et al. 2009; Hughes 1996**; peces: **O'Connor et al. 1999**; reptiles: **Whiting et al. 2003**; aves: **Remy et al. 2010**; mamíferos: **Bro-Jørgensen & Dabelsteen 2008**). Muchas

manchas y patrones de coloración presentes en los animales actúan como señales cromáticas durante los enfrentamientos (Todd *et al.* 2011; Osorio & Vorobyev 2007; Stuart-Fox *et al.* 2007; Lappin *et al.* 2006; Pryke *et al.* 2001) poniendo a disposición del contrincante información acerca de la habilidad competitiva del rival, o su inclinación a escalar el conflicto (Van Staaden *et al.* 2011). El estudio de las señales de calidad nos permite, una vez que se ha detectado su función en un contexto agonístico, comprender mejor la evolución de los sistemas de comunicación animal. Así pues, podemos identificar los atributos en los que se basa la honestidad de las señales, el mecanismo de señalización, la ontogenia de la señal en el individuo y su historia evolutiva.

Podarcis muralis es un lacértido diurno de pequeño tamaño (50-70 mm desde el hocico a la cloaca, *snout to vent length*, SVL, en adultos) cuya área de distribución se extiende por el centro y sur Europa, llegando incluso al norte de Turquía (Asia) (Fig. 1b). Esta especie presenta la coloración típica de muchos lacértidos: un dorso parduzco relativamente críptico, una coloración ventral muy conspicua y unas manchas UV-azul (OVS-UV) formando una línea azul (para el ojo humano) en la hilera de escamas ventrales externas (en inglés: OVS; *outer ventral scales*) (Fig. 1a). Estas manchas presentan su pico de reflectancia en los 372.35 nm, en el espectro ultravioleta y son de naturaleza estructural (Pérez i de Lanuza 2012).

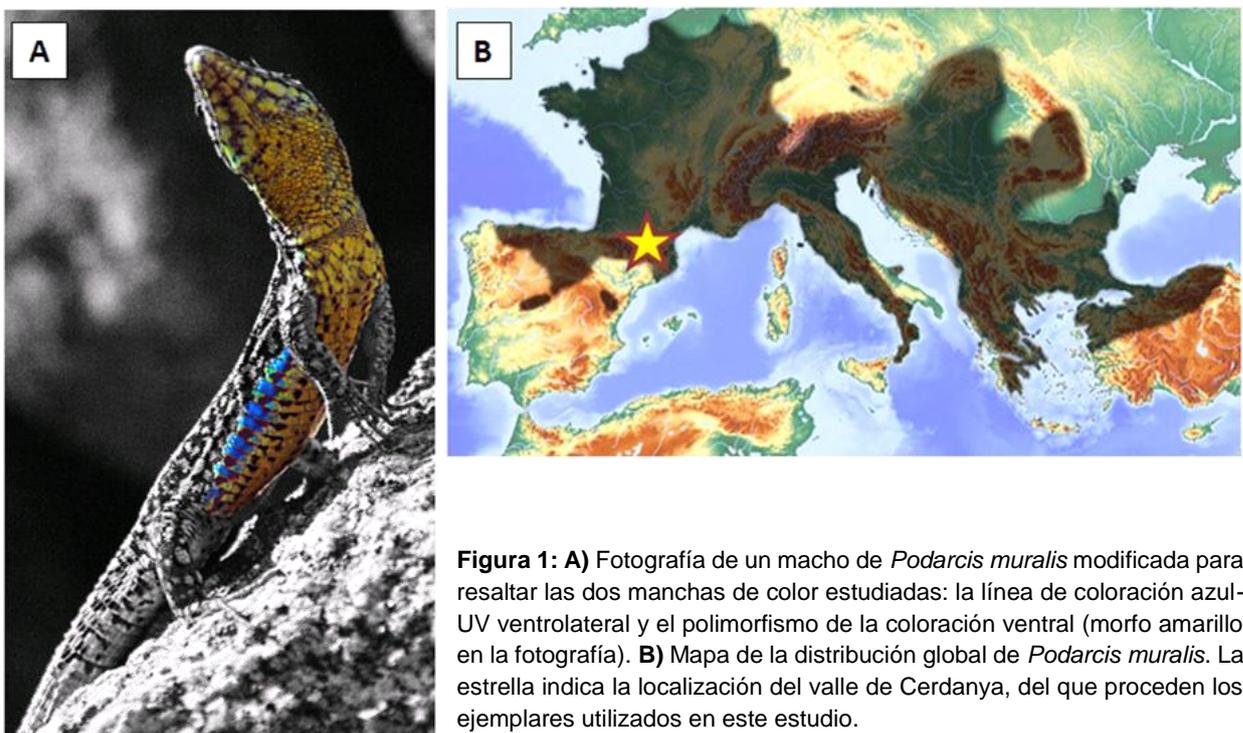


Figura 1: A) Fotografía de un macho de *Podarcis muralis* modificada para resaltar las dos manchas de color estudiadas: la línea de coloración azul-UV ventrolateral y el polimorfismo de la coloración ventral (morfo amarillo en la fotografía). B) Mapa de la distribución global de *Podarcis muralis*. La estrella indica la localización del valle de Cerdanya, del que proceden los ejemplares utilizados en este estudio.

La coloración ventral es pigmentaria (por lo menos presenta carotenoides en su composición; **Pérez i de Lanuza et al. 2012**). En muchas poblaciones se distinguen dos coloraciones ventrales alternativas (morfos): blanco (w=*white*) o naranja (o=*orange*), y en algunas poblaciones aparece también un tercer morfo amarillo (y=*yellow*). Además también pueden encontrarse en menor frecuencia morfos de coloración intermedia amarillo-naranja y blanco-naranja (**Fig. 2**). En los machos, la coloración naranja y amarilla se extiende por la gola y el vientre, mientras que en las hembras únicamente queda restringida a la gola (excepto en el fenotipo blanco). Los morfos naranja, blanco y amarillo pueden considerarse discretos en virtud a sus características espectrofotométricas (**Fig. 2, 7b**), y la evidencia disponible sugiere que los lagartos son capaces de discriminarlos como coloraciones discretas diferentes (**Pérez i de Lanuza et al. 2013a**). Los individuos con coloraciones intermedias expresan escamas de dos colores claramente definidos e idénticos a los de los morfos puros, pero la fracción de escamas de un color y del otro es variable.



Figura 2: Coloración en *P. muralis*. Arriba a la izquierda, se ilustra el dimorfismo sexual en la coloración dorsal. Abajo, el polimorfismo en la coloración ventral presente en la especie. La coloración amarilla y naranja se extiende exclusivamente por la gola en hembras y también por el vientre en machos. La coloración blanca se extiende por gola y vientre en ambos. A la derecha, se muestran dos machos con las dos coloraciones intermedias (blanco-naranja a la izquierda, amarillo-naranja a la derecha) que pueden registrarse tanto en machos como en hembras. *Modificada a partir de Pérez i de Lanuza et al. (2014a).*

Pese a cierta controversia en el pasado, existe hoy consenso en que los colores estructurales pueden tener costes de producción y mantenimiento de una magnitud similar a los de los pigmentarios (**Prum 2006**), y pueden por tanto actuar como indicadores honestos de la calidad individual (**Siefferman & Hill 2005; Keyser & Hill 2000; Guilford 1995; Grafen 1990**). Tradicionalmente ignorada debido a su invisibilidad para el ojo humano, la coloración UV forma parte del mundo sensorial (*umwelt*) de multitud de taxones, desempeñando en muchos de ellos un papel comunicativo (elección de pareja en *Poecilia reticulata*: **Kodric-Brown & Johnson 2002**, reconocimiento del sexo en *Parus caeruleus*: **Sheldon et al. 1999**). En el caso concreto de los lacértidos existen numerosos trabajos en los que se pone de manifiesto el papel de la coloración UV. En *Lacerta agilis* y *L. viridis*, la reflectancia UV de la coloración nupcial de los machos determina el éxito en la obtención de pareja (**Olsson et al. 2011; Bajer et al. 2010**). La coloración UV-azul de los machos de *Lacerta schreiberi* indica el estado inmunitario y la dominancia social de los machos (**Martín & López 2009; Stuart-Fox et al. 2009**). En el contexto de la competencia intrasexual, se ha confirmado la participación del UV en cordílicos. La coloración UV muestra relación con la habilidad competitiva de los machos en *Platysaurus broadleyi* (**Stapley & Whiting 2006; Whiting et al. 2006**). En esta especie, la reflectancia de la gola está muy restringida al espectro UV en los ganadores, mientras que los perdedores tienen curvas de reflectancia más amplias, con el pico en colores violetas (i.e. mayor longitud de onda) y un mayor brillo total. Además, los individuos más territoriales presentan una reflectancia más restringida al espectro UV. Por último, el color (*hue*) y la producción de testosterona también muestran relación, sugiriendo un posible coste de producción que respalda su papel señalizador. En *Lacerta viridis*, los machos sometidos a reducción de la reflectancia UV en la cabeza perdieron un 90% de los combates contra otros machos sin reducción del UV (**Bajer et al. 2011**). En la misma línea, **Pérez i de Lanuza et al. (2014a)** encontraron relación entre las manchas OVS-UV en *P. muralis* e indicadores de la calidad individual como la fuerza de mordida (BF = *Bite force*) y la condición física (BCI = *Body Condition Index*). Esta última presenta relación negativa con la pureza (*chroma*) del UV (**Fig. 3a**), en consonancia con lo hallado en *L. viridis* (**Molnár et al. 2012**) y en *P. broadleyi* (**Whiting et al. 2006**), donde parece que los individuos más territoriales y con mayor pureza en el UV acusan el desgaste físico y presentan peor condición física. Respecto de la fuerza de mordida, la relación hallada en *P. muralis* es compleja y depende de la interacción entre tamaño

y color de las manchas de color. El patrón hallado difiere entre individuos a partir de un umbral de tamaño: por debajo de los 65-66 mm de SVL las mayores fuerzas de mordida se asocian a colores más desplazadas hacia el azul (similares a las que presentan las manchas OVS-UV que presentan las hembras), y por encima de ese umbral la fuerza de mordida se relaciona directamente con el desplazamiento del color hacia longitudes de onda menores en el espectro UV (**Fig. 3b**).

Pérez i de Lanuza et al. (2014a) proponen una explicación especulativa a esta compleja interacción: los juveniles con colores muy desplazados hacia el UV serían perseguidos y atacados con mayor agresividad por los machos adultos conespecíficos. En este escenario, los individuos juveniles de mayor calidad son aquellos capaces de una mayor plasticidad fenotípica: presentando coloración casi femenina durante su crecimiento para ahorrarse un supuesto coste social, pero cambiando a longitudes de onda más cortas tras la madurez para señalar su mayor habilidad competitiva. En este estudio se comprueba si la agresividad guarda relación con las señales cromáticas exhibidas por ambos rivales.

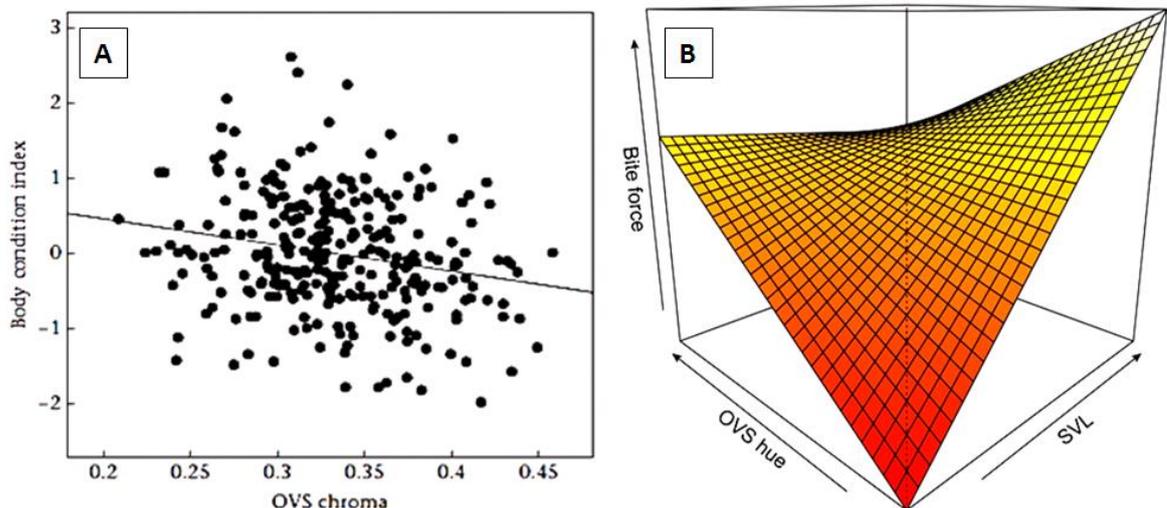


Figura 3: A) Diagrama de puntos ilustrando la relación negativa hallada en **Pérez i de Lanuza et al., (2014a)** entre el índice de condición física y la pureza del OVS-UV. Los machos con más fracción de su reflectancia total concentrada en el UV presentan una peor condición física, revelando quizás el desgaste de una mayor inversión en la señal. **B)** Gráfico 3D explorando la relación entre BF, color del OVS-UV y tamaño corporal (i.e. SVL) hallada en **Pérez i de Lanuza et al., (2014a)**. El gradiente amarillo-rojizo corresponde a los cambios en fuerza de mordida. La interacción encontrada se aprecia como un cambio en la relación entre fuerza de mordida y color del OVS-UV al cambiar el SVL. Los individuos jóvenes con mayor BF tienen colores más azulados, pero los adultos de gran tamaño con mayor BF tienen colores más desplazados hacia el UV.

El otro carácter presente en *P. muralis* susceptible de desempeñar función como señal cromática es la coloración ventral. El policromatismo poblacional es un

fenómeno muy común no solo en *Podarcis* (e.g. *Podarcis melisellensis*, **Huyghe et al. 2010**; *Podarcis gaigeae*, **Runemark et al. 2010**; *Podarcis vaucheri* y *Podarcis liolepis*, **Pérez i de Lanuza et al. sin publicar**), sino también en otros géneros de lacértidos (**Vitt & Caldwell 2013**, "**www.lacerta.de**" **team 2014**). Entender los procesos evolutivos responsables del origen y del mantenimiento de polimorfismos en la naturaleza es uno de los principales desafíos de la biología evolutiva. Los lagartos representan un modelo excelente para abordar esta cuestión porque los policromatismos poblacionales aparecen de forma convergente en varias familias filogenéticamente distantes y que habitan muchos ecosistemas distintos. La mayoría de los trabajos en este ámbito realizados con lagartos se han centrado en buscar diferencias entre los distintos morfos en rasgos fenotípicos importantes para la biología de la especie. El trabajo de **Sinervo & Lively (1996)** con *Uta stansburiana* constituye un referente en este ámbito. En él se describe la existencia de estrategias de reproducción alternativas asociadas a los distintos morfos, y relaciones de dominancia no transitivas entre ellos (dinámicas de piedra-papel-tijera) que se perpetúan mediante selección dependiente de frecuencia (**Corl et al. 2010**). En esta línea, muchos trabajos en lacértidos han buscado y descrito sesgos morfo-específicos en varias características de interés. En *P. melisellensis* se han encontrado diferencias morfométricas, en el nivel de corticosteroides, en la infección por hemoparásitos y la respuesta inmune (**Huyghe et al. 2010, 2009, 2007**). En *P. muralis* se ha descrito disparidad entre morfos en la capacidad para regresar al espacio doméstico desde una localización desconocida (**Scali et al. 2013**), en la respuesta inmune (**Sacchi et al. 2007**), en la susceptibilidad al estrés en cautividad (**Galeotti et al. 2010**) y en la fecundidad relativa según los morfos de los progenitores (**Galeotti et al. 2013**). Además, parece que el polimorfismo se corresponde también con secreciones químicas morfo-específicas (**Pelliteri-Rosa et al. 2014**). Por último, los datos de seguimiento longitudinal de la población estudiada en este trabajo señalan que en la naturaleza es mucho más común el apareamiento homomórfico que el heteromórfico (**Pérez i de Lanuza et al. 2013a**), detectando un mecanismo relacionado con la elección de pareja que podría contribuir al mantenimiento del polimorfismo poblacional sin necesidad de estrategias de reproducción alternativas, aunque ambas propuestas no son incompatibles.

El objetivo de este trabajo es evaluar el papel potencial como señales visuales de las manchas UV-azul ventrolaterales (OVS-UV) y del polimorfismo en la coloración ventral como factor determinante del resultado de los combates en el contexto de la competencia intrasexual en machos de *Podarcis muralis* (**Fig.1a**).

Varias evidencias coinciden en señalar la posible función señalizadora de estas dos manchas de color. En primer lugar, ambas están presentes en los dos sexos pero cubren una superficie corporal mayor en machos (**Pérez i de Lanuza et al. 2013a; Font et al. 2009**). En segundo lugar, gracias a su localización ventral y lateral, los machos las exhiben durante las interacciones sociales con ambos sexos, pero las mantienen normalmente ocultas o semiocultas frente a los depredadores, especialmente las aves. **Marshall & Stevens (2014)** han demostrado que en poblaciones insulares de *Podarcis erhardii* existe una correspondencia entre las propiedades cromáticas de las manchas UV de las OVS y las características del sistema visual de los conoespecíficos, siendo relativamente más fáciles de detectar por el sistema visual de estos que por el de las rapaces (principal depredador en las poblaciones estudiadas). Nuestro conocimiento acerca del sistema visual de los lacértidos indica que el rango de longitudes de onda que pueden percibir como luz visible va desde el UV (por lo menos a partir de 320 nm) hasta los 700 nm. Por lo tanto, el componente UV de las manchas UV-azul que presenta *P. muralis* será percibido por los receptores primarios de estas señales putativas (**Pérez i de Lanuza & Font 2014; Fleishman et al. 2011**). Por último, la proximidad física entre las manchas OVS-UV y la coloración ventral genera un contraste cromático muy intenso, que las hace muy llamativas, y que difiere además entre morfos (**Pérez i de Lanuza et al. 2014b; Pérez i de Lanuza 2012**).

La cuestión de si la coloración ventral desempeña un papel en las peleas entre machos ya ha sido estudiada en *P. muralis* por **Sacchi et al. (2009)** pero con una metodología basada en la agresividad de los contendientes, no en el resultado de los combates, lo que limita la validez de sus conclusiones. El modelo Bradley-Terry es una herramienta estadística desarrollada para estudiar conflictos y centrada en el resultado de los combates (**Turner & Firth 2010; Firth 2005; Bradley & Terry 1952**), por lo que constituye una herramienta muy adecuada para abordar estas cuestiones. El modelo Bradley-Terry se ha empleado en estudios en los que se realizan enfrentamientos entre lagartos, y permite evaluar la influencia de rasgos fenotípicos o

condicionantes externos sobre el desenlace de la lucha (e.g. altura del casco y experiencia previa en *Bradypodion pumilum*, **Stuart-Fox et al. 2006**; tamaño y reflectancia UV en *Platysaurus broadleyi*, **Stapley & Whiting 2006**; **Whiting et al. 2006**; tamaño del capuchón y carotenoides en *Chlamydosaurus kingii* **Hamilton 2013**; cambio de color y contraste en *Chamaeleo calyptratus* **Ligon & McGraw 2013**). La existencia de una relación entre las propiedades cromáticas de estas manchas y el resultado de los combates indicaría que el OVS-UV y el morfo pueden estar actuando como señales visuales cromáticas en el contexto de la competencia intrasexual en machos.

Objetivos

Los objetivos concretos de este trabajo son: i) analizar la relación entre el resultado de los combates de los machos (gana-pierde) y dos manchas de color: el OVS-UV y la coloración ventral, ii) analizar la relación entre la agresividad mostrada por cada rival en el combate, respecto de las señales cromáticas propias y del rival, iii) describir, si procede, la función de ambas manchas de color como señales.

Material y métodos

Captura de los lagartos

Los animales de este estudio proceden de una población situada en el valle de la Cerdanya (**Fig.4b**), donde el laboratorio de Etología de la Universidad de Valencia realiza parte de sus estudios desde hace 9 años. Allí se capturaron un total de 60 machos (20 de cada morfo) descartando las coloraciones ventrales intermedias. Los morfos intermedios son menos frecuentes e incluirlos habría incrementado el número de peleas a realizar, incrementando el tiempo requerido más allá de nuestras posibilidades. Con la intención de estudiar la función señalizadora OVS-UV como señal de calidad de los machos, solo se utilizaron individuos adultos con un SVL superior a 65 mm, el umbral señalado en **Pérez i de Lanuza et al. (2014a)** para el cambio en la relación entre fuerza de mordida y color (*Hue*) del OVS-UV. Este umbral separa a los machos en dos grupos de edad en los que la calidad se asocia a picos de reflectancia de OVS-UV opuestos, por lo que incluirlos podría impedirnos detectar la relación del OVS-UV y la habilidad competitiva. Este diseño es el más adecuado para responder a la pregunta de si el OVS-UV cumple un papel en las peleas de

machos, pero al no incluir individuos más pequeños, es muy difícil que encontremos evidencias del posible coste social de la señal mencionado anteriormente. Las capturas se realizaron con lazo (Fig. 4a) en tres días consecutivos (17-19 de mayo de 2014) y los animales capturados fueron trasladados al laboratorio el 19 de mayo. Para ello, contábamos con el permiso correspondiente otorgado por la *Préfecture des Pyrénées-Orientales* (permiso número 2013095-0001). Todas las localizaciones de captura se registraron con GPS (Magellan® eXplorist® 110). Para asegurar la ausencia de encuentros previos entre los individuos se definieron 8 zonas de captura distintas (Fig. 4b) separadas entre sí por un mínimo de 300 m o un obstáculo físico importante (río o carretera). Antes del traslado de los animales, se registró el SVL (regla, ± 1 mm) y masa corporal (Pesola; ± 0.1 g) para determinar un índice de condición física (BCI) a partir de los residuos de una regresión de mínimos cuadrados entre el logaritmo del SVL y el logaritmo del peso de los individuos (Pérez i de Lanuza *et al.* 2014a).

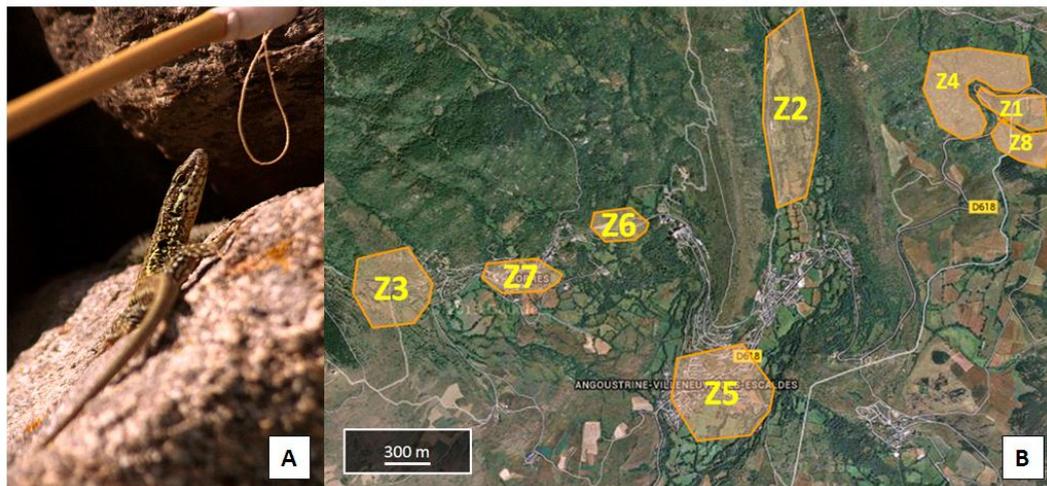


Figura 4. A) Captura de un macho con un lazo corredizo atado al extremo de una caña. **B)** Mapa del área de captura donde aparecen señaladas las 8 zonas de procedencia de los individuos que participaron en el torneo. Todas las zonas están a más de 300 m de distancia y/o separadas por un obstáculo físico.

Mantenimiento en cautividad

Una vez en el laboratorio, los lagartos fueron alojados en terrarios de 44 x 25 cm y 25 cm de alto equipados con un sustrato de césped artificial, un bebedero con agua, una piedra de asoleamiento (11 x 11cm y 3 cm de alto), un refugio (10 x 10 mm y 11 mm de alto) consistente en dos azulejos separados por unas piezas de fieltro y una bombilla de 40 W (Fig. 5). El horario de luz y temperatura se ajustó para simular

las condiciones de la zona de procedencia de los individuos (19° min-26° max durante el día, 12.5 h de luz: 11.5 h de oscuridad). El animalario dispone de una gran ventana que permite la entrada de luz natural al amanecer y al atardecer. Adicionalmente, los individuos recibían 1.5 h de luz de espectro completo (UVA) tres días a la semana de 12:00 a 13:30 (Reptistar 5.0, Sylvania, Danvers, U.S.A.). Como alimentación, se suministraron dos larvas de *Tenebrio molitor* cada dos días, espolvoreadas con suplemento vitamínico (Exo Terra, Montreal, Canada). Los animales permanecieron en el laboratorio menos de dos meses (19 de mayo- 13 de julio) y después fueron devueltos al punto original de captura registrado previamente con el GPS. Los animales disfrutaron de un periodo de adaptación al laboratorio de 14 días antes del inicio de los experimentos.

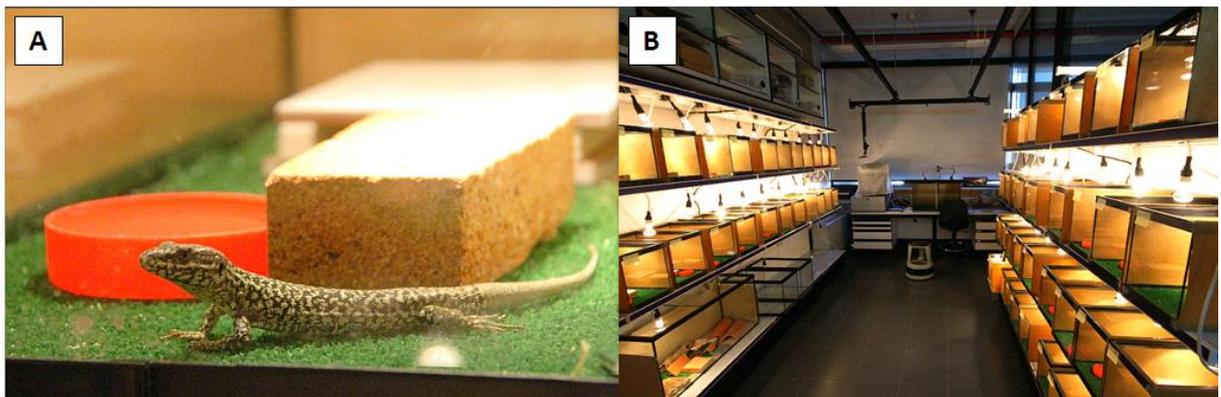


Figura. 5. A) Ejemplar de *Podarcis muralis* instalado en su terrario, con su bebedero, su piedra de asoleamiento y su refugio. **B)** Vista general del animalario durante el periodo de aclimatación de los 60 individuos previo al inicio de los experimentos.

Diseño del torneo

Se diseñó un torneo en el que cada macho se enfrentó a tres rivales distintos (uno de cada morfo) con un mínimo de tres días de descanso entre combates sucesivos. Con este diseño consideramos 6 tipos diferentes de combate: tres entre individuos del mismo morfo (oo=20, ww=20, yy=20, 60 combates) y tres entre individuos de morfos distintos (wo=10, wy=10, oy=10, 30 combates). A fin de complicar más la red de enfrentamientos y dar mayor robustez a la estima de habilidad competitiva del modelo Bradley-Terry (Turner & Firth 2010), programamos 9 combates intermorfo adicionales entre los 3 individuos de cada morfo con mayor número de victorias al terminar las 90 peleas inicialmente programadas. Por lo tanto, el total de peleas realizadas fue de 99. La secuencia de ejecución de los combates se aleatorizó y posteriormente balanceó a nivel individual y a nivel de los morfos

eliminando el efecto del orden de los experimentos. Los combates se llevaron a cabo siempre a las horas de máxima actividad de los animales durante el período reproductor (10:00-13:30 y 16:00-19:00, hora local). Para minimizar el ruido provocado por otros factores que pueden interferir en el resultado de los enfrentamientos (i.e. asimetría de tamaño: **Sacchi et al. 2009; Whiting et al. 2006; Jenssen et al. 2005; Lailvaux et al. 2004**; experiencia previa: **Hamilton 2013; Stuart-Fox et al. 2006**; efecto residente-intruso: **Ligon & McGraw 2013; McEvoy et al. 2013; Carazo et al. 2008; Healey et al. 2007; Stapley & Whiting 2006; Olsson & Shine 2000; Whiting 1999**), nunca permitimos diferencias de SVL mayores del 10% entre los contendientes de cada pelea. Todos los rivales enfrentados procedían de zonas de captura distintas (**Fig. 4b**). Asimismo, anulamos el efecto residente/intruso igualando la condición de ambos contendientes en el diseño experimental.

Como arena de combate se empleó un terrario de 70 x 30 cm y 40 cm de alto dividido por una partición opaca en dos mitades (**Fig 6a**).

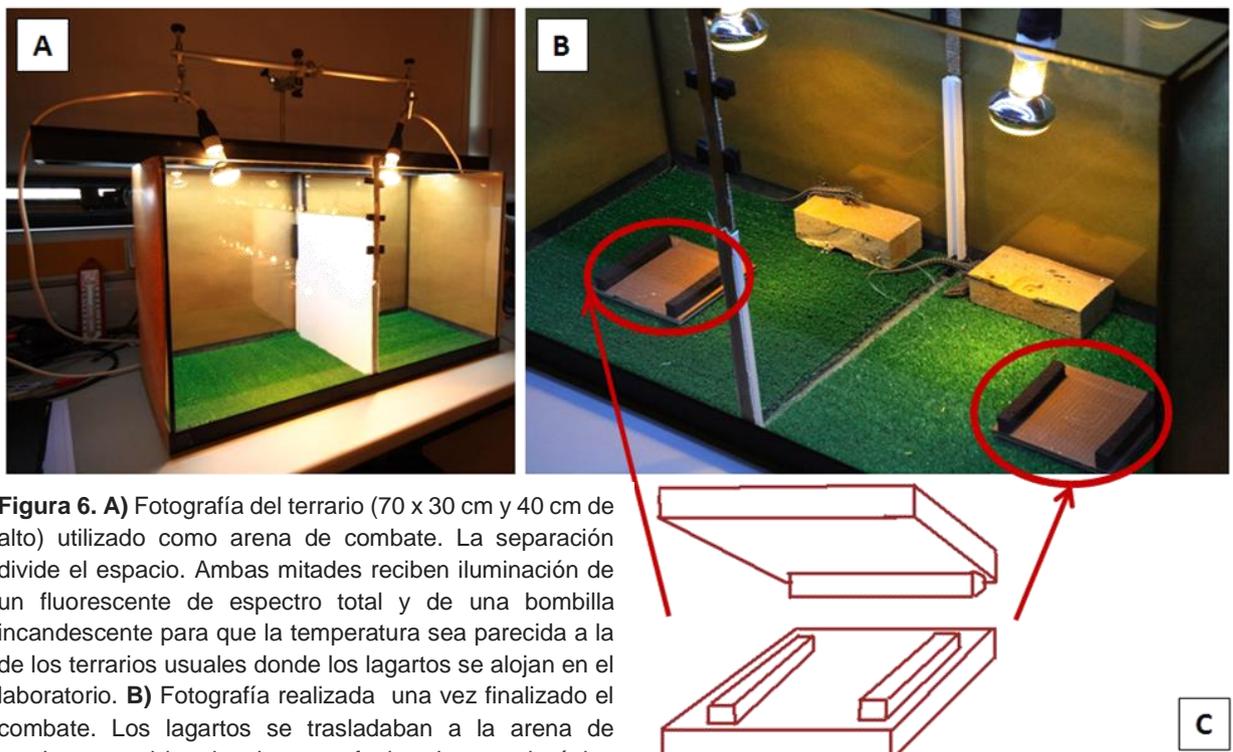


Figura 6. A) Fotografía del terrario (70 x 30 cm y 40 cm de alto) utilizado como arena de combate. La separación divide el espacio. Ambas mitades reciben iluminación de un fluorescente de espectro total y de una bombilla incandescente para que la temperatura sea parecida a la de los terrarios usuales donde los lagartos se alojan en el laboratorio. **B)** Fotografía realizada una vez finalizado el combate. Los lagartos se trasladaban a la arena de combate en el interior de sus refugios de entrada única obstruible **(C)**, junto con su piedra de asoleamiento.

Cada una de las mitades estuvo iluminada por una bombilla de 40 W y por una lámpara de amplio espectro equipada con balastro de alta frecuencia (Quicktronic® Professional 2 x 36/ 230-240, OSRAM, Munich, Alemania) para hacer que los lagartos perciban la luz de forma continua (**Evans et al. 2006**). Los experimentos tuvieron lugar entre el 4 de junio y el 1 de julio de 2014, realizándose 5 combates al día excepto los domingos.

Para trasladar los lagartos al terrario experimental antes de cada combate, se hacía que los lagartos se escondieran dentro de los refugios de entrada única introduciendo la mano en el terrario. Entonces eran trasladados dentro del refugio a la arena de combate (**Fig. 6b, c**), junto con su piedra de asoleamiento. Este sistema de traslado de los animales permite minimizar el estrés causado por la manipulación de los animales (**P. Carazo comunicación personal**). Además, como la piedra de asoleamiento y el refugio eran los propios de cada lagarto, también se transferían sus señales químicas. De esta forma, ambos contendientes están en las mismas condiciones de residencia. Posteriormente se retiraba el techo del refugio y se dejaba a los animales 30 min de aclimatación antes de comenzar la grabación, retirar la separación opaca y permitir que los machos interactuasen. Los combates se grabaron 7 min a partir del primer comportamiento agonístico con una cámara Canon® XM2®. Tras finalizar el combate, la arena se limpió primero con agua, después con alcohol y luego otra vez con agua. Solo un combate tuvo que ser detenido antes de tiempo para evitar lesiones al perdedor.

Análisis de los combates

En cada enfrentamiento se designó un perdedor y un ganador solo si se cumplieron dos criterios: 1) se observó asimetría en el comportamiento agresivo mostrado por los contrincantes, y 2) se alcanzó un punto en el combate en el que uno de los contrincantes ya no se defendía y su única reacción frente a cualquier comportamiento del rival era una huida rápida en dirección opuesta. Esta medida binomial del resultado del combate (ganador-perdedor) se empleó para obtener estimas de la habilidad competitiva individual mediante el modelo Bradley-Terry (**Turner & Firth 2010**) a partir de la matriz de 99 enfrentamientos. Este modelo considera todos los combates introducidos como parte de un torneo y es capaz de obtener estimas de la habilidad competitiva individual a partir de una matriz de

enfrentamientos incompleta (donde no todos los participantes se han enfrentado entre ellos). Para ello, considera que cada rival tiene una habilidad de lucha en valor positivo tal que el resultado más probable sea el ratio entre las habilidades de lucha de los individuos enfrentados (**Stuart-Fox et al. 2006**) y que la habilidad competitiva individual es transitiva (si el individuo A gana a B, y B gana a C, entonces A ganará a C). A continuación, ordena la totalidad de los individuos participantes en el torneo en un ránking según la habilidad competitiva calculada. Esta medida se basa en los resultados de las peleas (gana-pierde) por lo que nos permite relacionar las propiedades cromáticas de las manchas de color directamente con la habilidad del lagarto para ganar combates, y no con indicadores aproximados como la fuerza de mordida o la agresividad. El modelo Bradley-Terry calcula un GLMM (mixto) binomial de máxima verosimilitud a partir de los resultados de los combates, y con la identidad de cada participante como factor aleatorio. Los valores estimados del modelo para cada individuo son proporcionales a la habilidad competitiva. El modelo se calculó con reducción del sesgo como se aconseja para los casos en los que solo hay un enfrentamiento entre cada pareja, y codificando los empates como media victoria para cada rival (**Turner & Firth 2010**).

Además de esta medida, obtuvimos un índice de agresividad (*Aggressive Score* = AS) para cada contrincante a partir de las grabaciones. Varios trabajos han propuesto distintas técnicas para medir la agresividad en los enfrentamientos animales. Algunos índices se calculan restando los comportamientos “sumisos” (i.e. intentos de huida) a las “dominantes” (i.e. asoleamiento). Esta metodología es desaconsejable, ya que asume un conocimiento irreal del valor de cada señal. No podemos utilizar comportamientos donde los rivales no interactúan para inferir un ganador y un perdedor, por eso en este trabajo utilizamos un índice basado en la suma de comportamientos agonísticos dirigidos al rival. El índice utilizado se calculó contabilizando en las grabaciones todas los comportamientos realizadas por cada contrincante en los siete minutos siguientes al primer comportamiento agonístico, y sumando las puntuaciones asociadas a cada una de ellos según una tabla de correspondencias basada en el trabajo de **Carazo et al. (2008)** y **Whiting (1999)**. En la **Tabla 1** se detallan los comportamientos registrados y el valor asignado a cada uno de ellos. La puntuación otorgada a cada comportamiento sigue un orden creciente

ligado a la secuencia de aparición más probable de los distintos comportamientos en un combate típico de la especie (observación personal).

Tabla 1. Comportamientos agresivos y puntuaciones asociadas para el índice de agresividad (AS).

Puntos	Comportamiento	Descripción
0	Sin respuesta	
1	Mirada	Gira la cabeza y mira al rival con ambos ojos.
2	Aproximación	Reduce distancia.
3	Persecución	Persigue corriendo al rival en fuga.
4	Señalización	Extensión gular, compresión lateral del tronco, arqueamiento del dorso.
5	Boca abierta	Abre la boca y muestra el interior.
6	Placaje	Golpea al rival con la boca cerrada.
7	Mordisco	Duración < 2 s.
8	Mordisco y presa	Duración > 2 s.

Las puntuaciones asociadas a cada uno de los comportamientos agresivos se utilizaron para calcular el índice de agresividad (AS) (adaptado de **Carazo et al. 2008** y **Whiting 1999**). Este índice se obtuvo para ambos rivales en cada uno de los combates programados en el laboratorio, sumando todas las acciones realizadas por cada individuo en los 7 minutos siguientes al primer comportamiento agonístico.

Medición de las manchas de color

El morfo se determinó visualmente (**Pérez i de Lanuza et al. 2013a**) en el campo en el momento de la captura (**Fig. 7b**). Las medidas de coloración relativas a las manchas ultravioleta se tomaron con un espectrofotómetro USB-2000 portátil provisto de una fuente de luz estroboscópica de xenón PX-2 (Ocean Optics Inc., Dunedin, Fl. U.S.A.). Antes de realizar las medidas, el espectrofotómetro fue calibrado con un negro (i.e. ausencia total de luz) y un blanco de referencia (i.e. blanco estándar de reflectancia difusa Ws-1; Ocean Optics Inc.). Dado que la coloración de *P. muralis* no varía en periodos cortos de tiempo (**Pérez i de Lanuza G. comunicación personal**), las medidas espectrofotométricas se obtuvieron en una sola sesión posterior a la finalización de los experimentos para minimizar la manipulación de los animales antes de realizar los experimentos.

De cada individuo se obtuvieron medidas de la segunda, tercera y cuarta escamas ventrales externas, contadas anteroposteriormente, de ambos lados, y posteriormente se promediaron. Del espectro promedio de cada individuo extrajimos las tres variables que permiten explicar el color: brillo/intensidad (*Brightness*, *Qt*), color (*Hue*) y pureza (*Chroma*) (**Bradbury & Vehremcamp 2011; Endler 1990**). El brillo

(OVS-Qt) se calculó como la suma de los porcentajes de reflectancia en cada longitud de onda entre los 300 y los 700 nm (Endler 1990). El color (OVS-Hue) es la longitud de onda en la que se registra un mayor porcentaje de luz reflejada (i.e. la localización del pico de reflectancia, Molina-Borja *et al.* 2006). Para la medida de pureza calculamos la pureza del espectro ultravioleta (chroma ultravioleta, OVS-C_{UV}) como la fracción de luz reflejada en el espectro UV (300-400nm) respecto del total (300-700nm) (Pérez i de Lanuza *et al.* 2014a). La Figura 7a ilustra gráficamente cada una de estas variables sobre el perfil de un espectro de una escama OVS-UV.

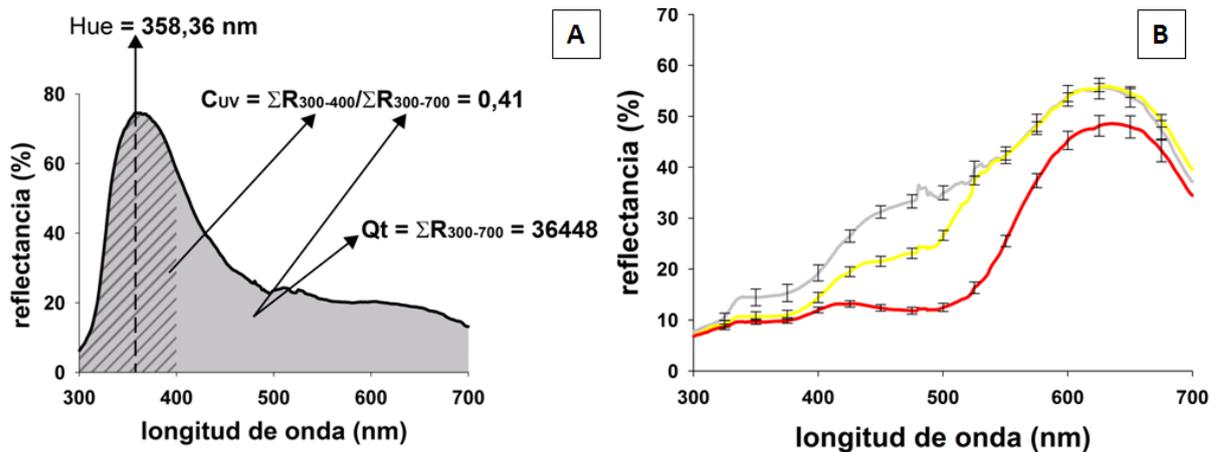


Figura 7. A) Cálculo de las variables con las que hemos resumido el color en este estudio. OVS-Hue indica la longitud de onda con reflectancia máxima (color), OVS-Qt es el área comprendida bajo el espectro y es una medida de intensidad. OVS-C_{UV} es una medida de pureza e indica la proporción de luz reflejada en el espectro UV (i.e. 300-400 nm) respecto del espectro total (i.e. 300-700 nm). El espectro corresponde a una escama ventral externa azul de un macho de *Podarcis muralis* de la población de Cerdanya. **B)** Espectro de la reflectancia de las tres coloraciones ventrales alternativas (barras de error = ± 1 SEM) en el que pueden apreciarse como forman grupos discretos distinguibles a ojo (las diferencias se concentran en el espectro visible humano, entre los 400-700 nm).

Además de las variables cromáticas, también medimos el área relativa con coloración azul de las escamas ventrales externas (OVS). Para ello escaneamos cada lagarto por ambos costados con un escáner estándar de sobremesa y posteriormente obtuvimos las medidas del total de superficie de la hilera de OVS y de la superficie azul en ambos lados (Repetibilidad = 0.97) con el programa ImageTool (UTHSCSA ImageTool Ver. 3.0, Wilcox *et al.* 2002). Para los análisis usamos el promedio de ambos lados (Blue/OVS Surf.). Uno de los machos participantes murió antes de que pudiesen medirse sus manchas de color, reduciendo la muestra a 59 individuos.

Análisis estadístico

Para explorar el valor predictivo de las manchas de color sobre el resultado de los combates utilizamos paralelamente las estimas de habilidad competitiva individual obtenidas con el modelo Bradley-Terry (i.e. cada individuo es un caso; Modelo1) y los índices de agresividad calculados para ganador y perdedor (i.e. cada pelea es un caso; Modelo2). Utilizamos modelos generales linealizados (GLMs) en R 2.15.1 (**R Core Team 2012**) para estudiar la relación entre la habilidad competitiva individual (*Fighting ability* = F.Ab.) el morfo (Morph = factor), y con las variables cromáticas de las manchas UV (i.e. OVS-Qt, OVS-Hue, OVS-C_{UV}) y la superficie relativa de las manchas OVS-UV (Blue/OVS Surf.), controlando por el tamaño del individuo (SVL). La selección del modelo se realizó de forma manual descartando primero las interacciones no significativas y después las variables cuya eliminación no comportaba una pérdida significativa de información explicada por el modelo (comparación de modelos con ANOVAs). Respecto al análisis de los índices de agresividad, comenzamos por transformarlos mediante logaritmos para poder utilizar estadística paramétrica. Después calculamos usando SPSS (**IBM Corp. 2011**) dos modelos generales linearizados mixtos con la identidad del ganador y perdedor como factores aleatorios y tratando de relacionar la agresividad mostrada por el ganador (logAS_W) con sus propias características cromáticas y con las características cromáticas del perdedor, además del tamaño de ambos (SVL_W*SVL_L) y el AS del oponente (logAS_L).

Con el fin de reducir el número de variables a uno más acorde con el tamaño muestral tanto de los individuos ($N = 59$) en el Modelo1 como de las peleas exitosas (con ganador identificado) ($N = 76$) en el Modelo2, realizamos un análisis de componentes principales en R reteniendo dos PCAs. Tanto el Modelo1 como el Modelo2 se repitieron con los PCAs retenidos.

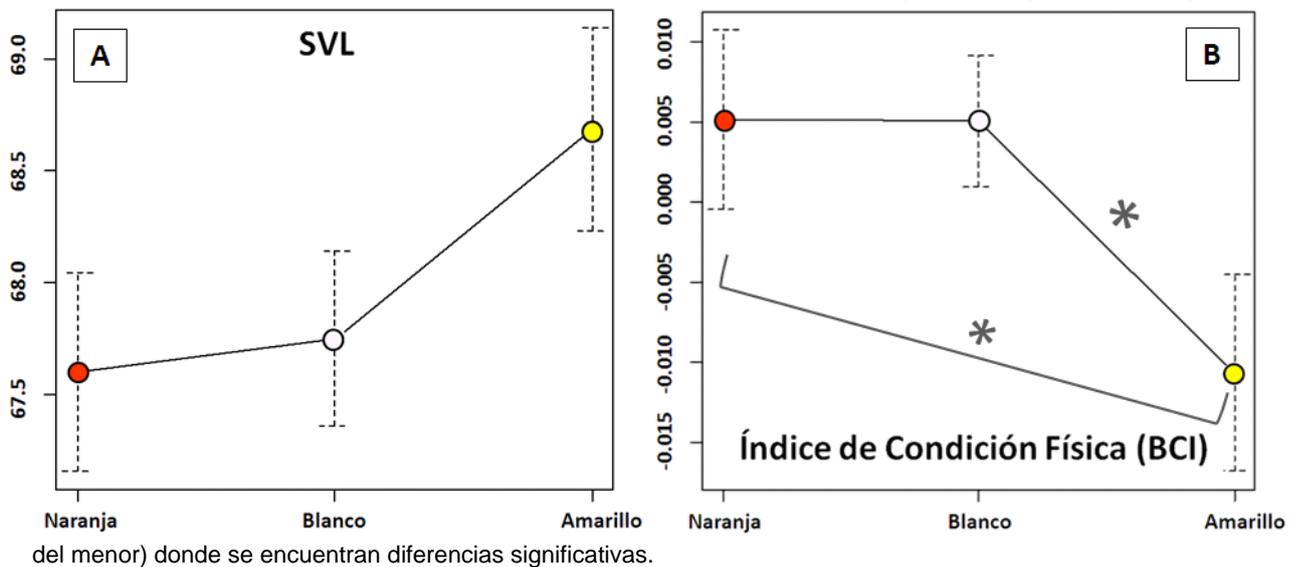
Resultados

Análisis exploratorio

No encontramos diferencias significativas entre morfos en el tamaño corporal (SVL SVL, $F_{2, 60} = 1.84$, $P = 0.168$), ni en la condición física (BCI, $F_{2, 60} = 2.858$, $P = 0.0658$), aunque para esta última variable el p-valor es más cercano a la significación debido a que los amarillos estaban en peor condición que los individuos de los otros dos morfos (**Fig. 8**). Respecto de las variables relativas a las manchas OVS-UV, no se

encontraron diferencias significativas entre morfos en ninguna de ellas (**Anexo 1**), pero el p-valor del brillo (OVS-Qt, $F=2.807$, $g.l.= 2$, $N = 59$, $P = 0.0691$) y de la superficie coloreada relativa (Blue/ OVS Surf., $g.l. = 2$, $N = 59$, $F = 2.406$, $P = 0.0995$) están ambos cercanos a la significación (**Fig. 9**). Esta última diferencia se debe a que los individuos de coloración ventral naranja presentan manchas OVS-UV relativamente más grandes que los amarillos, y éstos que los blancos.

Figura 8. A) Gráfico de las medias de SVL respecto de los tres morfos. No hay diferencias significativas. **B)** Gráfico de las medias de condición física (BCI) respecto de los tres morfos, no hay diferencias significativas, pero el p-valor es más cercano a la significación debido a que los individuos amarillos se encuentran en peor condición. Las barras de error indican el error estándar de la media. Los asteriscos indican comparaciones planeadas (respecto



De las componentes principales (PCAs) calculadas a partir de las cuatro variables relacionadas con las manchas UV, decidimos conservar las dos primeras que resumían un 73.5% de la variabilidad. La PCA1 estaba principalmente relacionada de forma positiva con OVS-C_{UV} y de forma negativa con OVS-Hue y OVS-Qt. La segunda componente estaba relacionada positivamente con la superficie coloreada media (Blue/OVS Surf.).

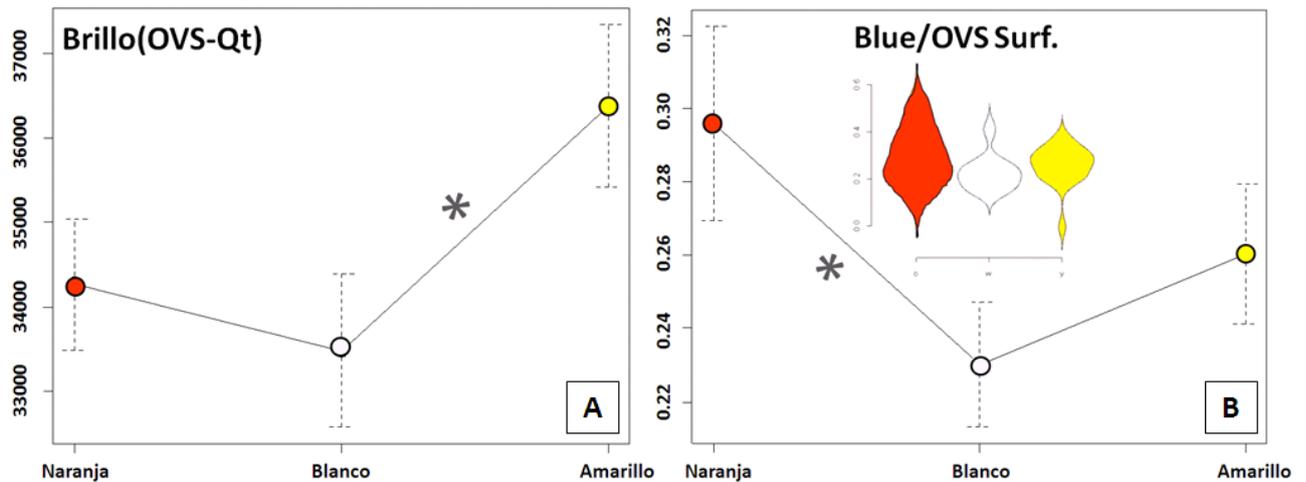


Figura 9. A) Gráfico de las medias del brillo (OVS-Qt) respecto de los tres morfos. No hay diferencias significativas en los test a priori. **B)** Gráfico de las medias de la superficie coloreada relativa respecto entre los morfos. No hay diferencias significativas a priori pero el diagrama de violines sugiere algunas diferencias. Las barras de error indican el error estándar de la media. Los asteriscos señalan comparaciones planeadas (respecto del morfo con menor valor) donde se encuentran diferencias significativas.

De los 99 combates planeados, en 76 se observó interacción agresiva entre los rivales (**Fig. 10**). Los machos de coloración ventral amarilla ganaron el 66% de los combates intermorfo ($N = 36$) en los que participaron, los machos blancos el 58% ($N = 39$) y los naranjas solo el 24% ($N = 37$). Si analizamos por tipo de combate, los amarillos y blancos se impusieron la mayor parte de las veces contra los naranjas (76%, $N = 17$ y 75%, $N = 20$, respectivamente), mientras los combates WY estaba más igualados, con una leve ventaja para los amarillos (58% de victorias Y, $N = 19$). La agresividad promedio individual está correlacionada con las estimas de habilidad competitiva calculadas con el modelo Bradley-Terry ($R = 0.59$, $t = 5.5145$, $g.l. = 56$, $p\text{-value} < 0.0001$).

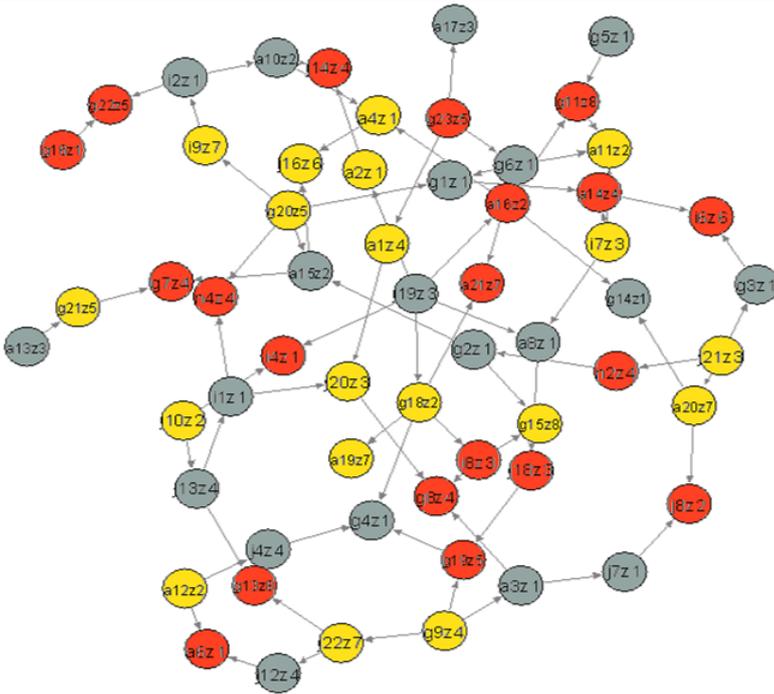


Figura 10: Red de los 76 enfrentamientos con ganador y perdedor claro. Cada círculo lleva el identificador de un macho y el color corresponde a la coloración ventral (rojo=o, amarillo=y, gris=w). Las flechas unen a los dos contendientes de una pelea y apuntan hacia el ganador. Los 99 combates planeados (76 con ganador claro y 23 empates) conforman una red muy entrelazada adecuada para analizarse con el modelo Bradley-Terry.

Predictores de la habilidad competitiva

En el proceso de selección manual del mejor modelo todas las variables de color relacionadas con la manchas UV y el SVL quedaron descartadas, dejando únicamente el morfo como el factor que mejor explica la variabilidad hallada en la habilidad de lucha individual (F.Ab ~ Morph, $t = 3.337$, $g.l. = 2$, $N = 60$, $P = 0.0428$) (**Anexo 2**). La diferencia hallada responde a la menor habilidad de los individuos de coloración ventral naranja respecto a la de individuos de vientre blanco o amarillo en comparaciones planeadas (**Figura 11**). Si repetimos el análisis utilizando las componentes principales calculadas, obtenemos el mismo resultado (**Anexo 2**). Al haber encontrado diferencias significativas relacionadas con el morfo naranja (Orange: $\bar{X} \pm SEM = 0.019 \pm 0.003$, White: $\bar{X} \pm SEM = 0.030 \pm 0.003$, Yellow: $\bar{X} \pm SEM = 0.031 \pm 0.004$), separamos la muestra en tres submuestras por morfo y reanalizamos para ver si dentro de cada morfo existía relación entre manchas UV y habilidad competitiva. Solo se encontró una diferencia: en los individuos de morfo blanco, SVL tiene relación significativa con F.Ab. ($t = -2.633$, $g.l. = 2$, $N = 20$, $P = 0.0169$). También repetimos el análisis eliminando todos los combates donde hubiese participado un individuo naranja y recalculando las habilidades competitivas. En este segundo análisis (67 peleas, 39 individuos) tampoco se encontró ninguna variable de las manchas UV que tuviese relación con la habilidad de lucha.

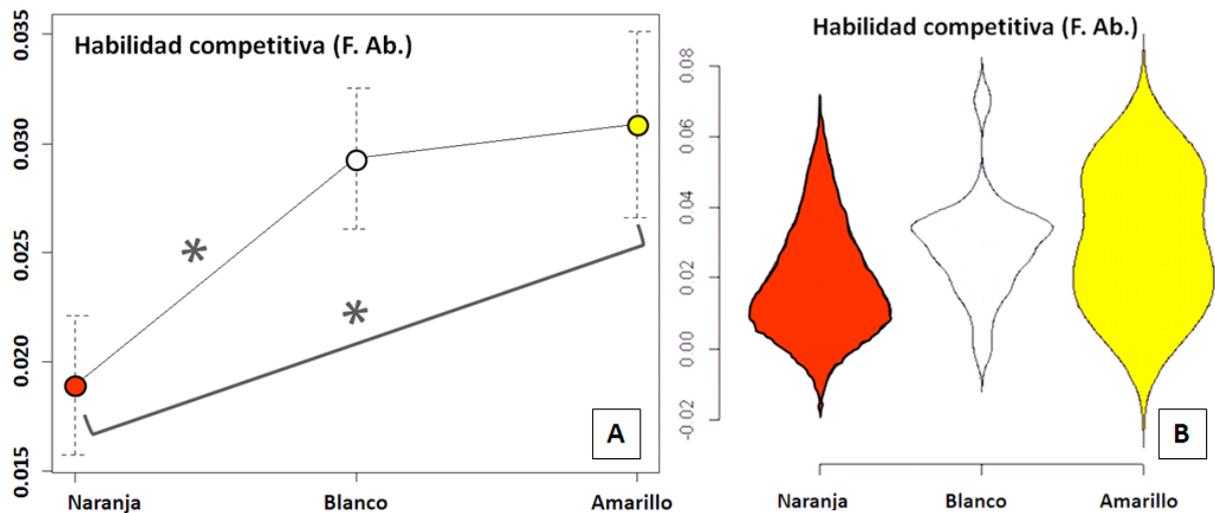


Figura 11: A) Gráfico de las medias de la habilidad competitiva individual (F.Ab.) respecto de los tres morfos (las barras de error indican el error estándar de la media). Encontramos diferencia significativa entre los tres morfos debido a la menor habilidad de lucha de los individuos de coloración ventral naranja. Los asteriscos indican comparaciones planeadas significativas. **B)** Diagrama de violines donde puede verse las diferencias entre morfos en la densidad de individuos a lo largo del rango de habilidades de lucha calculados en toda la muestra. La mayor parte de los naranjas se acumula en valores muy bajos.

Predictores del índice de agresividad del ganador (logAS_W)

En el GLM-M calculado para encontrar un ajuste entre la agresividad mostrada por el ganador y las características de las manchas de color del rival, ninguna de las variables de color presentó coeficientes significativos (ni tampoco el tamaño corporal). El mejor predictor de la agresividad del ganador resultó ser la agresividad del perdedor ($t = 5.6$, $g.l. = 5$, $N = 76$, $P < 0.0001$) (**Anexo 2**). Tampoco encontramos relación entre el logAS_W y las características del propio ganador (**Anexo 2**). Ambos modelos se repitieron utilizando los PCAs con idéntico resultado negativo. No existe tampoco diferencia significativa en la agresividad empleada por el ganador según la pareja de morfos enfrentada (i.e. *Orange x Orange* = oo, *Yellow x Orange* = yo, etc.) ($F = 0.268$, $g.l. = 5$, $N = 76$, $P = 0.929$). El gráfico de medias parece sugerir que, si bien no existen diferencias en las medias, podrían existir en la variabilidad entre los distintos tipos de combate (**Fig. 12**). La hipótesis no resiste un test de Bartlett (Bartlett's $K^2 = 2.969$, $g.l. = 5$, $N = 76$, $P = 0.705$) pero puede deberse al muy dispar tamaño muestral entre peleas intramorfo e intermorfo (oo = 6, ww = 7, yy = 7, wy = 19, wo = 20, yo = 17).

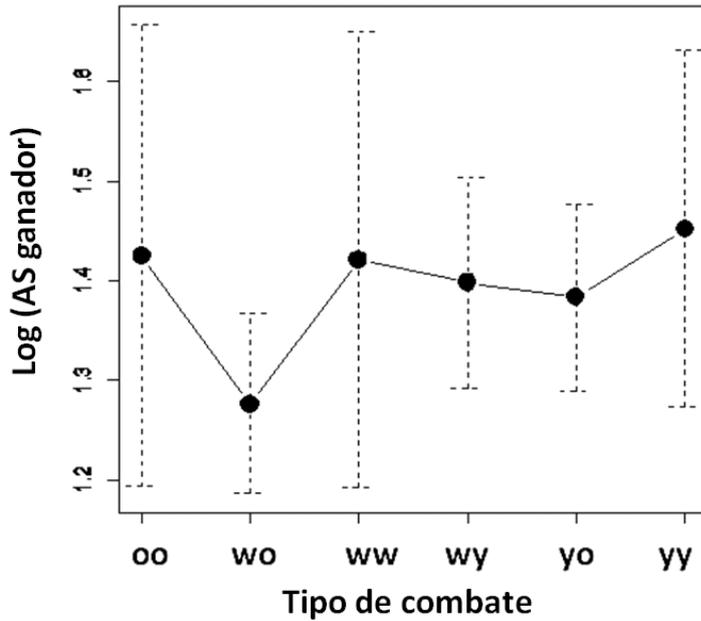
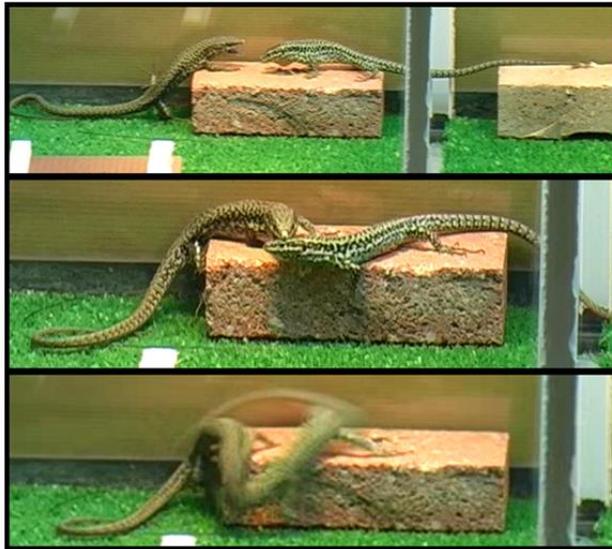


Figura 12: Gráfica de las medias del logaritmo del índice de agresividad del ganador respecto de las diferentes combinaciones de morfos enfrentadas. Las barras de error indican el error estándar de la media. Se aprecian diferencias gráficas en variabilidad, pero el test de Bartlett no apoya estas diferencias probablemente debido a los diferentes tamaños muestrales para combates intramorfo e intermorfo.

Discusión

En contra de nuestras predicciones, no hemos encontrado ninguna relación entre la habilidad de lucha y las variables cromáticas del OVS-UV, pero en cambio hemos encontrado un sesgo morfo-específico asociado al polimorfismo en la coloración ventral de los machos de *Podarcis muralis*. Según nuestros resultados los individuos de coloración ventral naranja son competitivamente inferiores a los de los otros dos morfos. Estos resultados son inesperados porque hasta ahora la evidencia disponible apuntaba a que en *P. muralis* la coloración ventral, pese a relacionarse con algunas características fisiológicas (Sacchi *et al.* 2007), reproductivas (Galeotti *et al.* 2013) y de orientación espacial (Scali *et al.* 2013), no desempeñaba ningún papel señalizador en las peleas de machos (Sacchi *et al.* 2009).

Los resultados de experimentos realizados en cautividad deben tomarse con precaución: es de vital importancia un diseño experimental que repercuta en un comportamiento “normal” de los animales en las condiciones del laboratorio. Periodos de adaptación al laboratorio largos ayudan a que los ejemplares perciban su entorno si no como algo natural, sí familiar. Al realizar experimentos en los que tratamos de medir la competitividad, debemos asegurarnos de que los mismos comportamientos de dominancia, territorialidad y agresividad que los animales muestran en libertad se reproducen en cautividad al final del periodo de aclimatación, y en los experimentos de combates programados (Fig. 13).



Manchas UV en las escamas ventrales externas (OVS-UV)

Los resultados obtenidos descartan un papel directo de las manchas UV en las escamas ventrales externas (OVS) sobre el resultado de las peleas de machos de *Podarcis muralis*, al menos en las condiciones de laboratorio ensayadas y con una muestra formada por exclusivamente

por animales relativamente grandes y de tamaño uniforme. Tampoco encontramos apoyo a la idea de un coste social de las señales sugerida en **Pérez i de Lanuza et al. (2014a)**, ya que la agresividad del

ganador no se relaciona con características cromáticas del perdedor. Esto puede deberse a que la variabilidad muestral en cada una de las características del OVS-UV es solo una pequeña fracción de la presente en el conjunto de la población. De hecho, el rango que representa nuestra muestra comprende solo un 60% del rango de **Pérez i de Lanuza et al. (2014a)** para color y pureza, y un 44% para brillo. Respecto del coste social, conviene recordar que el diseño experimental se optimizó evitando capturar a los animales de tamaño menor al umbral marcado por la interacción entre BF y OVSHue (65 mm). Por debajo de este umbral, los animales de mayor calidad muestran coloraciones desplazadas hacia el azul, mientras que por encima del umbral los animales más competitivos muestran coloraciones desplazadas hacia el UV. Gracias al sesgo de captura nos aseguramos de utilizar animales adultos (con experiencia en competencia intrasexual) y en los que la relación entre BF y OVSHue va en la misma dirección. Sacrificamos así opciones de detectar evidencias del coste social por un diseño experimental más adecuado para encontrar una relación entre el OVS-UV y el resultado del combate. Un interesante trabajo futuro centrado en el coste social sería repetir el experimento incluyendo animales por debajo del umbral, y enfrentando cada contendiente a individuos de su propia clase de edad y de la otra. Este diseño incorporaría mucha más variabilidad en las manchas OVS-UV al experimento y nos permitiría examinar la relación entre el OVS-UV del perdedor y la

Figura 13. Secuencia de fotogramas de uno de los combates realizados en el laboratorio. Los animales se comportaron con normalidad durante los combates, mostrando los comportamientos agonísticos de señalización visual y de agresión física típicos de la especie.

agresividad del ganador (y por tanto la existencia o no de un coste social del OVS-UV), controlando el efecto de la clase de edad.

Los resultados negativos de este estudio respecto del OVS-UV no bastan para descartar su función en un contexto comunicativo, ya que este tipo de manchas mantiene una relación compleja con indicadores de la calidad individual en *P. muralis* (fuerza de mordida y condición física, **Pérez i de Lanuza et al. 2014a**) y presenta propiedades cromáticas ajustadas al sistema visual de la especie que favorecen su detección tanto en esta especie (**Pérez i de Lanuza 2012**) como en otras especies del género *Podarcis* (**Marshall & Stevens 2014**). Además, experimentos recientes en los que se manipuló la reflectancia de las OVS-UV han confirmado que éstas guardan relación con el éxito reproductivo de los machos en semilibertad (**en prensa**).

Teniendo en cuenta la mayor conspicuidad de las manchas OVS-UV en machos respecto a las de las hembras (**Marshall & Stevens 2014; Pérez i de Lanuza 2012**), así como la asociación hallada en lacértidos entre dimorfismo sexual y dicromatismo sexual (**Pérez i de Lanuza et al. 2013b**), es posible que las manchas UV actúen en contextos relacionados con la selección intrasexual, pero que el diseño experimental no nos haya permitido apreciarlo. El funcionamiento de la señal en la naturaleza podría consistir en que el macho portador de unas manchas grandes y/o con unas propiedades cromáticas particulares (e.g. de un color ultravioleta muy puro) puede ser visto desde una mayor distancia, amedrentando a posibles usurpadores y ayudándole a defender su territorio. En la naturaleza, los avistamientos entre machos rivales suelen derivar en persecuciones, muchas veces de varios metros, pero en las que raramente hay un contacto físico prolongado. En un escenario como el que se fuerza en condiciones experimentales, en el que los machos se encuentran confinados en la arena de combate en un espacio mucho más reducido del que no pueden escapar, podríamos no estar observando el efecto de estas manchas sobre el resultado del combate porque la situación de partida ya ha superado la ventana de acción de la señal.

Con la información recabada hasta ahora acerca de las manchas OVS-UV, parece que éstas también pueden estar actuando como indicadores de calidad en el contexto de de la selección intersexual. Las manchas UV analizadas podrían funcionar como señales sexuales secundarias dirigidas a las hembras, aunque hay que tomar

esta idea con precaución ya que no existe consenso en la literatura acerca de la existencia de elección de pareja por parte de las hembras en lagartos. Existen numerosas referencias rechazando esta hipótesis (**Lailvaux & Irschick 2006; Hamilton & Sullivan 2005; Lebas & Marshall 2001**). **Martín & López (2006)** encontraron que los machos de *Podarcis hispanica* (*sensu lato*) eran capaces de discriminar las diferencias en las marcas químicas dejadas por machos procedentes de altitudes distintas, mientras que las hembras eran incapaces. Las hembras de *P. guadarramae lusitanica* y *P. bocagei* ni siquiera muestran preferencia por las marcas químicas dejadas por machos de su especie respecto de manchas heteroespecíficas, mientras que los machos sí que son capaces de discriminarlas (**Barbosa et al. 2006**). Por otra parte, no faltan estudios donde se han encontrado distintas formas de preferencia por parte de las hembras (**Olsson et al., 2011; Olsson & Shine, 1998**). En *Podarcis hispanica* (*sensu lato*) las hembras prefieren descansar sobre ladrillos utilizados por machos con unas particulares señales químicas (**López & Martín 2005**). Las hembras de *Lacerta viridis* prefieren machos en los que se ha incrementado artificialmente la reflectancia UV de sus cabezas (**Bajer et al. 2010**). En *Podarcis melisellensis* las hembras, sin embargo, prefieren las marcas químicas de los machos de mayor tamaño corporal y que presentan una mejor condición física, pero con menor fuerza de mordida (**Huyghe et al. 2012**). Comprobar experimentalmente la relación entre las manchas UV de machos de *P. muralis* y la preferencia por parte de las hembras constituye por tanto uno de los siguientes pasos en el estudio de las posibles funciones de estas manchas.

Coloración ventral polimórfica

La menor habilidad de lucha asociada a los individuos de coloración ventral naranja encontrada en este estudio contradice los resultados de un trabajo anterior realizado con poblaciones policromáticas de *Podarcis muralis* italianas (**Sacchi et al. 2009**). En ese estudio se realizaron combates programados en el laboratorio para comprobar la importancia del tamaño, residencia y morfo sobre el resultado del combate. Atendiendo a la evidencia disponible, el diseño no era el más adecuado para abordar la cuestión planteada: incorporaba demasiados factores decisivos para el resultado del combate que podrían haber encubierto la importancia del morfo (efecto residente-intruso: **Ligon & McGraw 2013; McEvoy et al. 2013; Carazo et al. 2008; Stapley & Whiting 2006; Healey et al. 2005; Olsson & Shine 2000; Whiting 1999,**

diferencias de tamaño muy pronunciadas:; **Sacchi et al. 2009; Whiting et al. 2006; Jenssen et al. 2005; Lailvaux et al. 2004**). Cada macho se enfrentaba en seis días consecutivos primero como intruso y después como residente a un individuo de cada morfo. Con este diseño, los autores concluyeron, al contrario que en nuestro estudio, que no existen diferencias en la habilidad competitiva asociadas a la coloración ventral de los contendientes.

Probablemente esta diferencia en los resultados se deba a que en nuestro diseño el factor residente/intruso ha sido anulado (**Fig. 14**). Existen precedentes en la literatura donde la homogeneización de las condiciones de residencia en el diseño experimental ha permitido que afloraran efectos previamente ocultos por la importancia del factor residente. **Olsson (1993)** realizó peleas entre machos de *Lacerta agilis* en las que uno de los contendientes acababa de copular con una hembra (presente durante el encuentro) y el otro era un macho recién llegado. El macho emparejado ganó en todas las ocasiones. Sin embargo, cuando ambos rivales llegaban al enfrentamiento en las mismas condiciones de residencia, la evaluación del rival cobró mayor protagonismo (**Olsson & Shine 2000; Olsson 1994a**). Las peleas tenían lugar en un terrario dividido por una divisoria opaca en el que cada mitad replicaba su terrario usual del laboratorio. De esta forma la situación respecto a su identidad como residente o intruso se igualó. En combates programados de esta forma, los machos de *L. agilis* con manchas de color de mayor tamaño tendían a mostrar un comportamiento más agresivo y a ganar un mayor número de peleas, y la duración del combate mantenía una relación negativa con la asimetría de tamaño en la señal entre ambos rivales (**Olsson 1994b**). También en iguánidos la ausencia de efecto residente/intruso afecta al desenlace del combate: los machos de *Anolis carolinensis* de tamaño reducido (probables perdedores) muestran mayor iniciativa y agresión cuando ninguno de los dos contendientes actúa como residente (**Jenssen et al. 2005**).

Además, en su estudio con *P. muralis*, **Sacchi et al. (2009)** midieron la agresividad de varios machos durante interacciones agonísticas con un índice de agresividad (AS: *Aggressive Score*), y cuantificaron la diferencia entre la agresividad mostrada por ganador y perdedor en cada combate (CS: *Contest Score*), no encontrando diferencias en ninguna de las dos variables respecto del morfo. Este análisis se centra en la agresividad de los contendientes, no en el resultado del

combate. Los resultados obtenidos en este estudio permiten concluir que no hay un morfo más agresivo que otro, y que la agresividad del ganador no aumentó hacia determinados morfos, pero es insuficiente para analizar la función de la coloración ventral sobre el resultado del combate.

Existen otros dos trabajos que describen diferencias de habilidad de lucha asociadas al polimorfismo y en ambos el diseño anula el efecto de residencia. En la especie bimórfica *Ctenophorus pictus* (Agamidae) los individuos con la cabeza rojiza ganan la mayor parte de los combates contra los individuos amarillos (**Healey et al. 2007**). En las poblaciones trimórficas de *P. melisellensis* son los individuos naranjas los que tienden a vencer en más ocasiones que los de coloración ventral amarilla o blanca (**Huyghe et al. 2012**). Ambos estudios refuerzan la idea de que los colores rojizos (i.e. que presentan una reflectancia más segura hacia longitudes de onda larga) caracterizan a los ganadores en enfrentamientos físicos (**Healey et al. 2007, Hill & Barton 2005**). Sin embargo, nuestros resultados describen el fenómeno contrario: son los machos naranjas los que muestran menor habilidad competitiva que sus rivales de los otros dos morfos. Esta diferencia sugiere que debemos tomar con cautela las explicaciones simplistas y generalistas (i.e. “colores rojizos indican dominancia”) e incorporar nuevos datos de otras poblaciones y especies para detectar si existe una tendencia general.



Figura 14. Repaso de los tres trabajos que han buscado diferencias en habilidad competitiva asociadas al polimorfismo en coloración ventral en el género *Podarcis*. La ausencia de efecto residente favorece la detección

de diferencias entre los morfos, en ambos casos relacionadas con los individuos naranjas, pero en un sentido contrario en este estudio y el de **Huyghe et al. (2012)**. La discordancia puede deberse a tratarse de dos especies distintas o al distinto uso que los animales hacen de los colores a su disposición.

Hasta ahora, el polimorfismo en *P. muralis* se ha relacionado con diferencias inmunológicas (**Sacchi et al. 2007**), de fertilidad (**Galeotti et al. 2013**) y de orientación espacial (**Scali et al. 2013**). El trabajo de **Pérez i de Lanuza et al. (2013a)** en el que se demuestra la prevalencia de parejas homomórficas, constituye una base firme para asegurar la participación del morfo en la elección (directa o indirecta) de pareja. Uno de los mecanismos (relacionado con el apareamiento asociativo/concordante) por los que el policromatismo podría perpetuarse es la asociación de cada uno de los distintos morfos con combinaciones específicas de caracteres adaptativos. Estos síndromes fenotípicos podrían corresponder a distintos picos en el paisaje adaptativo de la especie, y el apareamiento asociativo podría verse favorecido como estrategia para evitar el coste de criar híbridos con combinaciones de genes de una eficacia menor. De esta forma, los individuos pueden ver incrementado su éxito reproductivo al señalar mediante la coloración ventral ser portadores de una determinada combinación de genes especialmente adaptativos cuando se dan juntos. La presencia de esta señal resulta beneficiosa para ambos sexos, al permitirles reconocerse entre ellos (efecto barba verde, **Gardner & West 2010; Dawkins 1976**) y ahorrarse parte de los costes derivados de la búsqueda de pareja. Además, el apareamiento concordante preferencial debería relajar la competencia entre individuos de morfos distintos e incrementarla entre los del mismo morfo. Si este es el caso, los machos deberían adoptar una distribución espacial en mosaico según el morfo, puesto que los vecinos heteromórficos no son competidores tan importantes por las hembras como otros machos homomórficos. Si además el acoso por parte de los machos constituye una presión selectiva mayor que los posibles beneficios de la poliginia, esta distribución en mosaico también les beneficia a ellas.

Aunque este mecanismo ofrece una explicación para el mantenimiento del polimorfismo en la especie, si el flujo génico entre los morfos se reduce pueden darse procesos de especiación incipientes (**Gray & McKinnon 2007**). La fracción de apareamientos heteromórficos en *P. muralis* (38.5%) no es despreciable, por lo que es improbable que este sea el único mecanismo responsable de la existencia de coloraciones ventrales alternativas (i.e. sesgo en la depredación del “morfo raro”). Pero entonces ¿qué presiones evolutivas favorecen la interacción heteromórfica?

Posiblemente, el emparejamiento asociativo/concordante sea una estrategia con costes y beneficios para ambos sexos que no siempre convenga adoptar (*condition dependent*). Los síndromes fenotípicos asociados a cada morfo podrían relacionarse con distintas estrategias de comportamiento (adaptativos pero incompatibles) para la interacción con otros morfos. En la interacción intersexual, el incremento en la fecundidad asociado a algunos de los emparejamientos de distinta coloración ventral (**Galeotti et al. 2013**) puede estar detrás de esta tasa elevada de parejas heteromórficas, sugiriendo que las coloraciones ventrales alternativas cumplen una función compleja en la formación de la pareja. En el caso de la interacción intrasexual, este estudio aporta evidencias de que, además de su función en la formación de la pareja y su probable función como amplificador del OVS-UV, el polimorfismo participa de forma directa en los combates entre machos. Al detectar menor habilidad de lucha en los machos naranjas, podemos haber encontrado un atisbo del síndrome fenotípico asociado a este morfo. Este sesgo podría explicarse por un menor interés en la obtención y defensa de un territorio por parte de los machos naranjas, entre muchos otros motivos. Este hallazgo abre la puerta a la posibilidad de encontrar diferencias comportamentales morfo-específicas sometidas a selección dependiente de frecuencia en machos que contribuyan a perpetuar el polimorfismo.

Conclusiones

En este estudio hemos comprobado experimentalmente la posible relación de dos manchas de color presentes en *Podarcis muralis* (mancha OVS-UV, coloración ventral) sobre el resultado de conflictos entre machos. No hemos encontrado ninguna propiedad cromática de las OVS-UV (propias o del rival) que podamos relacionar ni con la habilidad competitiva, ni con la agresividad del ganador. Por el contrario, la coloración ventral sí parece desempeñar un papel: los machos con el vientre anaranjado presentan habilidad competitiva significativamente menor que los ejemplares pertenecientes a los otros dos morfos. Aunque en este trabajo hemos analizado la variabilidad natural en las manchas estudiadas, la manipulación de las propiedades cromáticas ofrece un marco experimental inexplorado interesante para trabajos futuros, y de gran utilidad para detectar la participación de las señales visuales en distintos contextos.

Respecto de la mancha OVS-UV, existen evidencias en la literatura (**Marshall & Stevens 2014; Pérez i de Lanuza et al. 2014a; Pérez i de Lanuza et al. 2013b**) como para no descartar su función como señal cromática indicadora de la calidad individual. Debido al diseño de la arena de combate, es posible que el punto de partida de los enfrentamientos superase la ventana de acción de la señal visual OVS-UV, o que la señal actúe en otros contextos (i.e. elección de pareja) pero no en el contexto de las peleas entre machos.

Los resultados positivos asociados a la coloración ventral son inesperados e interesantes, y sugieren que este carácter cromático podría tener una función comunicativa en el contexto agonístico, pero deben contextualizarse con las condiciones artificiales donde se han obtenido. Apuntamos a la ausencia de efecto residente-intruso en los experimentos como responsable de una mayor importancia de la evaluación del rival durante los combates, lo que permitió el afloramiento de un sesgo morfo-específico en la habilidad competitiva ignorado en un estudio anterior (**Sacchi et al. 2009**). Este sesgo se da pese a la ausencia de diferencias significativas en rasgos directamente relacionados con la agresión física (BF, BCI), en los animales ensayados. La derrota mayoritaria de los machos naranjas en experimentos de enfrentamientos sin residente e intruso puede responder a un menor interés de estos en la obtención y defensa de un territorio, entre otros motivos.

En cualquier caso, los resultados obtenidos en este estudio deben incorporarse al conocimiento existente sobre teoría de conflictos, señalización visual agonística y comunicación en *Podarcis muralis* para tratar de obtener una explicación integrativa del polimorfismo y la coloración UV en esta especie.

Agradecimientos

A la Fundación Mutua Madrileña por financiar esta investigación y permitirme abrirme camino en la investigación en tiempos de crisis. A mis tutores en las Universidades de Oporto y Valencia, por hacerme sentir uno más en el laboratorio desde el primer momento y en particular: a Guillem por su incomprensible apuesta por mí y saber entender mi sed de ciencia campestre, a Pau por ayudarme a pensar el experimento y guiarme en la oscura selva de la estadística en R, y a Enrique por salvar el trabajo con su sentido común y sus originales ideas. A Mamen por los ratos de silencio en el laboratorio y por preocuparse de mi interacción con otros homeotermos. A Norma y Alejandro, que trasnocharon conmigo en la Cerdanya capturando y midiendo 72 lagartos en 2 días. A la gente de Córdoba porque vaya Máster inolvidable. A mi familia, por permitir que me dedique a estas cosas disparatadas, y en

especial a mis tíos Jose Manuel y Julia por acogerme e insistir en que desayune. A Marco, Alex, Miguel y Pablo por creer en mí. Y a mi iguana, por ser un lagarto telépata.

Referencias

- Arnott, G., & Elwood, R. W. (2009). Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 77(5), 991-1004.
- Bajer, K., Molnár, O., Török, J., & Herczeg, G. (2010). Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. *Behavioral ecology and sociobiology*, 64(12), 2007-2014.
- Bajer, K., Molnár, O., Török, J., & Herczeg, G. (2011). Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biology letters*, rsbl20110520.
- Barbosa, D., Font, E., Desfilis, E., & Carretero, M. A. (2006). Chemically mediated species recognition in closely related *Podarcis* wall lizards. *Journal of chemical ecology*, 32(7), 1587-1598.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of Animal Communication*. San Diego: Sinauer.
- Bradley, R. A., & Terry, M. E. (1952). Rank analysis of incomplete block designs: I. The method of paired comparisons. *Biometrika*, 324-345.
- Bro-Jørgensen, J., & Dabelsteen, T. (2008). Knee-clicks and visual traits indicate fighting ability in eland antelopes: multiple messages and back-up signals. *BMC biology*, 6(1), 47.
- Carazo, P., & Font, E. (2014). 'Communication breakdown': the evolution of signal unreliability and deception. *Animal Behaviour*, 87, 17-22.
- Carazo, P., Font, E., & Desfilis, E. (2008). Beyond 'nasty neighbours' and 'dear enemies'? Individual recognition by scent marks in a lizard (*Podarcis hispanica*). *Animal Behaviour*, 76(6), 1953-1963.
- Corl, A., Davis, A. R., Kuchta, S. R., Comendant, T., & Sinervo, B. (2010). Alternative mating strategies and the evolution of sexual size dimorphism in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*: a populational-level comparative analysis. *Evolution*, 64(1), 79-96.
- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Endler, J. A. (1990). On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41: 315-352.
- Enquist, M., Hurd, P. L., & Ghirlanda, S. (2010). Signalling. In D. F. Westneat, & C. W. Fox (Eds.), *Evolutionary behavioural ecology* (pp. 266e284). Oxford: Oxford University Press.
- Evans, J. E., Cuthill, I. C., & Bennett, A. T. (2006). The effect of flicker from fluorescent lights on mate choice in captive birds. *Animal behaviour*, 72(2), 393-400.
- Firth, D. (2005). Bradley-Terry models in R. *Journal of Statistical software*, 12(1), 1-12.
- Fleishman, L. J., Loew, E. R. & Whiting, M. J. (2011). High sensitivity to short wavelengths in a lizard and implications for understanding the evolution of visual systems in lizards. *Proceeding of the Royal Society B*, 278: 2891-2899.

- Font, E., & Carazo, P. (2010). Animals in translation: why there is meaning (but probably no message) in animal communication. *Animal Behaviour*, 80(2), e1-e6.
- 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.
- Galeotti, P., Pellitteri-Rosa, D., Sacchi, R., Gentili, A., Pupin, F., Rubolini, D., & Fasola, M. (2010). Sex-, morph- and size-specific susceptibility to stress measured by haematological variables in captive common wall lizard *Podarcis muralis*. *Comparative Biochemistry and Physiology part A: Molecular & Integrative Physiology*, 157(4), 354-363.
- Galeotti, P., Sacchi, R., Pellitteri-Rosa, D., Bellati, A., Cocca, W., Gentili, A., Scali, S., & Fasola, M. (2013). Colour polymorphism and alternative breeding strategies: effects of parent's colour morph on fitness traits in the common wall lizard. *Evolutionary Biology*, 40(3), 385-394.
- Gardner, A., & West, S. A. (2010). Greenbeards. *Evolution*, 64(1), 25-38.
- Grafen, A. (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of theoretical biology*, 144(4), 517-546.
- Gray, S. M., & McKinnon, J. S. (2007). Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(2), 71-79.
- Guilford, T. (1995). Animal signals: all honesty and light?. *Trends in ecology & evolution*, 10(3), 100-101.
- Hamilton, P. S., & Sullivan, B. K. (2005). Female mate attraction in ornate tree lizards, (*Urosaurus ornatus*): a multivariate analysis. *Animal Behaviour*, 69(1), 219-224.
- Hamilton, D. G., Whiting, M. J., & Pryke, S. R. (2013). Fiery frills: carotenoid-based coloration predicts contest success in frillneck lizards. *Behavioral Ecology*, 24(5), 1138-1149.
- Healey, M., Uller, T., & Olsson, M. (2007). Seeing red: morph-specific contest success and survival rates in a colour-polymorphic agamid lizard. *Animal Behaviour*, 74(2), 337-341.
- Hill, R. A. & Barton, R. A. 2005. Red enhances human performance in contests. *Nature*, 435, 293.
- Hughes, M. (1996). Size assessment via a visual signal in snapping shrimp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(1), 51-57.
- Huyghe, K., Husak, J. F., Herrel, A., Tadić, Z., Moore, I. T., Van Damme, R., & Vanhooydonck, B. (2009). Relationships between hormones, physiological performance and immunocompetence in a color-polymorphic lizard species, *Podarcis melisellensis*. *Hormones and behavior*, 55(4), 488-494.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadić, Z., & Van Damme, R. (2007). Morphology, performance, behavior and ecology of three color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology*, 47(2), 211-220.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Herrel, A., Tadić, Z., & Van Damme, R. (2012). Female lizards ignore the sweet scent of success: Male characteristics implicated in female mate preference. *Zoology*, 115(4), 217-222.
- Huyghe, K., Van Oystaeyen, A., Pasmans, F., Tadić, Z., Vanhooydonck, B., & Van Damme, R. (2010). Seasonal changes in parasite load and a cellular immune response in a colour polymorphic lizard. *Oecologia*, 163(4), 867-874.

- IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- Jenssen, T. A., Decourcy, K. R., & Congdon, J. D. (2005). Assessment in contests of male lizards (*Anolis carolinensis*): how should smaller males respond when size matters? *Animal Behaviour*, 69(6), 1325-1336.
- Keyser, A. J., & Hill, G. E. (2000). Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology*, 11(2), 202-209.
- Kodric-Brown, A., & Johnson, S. C. (2002). Ultraviolet reflectance patterns of male guppies enhance their attractiveness to females. *Animal Behaviour*, 63(2), 391-396.
- Lailvaux, S. P., Herrel, A., VanHooydonck, B., Meyers, J. J., & Irschick, D. J. (2004). Performance capacity, fighting tactics and the evolution of life-stage male morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1556), 2501-2508.
- Lailvaux, S.P., Irschick, D.J., 2006. No evidence for female association with high-performance males in the green anole lizard, *Anolis carolinensis*. *Ethology* 112, 707–715.
- Lailvaux, S. P., Reaney, L. T., & Backwell, P. R. (2009). Dishonest signalling of fighting ability and multiple performance traits in the fiddler crab *Uca mjoebergi*. *Functional Ecology*, 23(2), 359-366.
- Lappin, A. K., Brandt, Y., Husak, J. F., Macedonia, J. M., & Kemp, D. J. (2006). Gaping displays reveal and amplify a mechanically based index of weapon performance. *The American Naturalist*, 168(1), 100-113.
- Lebas, N. R., & Marshall, N. J. (2001). No evidence of female choice for a condition-dependent trait in the agamid lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Behaviour*, 138(8), 965-980.
- Ligon, R. A., & McGraw, K. J. (2013). Chameleons communicate with complex colour changes during contests: different body regions convey different information. *Biology Letters*, 9(6), 20130892.
- López, P., & Martín, J. (2005). Female Iberian wall lizards prefer male scents that signal a better cell-mediated immune response. *Biology Letters*, 1(4), 404-406.
- Marshall, K. L., & Stevens, M. (2014). Wall lizards display conspicuous signals to conspecifics and reduce detection by avian predators. *Behavioral Ecology*, aru126.
- Martín, J., & López, P. (2006). Interpopulational differences in chemical composition and chemosensory recognition of femoral gland secretions of male lizards *Podarcis hispanica*: implications for sexual isolation in a species complex. *Chemoecology*, 16(1), 31-38.
- Martín, J., & López, P. (2009). Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiber's green lizards, *Lacerta schreiberi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(12), 1743-1755.
- McEvoy, J., While, G. M., Sinn, D. L., & Wapstra, E. (2013). The role of size and aggression in intrasexual male competition in a social lizard species, *Egernia whitii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(1), 79-90.
- Molina-Borja, M., Font, E. & Mesa Ávila, G. (2006). Sex and population variation in ultraviolet reflectance of colour patches in *Gallotia galloti* (Fam. Lacertidae) from Tenerife (Canary Islands). *Journal of Zoology*, 268: 193-206.

- Molnár, O., Bajer, K., Török, J., & Herczeg, G. (2012). Individual quality and nuptial throat colour in male European green lizards. *Journal of Zoology*, 287(4), 233-239.
- O'Connor, K. I., Metcalfe, N. B., & Taylor, A. C. (1999). Does darkening signal submission in territorial contests between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*?. *Animal Behaviour*, 58(6), 1269-1276.
- Olsson, M. (1993). Contest success and mate guarding in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour*, 46(2), 408-409.
- Olsson, M. (1994a). Rival recognition affects male contest behavior in sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35(4), 249-252.
- Olsson, M. (1994b). Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to lighting ability. *Animal Behaviour*, 48(3), 607-613.
- Olsson, M., Andersson, S., & Wapstra, E. (2011). UV-deprived coloration reduces success in mate acquisition in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *PLoS one*, 6(5), e19360.
- Olsson, M., & Shine, R. (1998). Chemosensory mate recognition may facilitate prolonged mate guarding by male snow skinks, *Niveoscincus microlepidotus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43(6), 359-363.
- Olsson, M., & Shine, R. (2000). Ownership influences the outcome of male-male contests in the scincid lizard, *Niveoscincus microlepidotus*. *Behavioral Ecology*, 11(6), 587-590.
- Osorio, D., & Vorobyev, M. (2008). A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision research*, 48(20), 2042-2051.
- Pellitteri-Rosa, D., Martín, J., López, P., Bellati, A., Sacchi, R., Fasola, M., & Galeotti, P. (2014). Chemical polymorphism in male femoral gland secretions matches polymorphic coloration in common wall lizards (*Podarcis muralis*). *Chemoecology*, 24(2), 67-78.
- Pérez i de Lanuza, G. (2012). *Visió en color i coloracions dels lacèrtids*. (Tesis doctoral). València: Universitat de València.
- Pérez i de Lanuza, G., Carazo, P., & Font, E. (2014a). Colours of quality: structural (but not pigment) coloration informs about male quality in a polychromatic lizard. *Animal Behaviour*, 90, 73-81.
- Pérez i de Lanuza, G., Carretero, M. A., & Font, E. (2014b, October). *Podarcis muralis do not behaviourally hide conspicuousness differences among alternative chromatic morphs*. Poster presented at the XIII Iberian Congress of Herpetology, Aveiro, Portugal.
- Pérez i de Lanuza, G. & Font, E. (2014). Now you see me, now you don't: iridescence increases the efficacy of lizard chromatic signals. *Naturwissenschaften*, 101: 831-837.
- Pérez i de Lanuza, G., Font, E., & Carazo, P. (2013a). Color-assortative mating in a color-polymorphic lacertid lizard. *Behavioral Ecology*, 24(1), 273-279.
- Pérez i de Lanuza, G., Font, E., & Monterde, J. L. (2013b). 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(8), 1826-1835.
- Pérez i de Lanuza, G., Luna, S., González, L., & Font, E. (2012, October). *Carotenoid content of conspicuous ventral colorations in a polychromatic lizard (Podarcis muralis)*. Paper presented at the XII Congreso Luso-Español de Herpetología XVI Congreso Español de Herpetología, Murcia, Spain.

- Prum, R. O. (2006). Anatomy, physics, and evolution of structural colors. In G. E. Hill & K. J. McGraw (Eds) *Bird coloration, volume 1: mechanisms and measurements* (pp. 295–353). Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Pryke, S. R., Lawes, M. J., & Andersson, S. (2001). Agonistic carotenoid signalling in male red-collared widowbirds: aggression related to the colour signal of both the territory owner and model intruder. *Animal Behaviour*, *62*(4), 695-704.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rémy, A., Grégoire, A., Perret, P., & Doutrelant, C. (2010). Mediating male–male interactions: the role of the UV blue crest coloration in blue tits. *Behavioral ecology and sociobiology*, *64*(11), 1839-1847.
- Runemark, A., Hansson, B., Pafilis, P., Valakos, E. D., & Svensson, E. I. (2010). Island biology and morphological divergence of the Skyros wall lizard *Podarcis gaigeae*: a combined role for local selection and genetic drift on color morph frequency divergence?. *BMC evolutionary biology*, *10*(1), 269.
- Sacchi, R., Pupin, F., Gentili, A., Rubolini, D., Scali, S., Fasola, M., & Galeotti, P. (2009). Male–male combats in a polymorphic lizard: residency and size, but not color, affect fighting rules and contest outcome. *Aggressive behavior*, *35*(3), 274-283.
- Sacchi, R., Rubolini, D., Gentili, A., Pupin, F., Razzetti, E., Scali, S., Galeotti, P. & Fasola, M. (2007). Morph-specific immunity in male *Podarcis muralis*. *Amphibia-Reptilia*, *28*(3), 408-412.
- Scali, S., Sacchi, R., Azzusi, M., Daverio, S., Oppedisano, T., & Mangiacotti, M. (2013). Homeward bound: factors affecting homing ability in a polymorphic lizard. *Journal of Zoology*, *289*(3), 196-203.
- Siefferman, L., & Hill, G. E. (2005). Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution*, *59*(8), 1819-1828.
- Sheldon, B. C., Andersson, S., Griffith, S. C., Örnborg, J., & Sendecka, J. (1999). Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, *402*(6764), 874-877.
- Sinervo, B., & Lively, C. M. (1996). The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, *380*(6571), 240-243.
- Smith, J. M., & Parker, G. A. (1976). The logic of asymmetric contests. *Animal behaviour*, *24*(1), 159-175.
- Stapley, J., & Whiting, M. J. (2006). Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biology Letters*, *2*(2), 169-172.
- Stuart-Fox, D. M., Firth, D., Moussalli, A., & Whiting, M. J. (2006). Multiple signals in chameleon contests: designing and analysing animal contests as a tournament. *Animal Behaviour*, *71*(6), 1263-1271.
- Stuart-Fox, D., Godinho, R., Irwin, N., Gouy de Bellocq, J., Brito, J. C., Moussalli, A., Hugall, A. F., & Baird, S. J. (2009). Can scent-mediated female mate preference explain an abrupt mtDNA cline in *Lacerta schreiberi*?. *Behaviour*, *146*(6), 831-841.
- Stuart-Fox, D., Moussalli, A., & Whiting, M. J. (2007). Natural selection on social signals: signal efficacy and the evolution of chameleon display coloration. *The American Naturalist*, *170*(6), 916-930.

- Sweeney, A., Jiggins, C., & Johnsen, S. (2003). Insect communication: polarized light as a butterfly mating signal. *Nature*, 423(6935), 31-32.
- Todd, P. A., Wang, W. Y., Huang, H., Belle, C. C., Lim, M. L., & Yeo, D. C. (2011). The function of colourful facial bands in mangrove crab (*Perisesarma*) communication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 407(1), 26-33.
- Turner, H., & Firth, D. (2010). Bradley-Terry models in R: the BradleyTerry2 package. *Biometrika*, 714(730), 498.
- Van Staaden, M. J., Searcy, W. A., & Hanlon, R. T. (2011). Signaling aggression. *Advances in genetics*, 75, 23-49.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. San Diego, U.S.A.: Academic Press.
- Whiting, M. J. (1999). When to be neighbourly: differential agonistic responses in the lizard *Platysaurus broadleyi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46(3), 210-214.
- Whiting, M. J., Nagy, K. A. & Bateman, P. W. (2003). Evolution and maintenance of social status signalling badges: experimental manipulations in lizards. In S. F. Fox, J. K. McCoy & T. A. Baird (Eds) *Lizard social behavior* (pp. 47–82). Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Whiting, M. J., Stuart-Fox, D. M., O'Connor, D., Firth, D., Bennett, N. C., & Blomberg, S. P. (2006). Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Animal Behaviour*, 72(2), 353-363.
- Wilcox, C. D., Dove, S. B., McDavid, W. D., & Greer D. B. (2002). UTHSCSA ImageTool Ver. 3.0, University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas.
- "www.lacerta.de" team (2014). <http://www.lacerta.de>. Consulted on april-november 2014.

Anexo 1: Diferencias en variables según morfo

<i>Variable</i>	<i>Morfo</i>	<i>Media</i>	<i>SEM</i>	<i>ANOVA</i>	<i>Comparaciones planeadas respecto del menor</i>	<i>P-valor</i>
SVL	O	67.70	0.44	$F_{2, 60} = 1.844$ $P = 0.168$	o = w o < y	0.8040 0.0807
	W	67.75	0.39			
	Y	68.68	0.45			
BCI	O	0.00513	0.00559	$F_{2, 60} = 2.858$ $P = 0.0658$	y < o y < w	0.0415* 0.0429 *
	W	0.00502	0.00411			
	Y	-0.01068	0.00616			
F. Ab.	O	0.0189	0.0032	$F_{2, 60} = 3.337$ $P = 0.0428^*$	o < w o < y	0.0421 * 0.0218 *
	W	0.0293	0.0032			
	Y	0.0309	0.0043			
OVS-Hue	O	367.1540	1.7338	$F_{2, 59} = 0.088$ $P = 0.916$	o = w o = y	0.900 0.682
	W	367.4420	1.6870			
	Y	368.1144	1.4158			
OVS-UCV	O	0.3618	0.0080	$F_{2, 59} = 1.349$ $P = 0.268$	y = o y = w	0.477 0.108
	W	0.3727	0.0092			
	Y	0.3533	0.0073			
OVS-Qt	O	34264.05	780.58	$F_{2, 59} = 2.807$ $P = 0.0691$	w = o w < y	0.525 0.025 *
	W	33478.88	907.86			
	Y	36386.44	964.97			
Blue/OVS Surf.	O	0.296	0.027	$F_{2, 59} = 2.406$ $P = 0.0995$	w < o w = y	0.0326 * 0.3257
	W	0.230	0.017			
	Y	0.260	0.019			

Valores medios de las distintas variables cromáticas y de calidad medidas en los 60 machos de la muestra (59 machos para las variables del OVS-UV). La intensidad del color verde en la columna "Morfo" indica la magnitud relativa de la media respecto de los otros morfos (mayor intensidad, mayor media). Adicionalmente, se indica el P-valor de un análisis de varianza (ANOVA) para cada variable con el morfo como factor (*a priori*), y los p-valores de dos comparaciones planeadas respecto del menor (*a posteriori*).

Anexo 2: Modelos calculados

Modelo	<i>F.Ab ~ Morfo + SVL + OVS-Hue*SVL + OVS-C_{UV}*SVL + OVS-Qt*SVL + Blue/OVS Surf.*SVL</i>						
Modelo	<i>F.Ab ~ Morph + SVL + PC1*SVL + PC2*SVL + PC3*SVL</i>						
Resultados	M. final	ANOVA	Factor	Coef.	SEM	P-val	Rango
	<i>F.Ab ~ Morph</i>	$t_{2,60} = 3.337$ $P = 0.0428^*$	Morph(o) Morph(w) Morph(y)	0.0189 0.0293 0.0309	0.0035 0.0035 0.0036	$\alpha < w = 0.0421^*$ $\alpha < y = 0.0218^*$	(0; 0.07036)
Modelo	<i>logAS.W ~ logAS.L + SVL.W*SVL.L + OVS-Hue.L + OVS-C_{UV}.L + OVS-Qt.L + Blue/OVS Surf.L + (1 W) + (1 L)</i>						
Modelo	<i>logAS.W ~ logAS.L + SVL.W*SVL.L + PC1.L + PC2.L + PC3.L + (1 W) + (1 L)</i>						
Resultados	M. final	ANOVA	Factor	Coef.	SEM	P-val	Rango
	<i>logAS.W ~ logAS.L</i>	$t_{2,60} = 5.6$ $P < 0.0001$	logAS.L	0.60720	0.10843	6.74e-07	(0.699; 2.538)
Modelo	<i>logAS.W ~ logAS.L + SVL.W*SVL.L + OVS-Hue.W + OVS-C_{UV}.W + OVS-Qt.W + Blue/OVS Surf.W + (1 W) + (1 L)</i>						
Modelo	<i>logAS.W ~ logAS.L + SVL.W*SVL.L + PC1.W + PC2.W + PC3.W + (1 W) + (1 L)</i>						
Resultados	M. final	ANOVA	Factor	Coef.	SEM	P-val	Rango
	<i>logAS.W ~ logAS.L</i>	$t_{2,60} = 5.6$ $P < 0.0001$	logAS.L	0.60720	0.10843	6.74e-07	(0.699; 2.538)

Modelos lineales generalizados realizados en este estudio. El morfo es el único factor relacionado significativamente con la habilidad competitiva (F.Ab.) calculada con el modelo Bradley-Terry. Las comparaciones planeadas revelan que la habilidad competitiva de los machos de vientre naranja es mucho menor que la de los de los individuos de vientre blanco ($P = 0.0421$) y amarillo ($P = 0.0218$). El índice de agresividad del perdedor (AS.L) es el único predictor significativo en los dos modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) calculados a partir de los índices de agresividad del ganador (76 peleas). No encontramos evidencias de un ajuste de la agresividad en el combate relacionado con ninguna de las variables de color.