

¿Es importante el color de los machos de lagarto de Achala (*Pristidactylus achalensis*) para la elección de pareja?

Leonel Jeremías Viladrich¹, María del Milagro Torres¹, Sergio Naretto^{1,2}

¹ Laboratorio de Biología del Comportamiento, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sarsfield 299, 5000, Córdoba, Argentina.

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA), Av. Vélez Sarsfield 299, 5000, Córdoba, Argentina.

Recibido: 17 Abril 2020

Revisado: 22 Mayo 2020

Aceptado: 07 Septiembre 2020

Editor Asociado: N. Ibarguengoytia

doi: 10.31017/CdH.2020.(2020-022)

RESUMEN

La elección de pareja es un aspecto importante de la selección sexual, promoviendo el desarrollo de caracteres sexuales secundarios en los individuos del sexo opuesto, conocidos como ornamentos. El color puede ser entendido como una señal visual ya que puede transmitir información sobre diferentes aspectos de los individuos, como la condición reproductiva. Aun así, para ser considerado importante como señal para la elección de pareja requiere presentar además variabilidad entre los individuos. El objetivo de este trabajo fue evaluar la función de la coloración en la comunicación intersexual del lagarto de Achala, *Pristidactylus achalensis*. Para ello, se examinó la variabilidad de la coloración de machos en dos regiones del cuerpo consideradas dicromáticas, el flanco y el dorso; bajo el sistema de visión de lagartos, y se evaluó la elección de la hembra por la coloración de los machos, utilizando modelos de látex de distintas coloraciones. Los resultados mostraron una gran variabilidad en la coloración de los machos. Además, ambas regiones podrían ser distinguibles por los conoespecíficos. Estos resultados están en concordancia con estudios que destacan a la región del flanco como importante para la comunicación entre conoespecíficos, mientras que el dorso tendría una mayor importancia en relaciones interespecíficas como la depredación. Respecto a la elección de pareja, no se observó un patrón claro de elección de las hembras por la coloración de los machos, destacando una amplia variabilidad en la elección. La coloración es un rasgo complejo, que varía entre sexos e individuos de *Pristidactylus achalensis* y que puede participar en numerosas funciones además de la elección de pareja.

Palabras claves: Caracteres Sexuales; Comunicación Intersexual; Elección Sexual; Variabilidad de Coloración.

Introducción

La elección de pareja es un aspecto importante de la selección sexual, promoviendo el desarrollo de caracteres sexuales secundarios en los individuos del sexo opuesto, conocidos como ornamentos (Anderson, 1994; Berglund *et al.*, 1996; Kokko *et al.*, 2003; Naretto *et al.*, 2014). La preferencia de la hembra por determinados ornamentos de los machos ha sido observada en numerosos taxones y en diversos caracteres fenotípicos (Tokarz, 1995; Basolo, 1996; Stuart-Fox y Ord, 2004; Bajer *et al.*, 2010; Calbacho-Rosa *et al.*, 2019). Al elegir una pareja, un individuo utiliza características físicas y/o comportamentales de las posibles parejas como predictores del desempeño del individuo o de sus recursos asociados (Halliday, 1983; Reynolds, 1990; Kokko *et al.*, 2003).

Así, el individuo podría obtener diferentes tipos de beneficios como un mayor potencial reproductivo, mejor calidad de territorio, mayor cuidado parental, protección contra depredadores o calidad genética que proporcione variabilidad a la descendencia, lo que aumentaría su aptitud (Halliday, 1983; Kokko *et al.*, 2003; Siefferman y Hill, 2003).

Uno de los rasgos en lagartos que puede influir en la elección de pareja es la coloración de los individuos. Esto se debe a que el color es capaz de transmitir información sobre aspectos de los individuos, participando en la comunicación intraespecífica (Stuart-Fox *et al.*, 2006; Bradbury y Vehrencamp, 2011; Halloy *et al.*, 2013). Además, la coloración participa en otros procesos ecológicos

y fisiológicos, como la termorregulación (Clusella-Trullas *et al.*, 2009) o la depredación (Stuart-Fox y Moussalli, 2008). Estos procesos pueden afectar directa o indirectamente la expresión de los caracteres sexuales, al establecer un compromiso entre reproducción y supervivencia. Por ejemplo, los costos y beneficios de la coloración pueden variar según el nivel de competencia o el riesgo de depredación. En poblaciones naturales de animales, la variación del color se encuentra ampliamente extendida (Sinervo y Lively, 1996; Paterson y Blouin-Demers, 2017), desde un polimorfismo discreto (incluso entre sexos) hasta una variación continua. Esta variabilidad plantea potencialidades para la elección de pareja, por ejemplo, machos con coloraciones más conspicuas podrían obtener ventajas de ser seleccionados como pareja y consecuentemente experimentar un mayor éxito reproductivo (Stuart-Fox y Ord, 2004; Bajer *et al.*, 2010; Lisboa *et al.*, 2017). La coloración también puede variar dentro de un mismo individuo. Distintas partes del cuerpo pueden estar sujetas a diferentes presiones selectivas (Abalos *et al.*, 2016). Por ejemplo, la coloración de regiones que principalmente se muestran a la vista de los conoespecíficos estarían sujetas a mayores intensidades de selección sexual que aquellas regiones que están a la vista de depredadores como la región dorsal (Stuart-Fox *et al.*, 2003; Stuart-Fox y Ord, 2004). Por lo tanto, la distribución de las señales cromáticas en diferentes regiones del cuerpo es un factor importante a contemplar en el estudio de elección de pareja (Stuart-Fox *et al.*, 2006).

La percepción de la coloración depende del sistema de visión de los organismos. Por lo tanto, los estudios de elección de pareja deben ser abordados desde una perspectiva que tenga en cuenta la manera en que las especies perciben el color (Scholtyšek y Kelber, 2017; Maia *et al.*, 2019). Se ha observado en algunas especies de lagartos que poseen fotorreceptores sensibles al rango ultravioleta (UV) del espectro electromagnético (Fleishman *et al.*, 1993; Pérez i de Lanuza *et al.*, 2018); y siendo el sistema de visión filogenéticamente conservado entre lagartos diurnos (Fleishman *et al.*, 2011) se puede predecir que los lagartos pueden utilizar la coloración UV como señal. Por ejemplo, machos de *Lacerta agilis* presentan una coloración oscura, con parches verde brillante y reflectancia ultravioleta (UV) en áreas del vientre y flanco. Olsson *et al.* (2011) utilizando bloqueadores de UV durante la temporada de apareamiento sobre estas zonas, determinaron que aquellos machos sin

los bloqueadores obtuvieron más parejas que los que presentaban bloqueadores. Actualmente se han desarrollado novedosas herramientas para mejorar la interpretación de las diferencias o discriminación entre colores considerando el sistema de visión de las especies (Troscianko y Stevens, 2015; Maia *et al.*, 2019). Por lo tanto, no solo la coloración sino la ubicación de los colores y la percepción de los mismos son factores que podrían influir en la elección de pareja.

Pristidactylus achalensis (Gallardo, 1964) es un lagarto de interés según el marco teórico abordado, ya que se caracteriza por un marcado dicromatismo sexual principalmente en el área dorsal y el flanco (Naretto y Chiaraviglio, 2020). Los machos presentan una coloración verde intensa con flancos celestes, mientras que las hembras presentan tonalidades de color marrón claro con flancos blancuzcos (Fig. 1). Además, los machos presentan mayor intensidad de coloración durante el período que poseen disponibilidad de esperma (octubre a diciembre) (Naretto y Chiaraviglio, 2020; Blengini *et al.*, en prensa). La época reproductiva de esta especie es un período relativamente acotado en los cuales la intensidad de competencia por apareamientos es alta (Naretto y Chiaraviglio, 2020). Considerando estas características de coloración en los machos, la hipótesis de nuestro trabajo postula que la variabilidad en la coloración de los machos de *Pristidactylus achalensis* promueve la elección de pareja por la hembra. Para ello, se examinó la variabilidad de la coloración de machos, considerando el sistema de visión de lagartos, y se evaluó la elección de la hembra por la coloración de los machos, utilizando modelos experimentales de látex de diferentes coloraciones.

Materiales y métodos

Especie y área de estudio

El lagarto de Achala (*Pristidactylus achalensis*) es un lagarto diurno, que habita en roquedales aislados por encima de los 1800 msnm y hasta el punto más alto (3000 msnm), en las Sierras Grandes de Córdoba (Etheridge y Williams, 1985; Minoli y Avila, 2017), siendo endémico de esta región. Los individuos son territoriales y manifiestan comportamientos agresivos (Torres *et al.*, 2019; Naretto y Chiaraviglio, 2020). Relacionado a esto se ha observado cambio de coloración hacia coloraciones más oscuras frente a encuentros agonísticos (S. Naretto, datos no publicados). Esto fue tenido en cuenta a la hora de

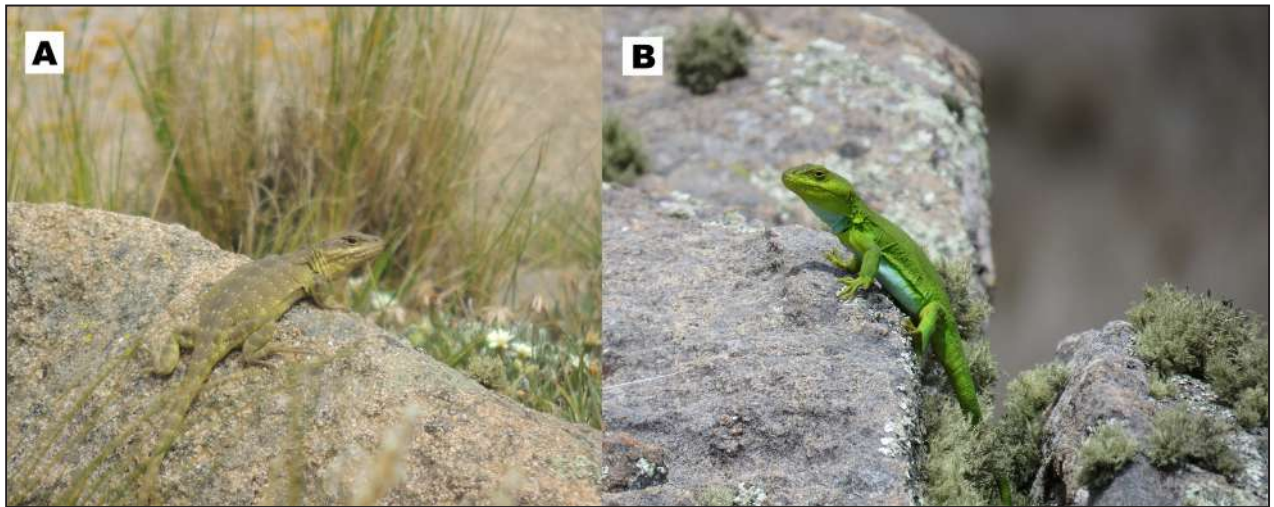


Figura 1. Ejemplares del lagarto de Achala *Pristidactylus achalensis*. A. Hembra de *P. achalensis*. B. Macho de *P. achalensis*.

plantear el rango de coloración con el que se pintaron los modelos utilizados. Los lagartos tienen actividad estacional, están activos durante los meses cálidos y húmedos (octubre-abril) e hibernan durante la época fría y seca (mayo- septiembre).

Se capturaron con lazo individuos adultos (25 machos de tamaños mayores a 92.5 mm LHC y 17 hembras de tamaños mayores a 90 mm LHC, el sexo es reconocido por su coloración) de poblaciones de los alrededores del paraje La Posta (31°36' S, 64°52' O) en Pampa de Achala, provincia de Córdoba, durante cinco semanas (10 de octubre al 11 de noviembre) del año 2018, dentro del período donde los individuos se encuentran reproductivamente activos (Blengini *et al.*, *en prensa*). Una vez capturados, los individuos fueron colocados individualmente en bolsas de tela para su traslado al laboratorio de campo, en inmediaciones del sitio de captura (menos de 5 km) y fueron alojados en cajas plásticas individuales (30cm X 40cm X 40cm). Estos habitáculos contaban con piedras para refugio y agua *ad libitum* y se alimentaron a los lagartos con larvas de tenebrio (*Tenebrio* sp.) y flores de *Taraxacum officinale* (L. Weber, 1780). Los ejemplares se mantuvieron hasta 5 días bajo condiciones semi controladas en su ambiente natural, cerca de la zona de captura, para reducir el estrés por el traslado y mantener las mismas condiciones climáticas y de luz que las poblaciones naturales. Al finalizar las experiencias, los lagartos fueron fotografiados para su identificación (basada en la mancha humeral) y evitar recapturas, y posteriormente fueron liberados en el sitio donde habían sido capturados (registrado con GPS Garmin e-trex).

Variabilidad de la coloración de machos

La coloración fue evaluada siguiendo la metodología propuesta por Troscianko y Stevens (2015), en el rango del espectro visible y el UV. Se tomaron fotografías digitales a campo sin flash durante días despejados inmediatamente después de la captura de los individuos, desde una perspectiva ventral (ya que se puede apreciar el área del flanco) y dorsal de los machos. Se utilizó una cámara fotográfica Nikon D3400 con un lente Nikon de 50 mm con sensor modificado montada sobre un trípode a 64 cm de altura. Se tomaron fotografías con dos filtros distintos: un filtro que bloquea UV (B+W; transmite entre 400 y 700nm) y otro filtro que solo permite el paso de UV (UVROptics, transmite entre 300 y 400nm). Usamos un dispositivo personalizado a fin de intercambiar rápidamente los filtros y mantener la iluminación y posición del ejemplar en idénticas condiciones. Las fotografías fueron tomadas en formato RAW para prevenir modificación de la información por ajustes automáticos de la cámara (Stevens *et al.*, 2007). En todas las fotografías fueron incluidos 3 estándares, uno de 24 colores (Colorchecker Passport, mini X-Rite Inc., Gran Rapids, MI), un estándar de reflectancia blanco (Ocean Optics, Dunedin, Estados Unidos) y un estándar negro, que reflejan la luz al 87% y 8%, respectivamente, entre 300nm y 700nm. Los parámetros de sensibilidad y apertura de diafragma fueron constantes (ISO=200 y F=22) y se modificó la velocidad del obturador de acuerdo a la iluminación con el objetivo de obtener una correcta exposición, evitando imágenes sobresaturadas. Utilizamos el plugin "Image Calibration and Analysis toolbox" del software ImageJ (1.52a) para combinar

las fotografías visibles y UV en una única imagen multispectral. Además, obtuvimos las curvas de reflectancia de cada color del estándar mediante espectrofotometría, para conocer la sensibilidad espectral de nuestra cámara a través del mismo plugin. Con los datos obtenidos, aplicamos un modelo de visión de los lagartos a la imagen multispectral. Mediante la función *cone mapping process* del mismo plugin se combinaron las sensibilidades de la cámara con las del modelo de visión de lagarto. Este proceso arroja valores de captura de conos para cada uno de los canales del modelo de visión: ultravioleta (UV), ondas cortas (SW), ondas medias (MW) y ondas largas (LW). Los valores de captura de conos representan la sensibilidad de los conos del ojo frente a las diferentes longitudes de onda que emite un estímulo, representando cómo ve el modelo de estudio y permitiéndonos hacer una correcta interpretación de los resultados. En lagartos, la visión tetracromática es filogenéticamente conservada (Fleishman *et al.*, 2011) por esto, y ante la ausencia de las sensibilidades espectrales de *P. achalensis*, utilizamos los datos espectrales de *Anolis sagrei* (Loew *et al.*, 2002). Otro de los parámetros requeridos para el modelado es el tipo de iluminación, por lo que se utilizó la de un cielo despejado (“bluesky”) provista por el paquete para R PAVO (2.0) (Maia *et al.*, 2019). Para obtener los valores de captura de conos de las dos regiones del cuerpo (el dorso y el flanco), se seleccionaron regiones de interés (ROI) con ImageJ excluyendo zonas con sombras de la imagen. Para explorar la variabilidad de color en los machos se graficaron los valores de captura de conos en un espacio de color tetraédrico para cada región, utilizando la función *colspace* del paquete PAVO del software R v.3.6.2 (R Core Team, 2018).

A partir de los valores de captura de conos se calcularon las distancias cromáticas y acromáticas en unidades de distancias perceptibles (*JND*- del inglés “Just Noticeable Differences”, Vorobyev y Osorio, 1998) usando la función *coldist* del paquete PAVO para R v.3.6.2 (Maia *et al.*, 2019). Las distancias “JND” son valores umbrales que determinan dos estímulos como diferentes. Las distancias cromáticas permiten medir cuán similares son dos colores teniendo en cuenta el tono y la saturación de los mismos, mientras que las distancias acromáticas analizan similitudes en la luminosidad o brillo de dos colores. Se establece que distancias perceptibles menores a 1 indican que dos colores no son discriminables para el sistema de visión en particular, valores

entre 1 y 3 son considerados difíciles de discriminar excepto bajo condiciones óptimas de luz (Siddiqi *et al.*, 2004; Marshall y Stevens, 2014) y valores mayores a 3 son discriminables. Uno de los parámetros requeridos para calcular los JND es la fracción de Weber y se utilizó un valor de 0,1 según Fleishman (2011). Para evaluar si la coloración es variable en cada una de las áreas se compararon los JND entre los machos a fin de interpretar si un lagarto puede percibir diferencias de colores entre dorsos y diferencias de color entre flancos de distintos machos. Se graficaron histogramas de frecuencia relativa de los valores de JND cromáticos y acromáticos para cada una de las regiones y se calculó la proporción de valores de JND mayores a 1 y la proporción de valores de JND mayores a 3.

Para evaluar si el flanco de los animales es percibido como un color distinto a la coloración dorsal, se obtuvo para cada individuo el valor de JND entre dichas regiones. Se graficaron histogramas de frecuencia relativa de los valores de JND cromáticos y acromáticos entre las regiones.

Elección de pareja de la hembra

Se realizaron experiencias de elección dicotómica de pareja utilizando modelos de machos realizados con látex. La arena de experimentación consistió en un espacio (75cm x 61,5cm x 35cm) dividido en tres compartimientos según se muestra en la Fig. 2-A. En los dos compartimientos más pequeños (Fig. 2-A, Estímulo 1 y Estímulo 2) se colocaron modelos de lagartos de látex con distintas coloraciones dentro del rango de color de los machos. Los compartimientos estaban separados de la hembra mediante un acrílico transparente, impidiendo que la hembra entre en contacto con los modelos. El compartimiento central se diferenció en 3 áreas para el análisis de los datos: un área de Elección del Estímulo 1, un área de Elección del Estímulo 2 y otra de No Elección. Las experiencias se realizaron al aire libre permitiendo la iluminación del sol durante los horarios de 10:00 am hs a 16:00 pm hs maximizando la temperatura e iluminación natural. Las experiencias se realizaron durante días soleados y la orientación de la arena de experimentación fue rotada durante el transcurso del día de modo de permitir la incidencia de la luz solar desde el mismo ángulo. De esta manera se priorizó la iluminación lo más homogénea posible entre las experiencias. Se tomaron las temperaturas de las hembras al final de la experiencia, las cuales se encontraron en un rango de 25.4°C a 29.4°C

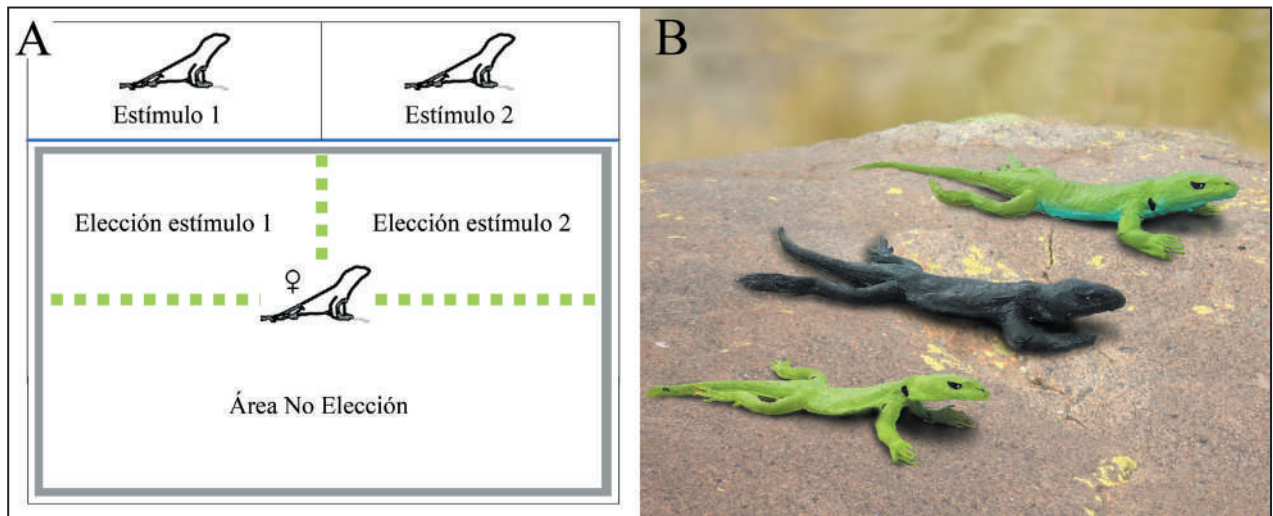


Figura 2. A. Habitáculo empleado para la elección de pareja: se identifican dos compartimentos donde se colocaron los modelos de látex (Estímulo 1 y Estímulo 2) y las tres áreas determinadas en el análisis (dos áreas de elección y un área de no elección). B. Fotografía de los tres modelos de látex utilizados.

concordante con las temperaturas corporales de los ejemplares cuando son capturados.

Se utilizaron modelos de látex con el objetivo de controlar variables morfológicas siendo todos del mismo tamaño y forma. Se manipuló el color de los modelos de manera artificial mediante pintura acrílica. Se pintaron asegurando que la coloración se encuentre dentro del rango observado en machos, consiguiéndose 3 modelos diferentes: uno verde oscuro, uno verde claro y otro, verde claro con flancos azules (Fig. 2-B). Los modelos fueron presentados sobre piedras similares, para descartar el efecto del tamaño de la piedra para la elección.

Se establecieron cuatro tratamientos experimentales:

Elección. Se presentaron al azar un modelo de color verde claro y otro verde oscuro como estímulos a la hembra.

Azul. Se presentaron un modelo de color verde claro con flancos azules y un modelo verde claro sin los flancos azules como estímulos a la hembra.

Vivo. Se presentó un lagarto macho vivo en uno de los compartimentos como estímulo a la hembra.

Control. No se presentó ningún estímulo a la hembra.

Dado que por cuestiones logísticas no se pudo realizar en cada hembra la totalidad de los tratamientos, en aquellos casos en los que se realizó el Control-, siempre fue el primero de los tratamientos en realizarse. Por otra parte, a cada hembra se asignó 2 de los tratamientos restantes, y el orden de los mismos al azar. De esta forma se evaluó la preferencia

de cada hembra en 3 ocasiones durante los días de experimentación.

Cada experiencia tuvo una duración de 40 minutos. Las hembras alojadas en sus habitáculos individuales fueron colocadas directamente en la arena de experimentación y durante los primeros 10 minutos se les otorgó un periodo de aclimatación mientras se impidió la visualización de los compartimentos mediante una barrera opaca. Al minuto 10 se removió la barrera y durante los 30 minutos siguientes, las hembras se encontraron frente a los diferentes estímulos de elección. Las experiencias fueron registradas utilizando una videocámara Sony HDR CX230 colocada en un soporte a 2 metros de altura. Se cuantificó el tiempo de permanencia en cada área (áreas de elección y área de no elección) y se registró el área de elección donde la hembra ingresó primero, utilizando el software Solomon Coder (17.03.22) (Péter, 2011). La manipulación de los ejemplares fue realizada por una sola persona y minimizando ruidos, la filmación de la experiencia se realizó de manera remota, precauciones para disminuir los factores de estrés. Las hembras tuvieron un tiempo entre experiencias de al menos 20 horas, a fin de minimizar el tiempo total de cautividad.

Se tomaron en cuenta dos criterios para determinar elección de pareja por la hembra. Para el primer criterio se contempló el tiempo de permanencia de la hembra en cada área de elección. Se determinó que la hembra selecciona el estímulo cuando el tiempo de permanencia frente a él, supera el 50% del tiempo total en la arena. Para el segundo

criterio se tuvo en cuenta el estímulo del área de elección donde la hembra ingresó por primera vez. Para este último criterio, se descartaron para el análisis, dos hembras que no se encontraban en el área de no elección luego del período de aclimatación, una perteneciente al tratamiento Control - y otra perteneciente al tratamiento Azul.

Por motivos logísticos no todas las hembras realizaron la totalidad de los tratamientos. De las 17 hembras capturadas se obtuvieron datos de los siguientes tratamientos: 11 control-, 8 de elección, 7 azul y 5 vivo. Se eliminaron 2 experiencias del tratamiento control- porque las hembras no realizaron ningún comportamiento ni desplazamiento.

Para visualizar la elección de las áreas por parte de la hembra, según el primer criterio se graficó un histograma de frecuencias de tiempo de permanencia en cada área por individuo. También se calculó la proporción de hembras que eligieron cada estímulo. Se realizó un test de chi-cuadrado para ver la existencia de algún patrón a nivel poblacional para los tratamientos elección y azul. También se realizó un test de chi-cuadrado para comparar los tiempos de permanencia en el área de no elección y las áreas de elección tomando a ambas áreas como una única área, a fin de poder comparar entre los tratamientos. En relación al segundo criterio se realizó un gráfico de barras con el porcentaje de individuos que ingresaron primero a cada una de las áreas de elección de los diferentes tratamientos. Se incluye también la proporción de hembras que se desplazaron solo en el área de no elección.

Resultados

Variabilidad de la coloración de machos

En los espacios de color tetraédricos para cada una de las regiones del cuerpo analizadas (flanco y dorso), se destaca la baja expresión de coloración UV (los puntos se encuentran por debajo del centro del tetraedro) y existe una tendencia hacia una mayor expresión en los canales de longitudes de ondas más largas (MW y LW) (Fig. 3).

La variabilidad de colores entre machos para cada región se observa en el histograma de frecuencias de los JND (Fig. 4). Los datos de la media y la mediana para ambas áreas se observan en la Tabla 1. Tanto en el dorso como en el flanco existe una gran proporción de valores mayores a 1, manifestando que son regiones variables (Tabla 1). A su vez, se destaca que la región del flanco a nivel acromático presenta

mayor porcentaje de valores mayores a 3 (Tabla 1) lo cual indica mayores diferencias entre individuos en dicha característica.

Además, se destaca que la coloración dorsal y la del flanco son discriminables entre sí, lo que se manifiesta en valores de JND con un sesgo hacia JND más altos que el valor 3 (Fig. 5). La media para el nivel cromático es de $6,44 \pm 2,39$ con una mediana de 6,42 y con el 92,50% de JND mayores a 3. Para el aspecto acromático la media es de $9,27 \pm 3,25$ con una mediana de 9,45 y con 96,52% de JND mayores a 3.

Elección de la hembra por la coloración del macho

La Fig. 6 muestra el tiempo de permanencia de cada hembra experimental en las diferentes áreas, dependiendo del tratamiento. En el tratamiento elección, se observa una gran variabilidad en la respuesta de elección, destacándose que el 75% de las hembras eligieron (ya que estuvieron más del 50% en una de las áreas de elección) y el 25 % restante se movió principalmente solo en el área de no elección. Esta variabilidad en la elección se encuentra también soportada por el test de chi cuadrado donde no se observan diferencias en las frecuencias relativas de permanencia entre áreas ($FR_{Claro} = 0,29 \pm 0,34$, $FR_{Oscuro} = 0,31 \pm 0,29$, $FR_{NoElección} = 0,4 \pm 0,29$; $X^2=2,06$, $gl=2$ $p=0,3570$). En el tratamiento azul, si bien el 42% de las hembras eligieron, no se observó un patrón de

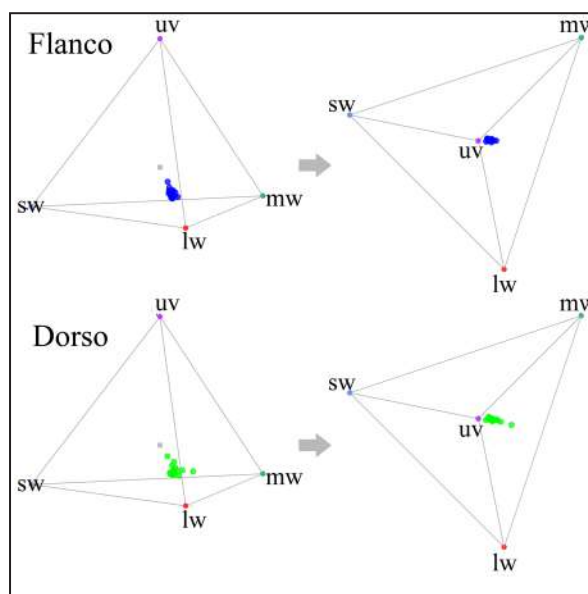


Figura 3. Espacio de color de las diferentes regiones del cuerpo analizadas (Flanco y Dorso). Cada punto del tetraedro está determinado por la estimulación relativa de los cuatro canales de color: uv (ultravioleta), sw (ondas cortas), mw (ondas medias) y lw (ondas largas).

Tabla 1. Valor Medio y Mediana para cada tipo de JND para cada una de las áreas analizadas. Además, se presenta la proporción de valores de JND mayores a 1 y 3.

Área	JND Tipo	Media	Mediana	Porcentaje >1	Porcentaje >3
Dorso	Cromático	2,65 ± 1,61	2,31	86,15%	37,23%
	Acromático	2,13 ± 1,43	1,82	74,03%	25,97%
Flanco	Cromático	2,84 ± 1,81	2,38	87,50%	38,97%
	Acromático	3,22 ± 2,33	2,74	82,35%	44,85%

elección por los flancos azules. La frecuencia del tiempo de permanencia fue mayor en el área de no elección ($FR_{\text{VerdeconFlancosAzules}} = 0,23 \pm 0,31$, $FR_{\text{VerdesinFlancosAzules}} = 0,19 \pm 0,37$, $FR_{\text{NoElección}} = 0,58 \pm 0,40$; $X^2 = 27,62$, $gl=2$, $p < 0,0001$). En el tratamiento vivo, ninguna de las hembras eligió ya que las hembras permanecieron mayor tiempo en el área de no elección.

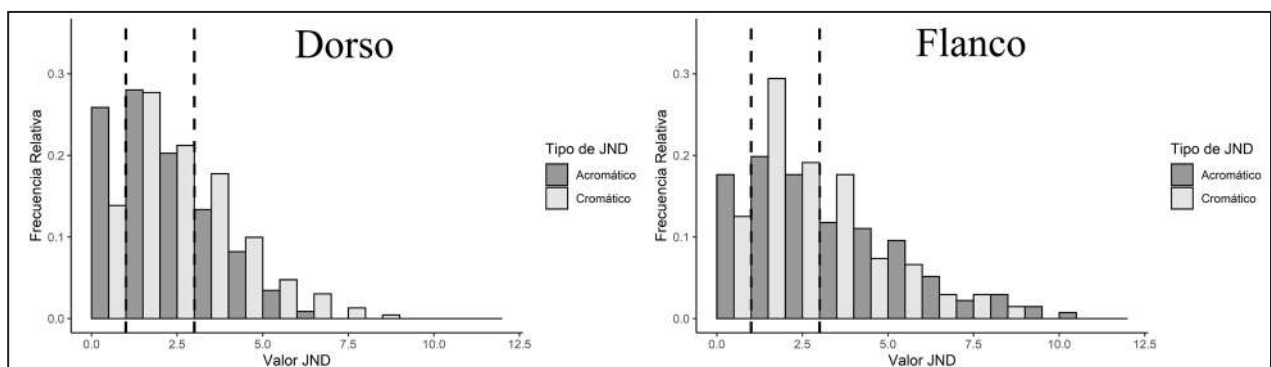
Con respecto al área de elección a la cual las hembras ingresaron primero (Fig. 7), se observa que para el control -, la proporción para ambas áreas es similar. En los restantes tratamientos se observa: una proporción más alta relacionada al modelo claro sobre el oscuro en el tratamiento elección; el modelo con flancos azules obtuvo una proporción mayor que el modelo sin los flancos azules (tratamiento azul); y finalmente, en el tratamiento vivo la proporción para el individuo vivo fue mayor con respecto al área sin estímulo, aunque también observamos una proporción similar de individuos que se desplazaron solo por el área de no elección.

Discusión y conclusiones

En el presente trabajo se busca comprender la función del color en la comunicación intersexual de *Pristidactylus achalensis*, es decir, cómo la coloración de machos puede influir en la elección de las hembras bajo el marco de la selección sexual.

Variabilidad de la coloración de machos

Se observó variabilidad de los colores en cada una de las regiones analizadas. Además, al comparar entre la región dorsal y la región del flanco, el 95% de los valores JND obtenidos fueron mayores a 3 y siguiendo criterios conservadores (Marshall y Stevens, 2014; Pérez i de Lanuza *et al.*, 2018) que manifiestan que con esas diferencias se podrían distinguir fácilmente dos colores, podemos determinar que los lagartos son capaces de discriminar los colores de ambas regiones. Estos resultados, sumado a que ambas regiones poseen una coloración diferente entre sexos, con distintos tonos e intensidades (Naretto y Chiaraviglio, 2020), destacan que el rol de la coloración podría tener diferentes funciones de señalización. Se observó variabilidad de los colores en cada una de las regiones analizadas, es decir los machos son diversos y diferentes entre sí lo que permitiría que las hembras los discriminen. Por un lado, el flanco es ampliamente reconocido como una región de importancia en la comunicación intraespecífica en lagartos, por ejemplo, para la señalización territorial y sexual (Stuart-Fox y Ord, 2004; Paterson y Blouin-Demers, 2017; Paterson y Blouin-Demers, 2018; Rossi *et al.*, 2019). Es interesante destacar que no encontramos una expresión de la coloración ultravioleta inclusive en el parche de coloración azul del flanco. Numerosos estudios en lagartos muestran que parches de color azul usualmente están acom-

**Figura 4.** Histogramas de frecuencia de los JND cromáticos y acromáticos que comparan el dorso entre machos y el flanco entre machos. Las líneas punteadas indican los valores de criterio de discriminación visual (1 y 3 JND).

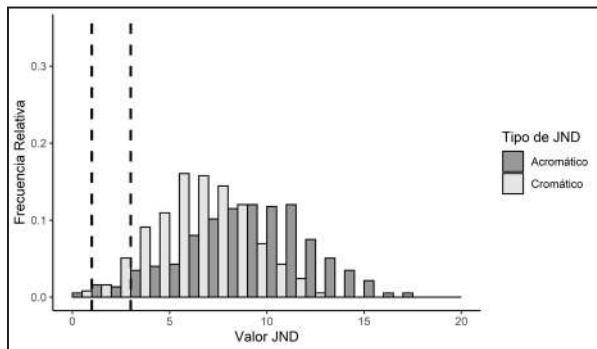


Figura 5. Histograma de frecuencia de los JND cromáticos y acromáticos comparando la región del dorso con la del flanco. Las líneas punteadas indican los valores de criterio de discriminación visual (1 y 3 JND).

pañados por un componente UV (Pérez i de Lanuza y Font, 2010, Badiane *et al.*, 2018) y que recientes estudios indican la importancia en la selección sexual (Badiane *et al.*, 2020). Para que una coloración pueda ser interpretada como señal es requisito que exista variabilidad entre los individuos y que pueda ser identificada por el sistema visual del observador (Kemp *et al.*, 2015). Estos estudios nos permiten interpretar nuestros resultados de variabilidad en la coloración, es decir, la existencia de diversas coloraciones podría relacionarse con diferencias en el mensaje a transmitir. Por otra parte, el color

del dorso podría estar relacionado principalmente con aspectos de comunicación interespecífica, ya que varios estudios plantean una relación de esta región con la coloración del fondo para incrementar el camuflaje ante depredadores, moduladas por presiones de selección natural (Stuart-Fox y Ord, 2004; Marshall y Stevens, 2014). Entre la diversidad de colores del dorso de los machos se podría esperar que algunos posean un mayor nivel de similitud con el fondo lo que disminuiría los riesgos de depredación y podría otorgarle beneficios relativos (Torres, 2019). Se plantea en este estudio que la variabilidad en la coloración podría estar mediada por diversas fuerzas selectivas, que no necesariamente actúen de manera direccional.

Elección de pareja

Teniendo en cuenta que el tratamiento vivo fue ideado para funcionar como control positivo, esperando que la hembra seleccione al ejemplar de lagarto, el criterio de permanencia en el área de influencia del macho, no mostró un claro patrón de elección, ya que todas las hembras permanecieron más tiempo en el área no elección. Para el segundo criterio, si bien la proporción de individuos que se desplazaron solo por el área de no elección fue similar a la observada en el estímulo vivo, de manera preliminar podríamos

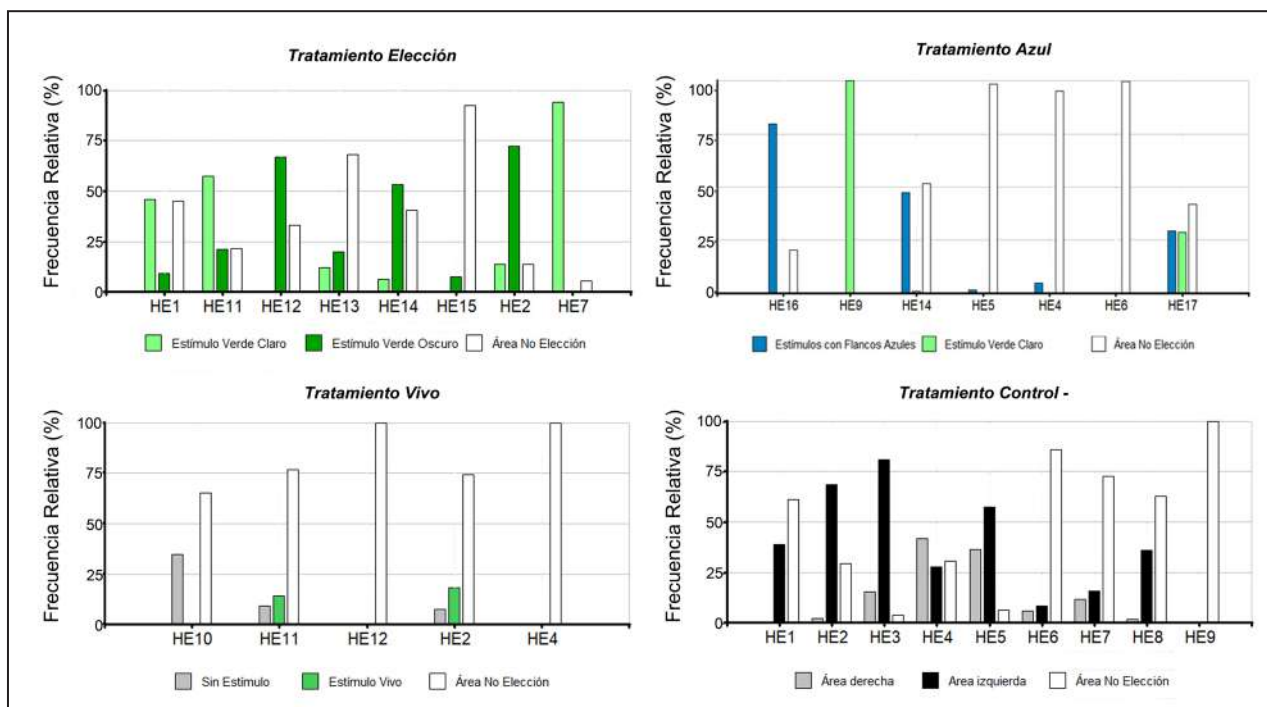


Figura 6. Frecuencia relativa del tiempo de permanencia de cada hembra (HE) en las áreas experimentales, durante los distintos tratamientos (Elección, Azul, Vivo y Control -). Se considera que la hembra elige un área en particular cuando supera el 50% del tiempo en alguna de las áreas de elección.

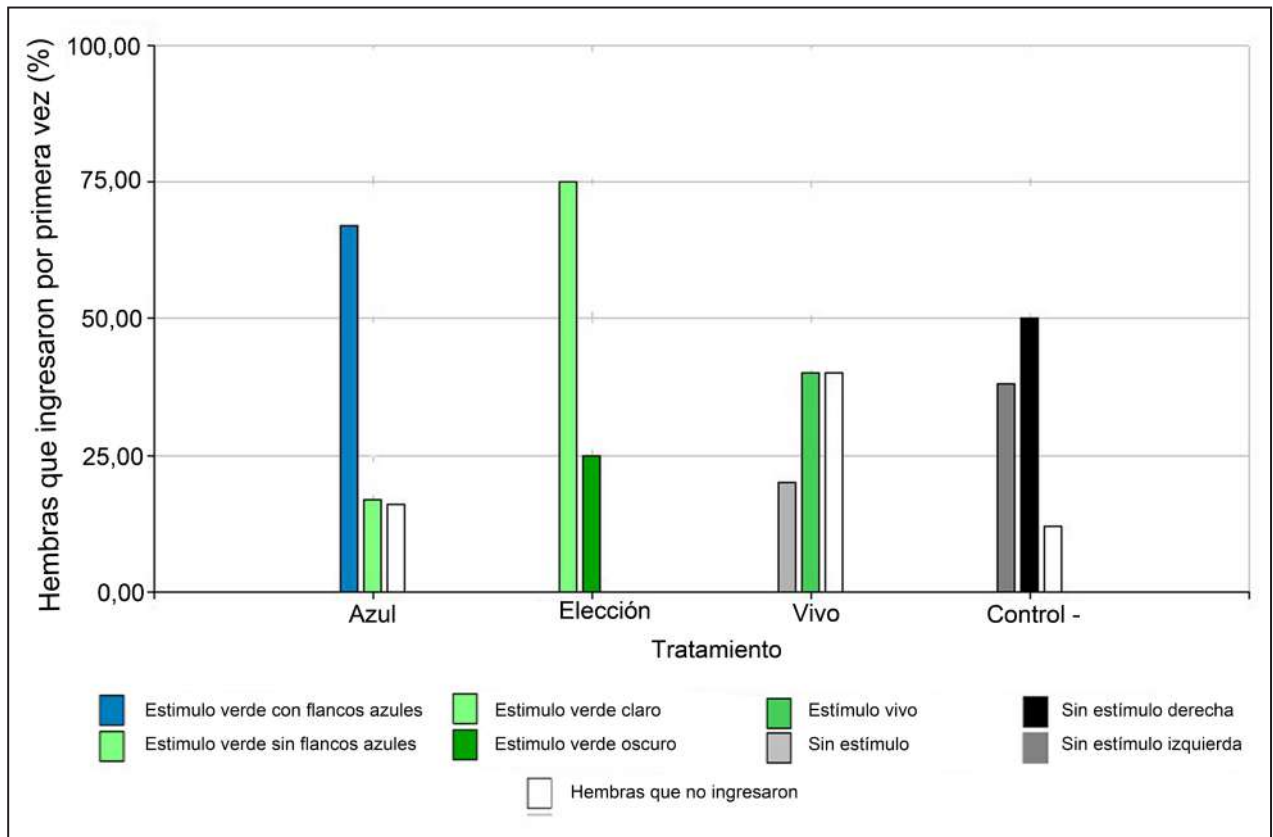


Figura 7. Porcentaje de hembras que ingresaron por primera vez a las distintas áreas de elección dependiendo de cada tratamiento. Además, se encuentra el porcentaje de hembras que se movieron solo por el área de no elección.

observar un patrón de elección seleccionando al estímulo vivo. Los resultados muestran una mayor proporción a elegir al ejemplar vivo, también elección del modelo de color verde con flancos azules frente al modelo verde sin flancos azules y elección del color verde claro frente al oscuro, coincidiendo con la elección esperada en base al contexto de selección sexual. Si bien nuestros resultados resultan preliminares, sugieren que es difícil de integrar el patrón de elección observado en los diferentes criterios. Los criterios no refuerzan la misma direccionalidad de la elección motivando a preguntarse sobre los motivadores de la elección de las hembras, sobre cuáles son los indicadores que seleccionan las hembras, y qué comportamientos o parámetros nos ayudan a comprender esa elección para mejorar los diseños experimentales.

Si bien existen algunos estudios que mostraron un patrón de elección (Pérez i de Lanuza *et al.*, 2012; Lattanzio *et al.*, 2014; Lisboa *et al.*, 2017), otros estudios (Alonzo y Sinervo, 2001; Healey *et al.*, 2008; Sacchi *et al.*, 2015; López Juri, 2019) encontraron que las hembras no mostraron elección por machos de diferentes fenotipos, es decir, no se encontró

una correlación directa entre la elección activa por parte de la hembra con el fenotipo de los machos. Cabe destacar que la elección de pareja podría estar influida por diversas características, por ejemplo, comportamiento, personalidad animal e incluso indicadores ambientales como el territorio asociado (Sacchi *et al.*, 2017). Además, diferentes hembras pueden variar su elección; o hembras presentando un desinterés por caracteres fenotípicos particulares basando su elección en la calidad integral del macho (Lattanzio *et al.*, 2014; Sacchi *et al.*, 2017). Un punto para tener en cuenta, es lo propuesto por Swierk *et al.* (2012) donde la hembra evaluaría de manera integral el fenotipo y no solo la dicotomía cromática aquí planteada. En su caso, Swierk *et al.* (2012) distingue que las hembras prefieren a los machos que tienen mejor condición corporal, cabezas relativamente más grandes, gargantas más anchas y machos que desplegaban determinados comportamientos. Estudios en los que exista la interacción entre los individuos podrían ayudar a clarificar cuáles son los atributos que seleccionan las hembras para la elección de un macho en particular. Si bien son trabajos más integrales, también requieren mayor número

de muestras y diseños experimentales complejos. En este trabajo se pretendió evaluar la coloración como rasgo determinante y podemos destacar que las hembras (sólo según los resultados del área a la que ingresó primero) eligieron la coloración azul del flanco de los machos, una región que es ampliamente variable bajo el modelo de visión del lagarto. Por otra parte, otro concepto a tener en cuenta es el planteado por Roughgarden y Akçay (2010), el concepto de diversidad en la preferencia, donde manifiestan la existencia de múltiples óptimos relativos a las hembras, lo que podría explicar los resultados del criterio de área de elección para el tratamiento Elección, donde el 50% de las hembras seleccionan un color y el otro 50% otro, incluso la elección de las hembras puede estar influida por experiencias previas (Yang *et al.*, 2013).

La coloración tiene un rol importante en la comunicación intersexual y los requisitos de variabilidad de coloración en los machos, y que las regiones analizadas son fácilmente distinguibles por los conespecíficos, nos permiten interpretar la coloración de los machos como señales visuales potencialmente funcionales en la elección de pareja por parte de la hembra. Cabe destacar que una de las experiencias controladas nos permite interpretar que el flanco de coloración azul podría ser un indicador a ser seleccionado por las hembras, pero nuevos diseños experimentales serían necesarios para una mejor comprensión. Diseños que logren combinar escenarios en las poblaciones naturales con experiencias de laboratorio pueden ayudarnos a conseguir una mirada completa de la importancia de la coloración como señal. Considerando que la coloración es un rasgo complejo que varía entre sexos e individuos de *Pristidactylus achalensis* y que puede participar en numerosas funciones, este trabajo aporta nuevas evidencias para comprender cómo la coloración actúa en el marco de la comunicación intraespecífica. Este trabajo también genera nuevos interrogantes, por ejemplo, qué caracteres morfológicos eligen las hembras e incluso si existe una relación entre caracteres sexuales morfológicos y la coloración.

Agradecimientos

Agradecemos al equipo del Hotel La Posta por brindarnos el espacio para el desarrollo de las experiencias y ofrecernos una mano siempre que lo necesitáramos. El estudio fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y

Técnicas (CONICET), Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCYT) PICT 2015 N° 497 y la Universidad Nacional de Córdoba. También contamos con el aval y permisos de Fauna y de Áreas Naturales de la Secretaría de Ambiente y Cambio Climático del Gobierno de la Provincia de Córdoba. Además, la investigación fue aprobada por el Comité de Ética Animal del Instituto de Diversidad y Ecología Animal IDEA (CONICET- Universidad Nacional de Córdoba) (protocolos CICUAL número 1/2015 y 3/2018).

Literatura citada

- Abalos, J.; Pérez i de Lanuza, G.; Carazo, P. & Font, E. 2016. The role of male coloration in the outcome of staged contests in the European common wall lizard (*Podarcis muralis*). *Behaviour* 153: 607-631.
- Alonzo, S.H. & Sinervo, B. 2001. Mate choice games, context-dependent good genes, and genetic cycles in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 176-186.
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press. New Jersey.
- Badiane, A.; Carazo, P.; Price-Rees, S.J.; Ferrando-Bernal, M. & Whiting, M.J. 2018. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 72: 104
- Bajer, K.; Orsolya, M.; Török, J. & Herczeg, G. 2010. Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 2007-2014.
- Basolo, A.L. 1996. The phylogenetic distribution of a female preference. *Systematic Biology* 45: 290-307.
- Berglund, A.; Bisazza, A. & Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 385-399.
- Blengini, C.S.; López Juri, G.; Chiaraviglio, M.; Uñates, D. & Naretto, S. 2020. Sperm Parameters in *Pristidactylus achalensis* (Squamata: Leiosauridae), an Endemic Lizard to the Highest Mountain Areas in Central Argentina. *Copeia*, en prensa.
- Bradbury, J. & Vehrencamp, S. 2011. Principles of animal communication. Sinauer Associated Press. Sunderland.
- Calbacho-Rosa, L.; Cargnelutti, F.; Peretti, A.V. & Costa-Schmidt, L.E. 2019. Female secondary sexual traits in spiders: Adaptive interpretations of the sternum projection in the pholcid *Holocnemus pluchei*. *Zoology* 136: 125694.
- Clusella-Trullas, S.; Wyk, J.H. & Spotila, J.R. 2009. Thermal benefits of melanism in cordylid lizards: a theoretical and field test. *Ecology* 8: 2297-2312.
- Etheridge, R. & Williams, E.E. 1985. Notas sobre *Pristidactylus* (Squamata: Iguanidae). *Breviora* 483: 1-18.
- Fleishman, L.J.; Loew, E.R. & Leal, M. 1993. Ultraviolet vision in lizards. *Nature* 365: 397-397.
- 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. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 278: 2891-2899.
- Halliday, T. 1983. The study of mate choice: 3-32. *En*: Bateson, P.

- (ed.), Mate Choice. Cambridge University Press. Cambridge.
- Halloy, M.; Robles, C.; Salica, M.J.; Semhan, R.V.; Juárez Heredia, V. & Vicente, N.S. 2013. Estudios de comportamiento y ecología de lagartijas de los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* (Iguania: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología* 27: 15-26.
- Healey, M.; Uller, T. & Olsson, M. 2008. Variety is the spice of life: female Lizards Choose to Associate with colour polymorphic male dyads. *Ethology* 114: 231-237.
- Kemp, D.J.; Herberstein, M.E.; Fleishman, L.J.; Endler, J.A.; Bennett, A.T.D.; Dyer, A.G.; Hart, N.S.; Marshall, J. & Whiting, M.J. 2015. An integrative framework for the appraisal of coloration in nature. *The American Naturalist* 185: 705-724.
- Kokko, H.; Brooks, R.; Jennions, M.D. & Morley, J. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *The Royal Society* 270: 653-664.
- Lattanzio, M.S.; Metro, K.J. & Miles, D.B. 2014. Preference for male traits differ in two female morphs of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*. *Plos One* 9: e101515.
- Lisboa, C.M.; Bajer, K.; Pessoa, D.M.; Huber, M.A. & Costa, G.C. 2017. Female Brazilian whiptail lizards (*Cnemidophorus ocellifer*) prefer males with high ultraviolet ornament reflectance. *Behavioural Processes* 142: 33-39.
- Loew, E.R.; Fleishman, L.J.; Foster, R.G. & Provencio, I. 2002. Visual pigments and oil droplets in diurnal lizards: a comparative study of Caribbean anoles. *Journal of Experimental Biology* 205: 927-938.
- López Juri, G. 2019. Evolución fenotípica en relación a las estrategias reproductivas en lagartos del Dominio Chaqueño. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba.
- Maia R.; Gruson, H.; Endler, J.A. & White, T.E. 2019. pavo 2.0: new tools for the spectral and spatial analysis of colour in R. *Methods in Ecology and Evolution* 10: 1097-1107.
- Marshall, K.L. & Stevens, M. 2014. Wall lizards display conspicuous signals to conspecifics and reduce detection by avian predators. *Behavioral Ecology* 25: 1-13.
- Minoli, I. & Avila, L.J. 2017. Conservation assessments in climate change scenarios: spatial perspectives for present and future in two *Pristidactylus* (Squamata: Leiosauridae) lizards from Argentina. *Zootaxa* 4237: 91-111.
- Naretto, S.; Cardozo, G.; Blengini, C.S. & Chiaraviglio, M. 2014. Sexual selection and dynamics of jaw muscle in *Tupinambis* Lizards. *Evolutionary Biology* 41: 192200.
- Naretto, S. & Chiaraviglio, M. 2020. Factors driving sexual dimorphism and colour variability in Achala Copper Lizard (*Pristidactylus achalensis*), an endemic species to the highland mountains in Central Argentina. *Canadian Journal of Zoology*.
- Olsson, M.; Andersson, S. & Wapstra, E. 2011. UV- Deprived Coloration reduces success in mate acquisition in Male Sand Lizards (*Lacerta agilis*). *Plos One* 6: e19360.
- Paterson, J.E. & Blouin-Demers, G. 2017. Distinguishing discrete polymorphism from continuous variation in throat colour of tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 121: 72-81.
- Paterson, J.E. & Blouin-Demers, G. 2018. Male throat colour polymorphism is related to differences in space use and in habitat selection in tree lizards. *Journal of Zoology* 306: 101-109.
- Pérez i de Lanuza, G & Font, E. 2010. Lizard blues: blue body colouration and ultraviolet polychromatism in lacertids. *Revista Española de Herpetología* 24: 67-84.
- Pérez i de Lanuza, G.; Font, E. & Carazo, P. 2012. Color-assortative mating in a color-polymorphic lacertid lizard. *Behavioral Ecology* 24: 273-279.
- Pérez i de Lanuza, G.; Ábalos, J.; Bartolomé, A. & Font, E. 2018. Through the eye of a lizard: hue discrimination in a lizard with ventral polymorphic coloration. *Journal of Experimental Biology* 221: jeb169565.
- Péter, A. 2011. *Solomon Coder (version beta 11.01.22): a simple solution for behavior coding*. <http://solomoncoder.com>.
- Reynolds, J.D. 1990. Costs and benefits of female mate choice: Is there a lek paradox? *The American Naturalist* 136: 230-243.
- Rossi, N.; Benitez-Vieyra, S.; Cocucci, A.; Chiaraviglio, M. & Cardozo, G. 2019. Sexual dichromatism and color diversity in the spiny lava lizard *Tropidurus spinulosus* using lizard visual modelling. *Scientific Reports* 9: 1-10.
- Roughgarden, J., Akçay, E. 2010. Do we need a Sexual Selection 2.0?. *Animal Behaviour* 79: e1-e4.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna.
- Sacchi, R.; Ghitti, M.; Scali, S.; Mangiacotti, M.; Zuffi, M.A.L.; Sannolo, M.; Coladonato, A.J.; Pasquesi, G.; Bovo, M. & Pellitteri-Rosa, D. 2015. Common Wall Lizard females (*Podarcis muralis*) do not actively choose males based on their colour morph. *Ethology* 121: 1145-1153.
- Sacchi, R.; Coladonato, A.J.; Ghitti, M.; Mangiacotti, M.; Scali, S.; Bovo, M. & Zuffi, M. 2017. Morph-specific assortative mating in common wall lizard females. *Current Zoology* 64: 449-453.
- Scholtysek, C. & Kelber, A. 2017. Color vision in animals: From color blind seals to tetrachromatic vision in birds. *Der Ophthalmologe: Zeitschrift der Deutschen Ophthalmologischen Gesellschaft* 114: 978-985.
- Siddiqi, A.; Cronin, T.W.; Loew, E.R.; Vorobyev, M. & Summers, K. 2004. Interspecific and intraspecific views of color signals in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*. *Journal of Experimental Biology* 207: 2471-2485.
- Siefferman, L. & Hill, G.E. 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* 14: 855-861.
- Sinervo, B. & Lively, C.M. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380: 240-243.
- Stevens, M.; Párraga, C.A.; Cuthill, I.C.; Partridge, J.C. & Troscianko, T.S. 2007. Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 211-237.
- Stuart-Fox, D.M.; Moussalli, A.; Marshall, N.J. & Owens, I.P. 2003. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Animal Behaviour* 66: 541-550.
- Stuart-Fox, D.M. & Ord, T.J. 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceeding of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271: 2249-2255.
- Stuart-Fox, D.M. & Moussalli, A. 2008. Selection of social signalling drives the evolution of chameleon colour change. *Plos Biology* 6: 22-29.
- Stuart-Fox, D.M.; Firth, D.; Moussalli, A. & Whiting, M. 2006. Multiple signals in chameleon contests: designing and analyzing animal contests as a tournament. *Animal*

L. Viladrich *et al.* — Elección de pareja y color

- Behaviour* 71: 1263-1271.
- Swierk, L.; Ridgway, M. & Langkilde, T. 2012. Female lizards discriminate between potential reproductive partners using multiple male traits when territory cues are absent. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66: 1033–1043.
- Tokarz, R.R. 1995. Mate choice in lizards. A review. *Herpetological Monographs* 9: 17-40.
- Torres, M.D.M.; Viladrich, L.J. & Naretto, S. 2019. A case of cannibalism in Achala copper lizard *Pristidactylus achalensis*, an endemic lizard to the highest mountain areas in Central Argentina (Squamata: Leiosauridae). *Herpetology Notes* 12: 827-828.
- Torres, M.D.M. 2019. Estrategias anti-predatorias en *Pristidactylus achalensis* (Squamata: Leiosauridae) ¿Es el sexo de los individuos un factor influyente?. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Córdoba.
- Troscianko, J. & Stevens, M. 2015. Image calibration and analysis toolbox-a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1320-1331.
- Vorobyev, M. & Osorio, D. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceeding of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265: 351-358.
- Yang, C.; Wang, J.; Fang, Y. & Sun, Y.H. 2013. Is sexual ornamentation an honest signal of male quality in the Chinese grouse (*Tetrastes sewerzowi*)? *Plos One* 8: e82972.

© 2020 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>

