

Les signaux ultraviolets des Lézards vivipares sont-ils conventionnels ? À la recherche de coûts sociaux par l'expérimentation comportementale

Are the ultraviolet signals of viviparous lizards conventional? In search of social costs through behavioural experimentation

Anna KAWAMOTO

Université Paris 13 Villetaneuse, Sorbonne Paris Cité, Villetaneuse, France

Institut d'écologie et des sciences environnementales, iEES-Paris, Sorbonne université, Paris, France

Centre de recherche en écologie expérimentale et prédictive (CEREEP-Ecotron IleDeFrance), Département de biologie, Ecole Normale Supérieure, CNRS, PSL Research University, Saint-Pierre-lès-Nemours, France

annakaw423@gmail.com

Mots-clés : Communication animale, coûts sociaux, signaux, ultraviolet, lézards, *Zootoca vivipara*.

Key-words: Animal communication, social costs, signals, ultraviolet, lizards, *Zootoca vivipara*.

Les animaux utilisent une grande variété de signaux pour communiquer entre eux. Selon la théorie en communication animale, un signal peut devenir stable au cours de l'évolution si l'émetteur et le receveur en acquièrent des bénéfices nets en termes de valeur sélective (Searcy & Nowicki 2005, Bradbury & Vehrencamp 2011). Pour atteindre cet équilibre, l'information transmise par le signal, dite honnête, doit être fiable et non falsifiable (Dawkins & Krebs 1978 ; Maynard Smith & Harper 2003). Un des mécanismes permettant de garantir l'honnêteté d'un signal requiert la présence de coûts associés à l'expression du signal (Searcy & Nowicki 2005). Ces coûts peuvent notamment être physiologiques ou sociaux (Bradbury & Vehrencamp 2011). D'une part, les signaux handicap (Zahavi 1975) sont associés à des coûts de production et/ou de maintenance du signal (i.e. physiologiques). D'autre part, les signaux dits conventionnels (Johnstone & Norris 1993) peuvent refléter un statut de motivation ou d'aptitude au combat sur la base d'une convention arbitraire. Ces derniers sont associés à des coûts sociaux imposés par les receveurs lors d'interactions agonistiques tels que des agressions (Maynard Smith & Harper 2003, Ligon & McGraw 2016).

Les signaux chromatiques constituent une classe majeure des signaux visuels en communication animale. Dans le contexte de la sélection sexuelle, ils reflètent généralement des traits de qualité individuelle (Andersson 1994, Stuart-Fox 2004).

Bien que les coûts garantissant l'honnêteté des signaux de couleurs pigmentaires (e.g. mélanine, caroténoïdes) soient bien étudiés, ceux associés aux couleurs structurelles, telles que l'ultraviolet (UV), restent encore peu connus. La gorge des Lézards vivipares (*Zootoca vivipara*) mâles adultes reflètent dans l'UV (Martin *et al.* 2013) et ces signaux jouent un rôle dans la compétition entre mâles (Martin *et al.* 2016) ainsi que dans le choix du partenaire par la femelle (Badiane *et al.* 2020). De plus, la saturation UV de la gorge des mâles augmenterait avec l'âge et la taille (Bonnaffé *et al.* 2018). Un dichromatisme sexuel de la gorge dans les UV apparaît à l'âge adulte et la réflectance varie entre individus (Fitze *et al.* 2008, Martin *et al.* 2013). Les mâles du Lézard vivipare présentent une coloration ventrale à deux principaux morphes : jaune pour les jeunes mâles et orange pour les mâles plus âgés. Les mâles adultes arborent également des ponctuations mélaniques ventrales et une coloration plus vive que les femelles. Ces traits de couleur sont plus prononcés chez les mâles que chez les femelles, indiquant un rôle de la sélection sexuelle dans leur évolution (Fitze *et al.* 2008, Martin *et al.* 2013).

Des coûts sociaux maintiendraient-ils l'honnêteté des signaux UV chez les mâles de cette espèce ? Pour chercher à répondre à cette question, des rencontres dyadiques expérimentales ont été menées entre des mâles focaux et des adversaires qui leur étaient plus petits ou plus grands et dont les signaux avaient

été manipulés (i.e., malhonnêtes) ou non (i.e., contrôles). Comme la taille corporelle est un indice de qualité individuelle chez les lézards (Names et al. 2019), nous avons décorrélé la relation entre la taille et les signaux UV. Les petits lézards étaient

soit UV-contrôles, soit UV-augmentés, créant alors des petits malhonnêtes dits 'bluffeurs', alors que les grands lézards étaient soit UV-contrôles soit UV-réduits, créant alors des grands malhonnêtes dits 'troyens' (Fig. 1).

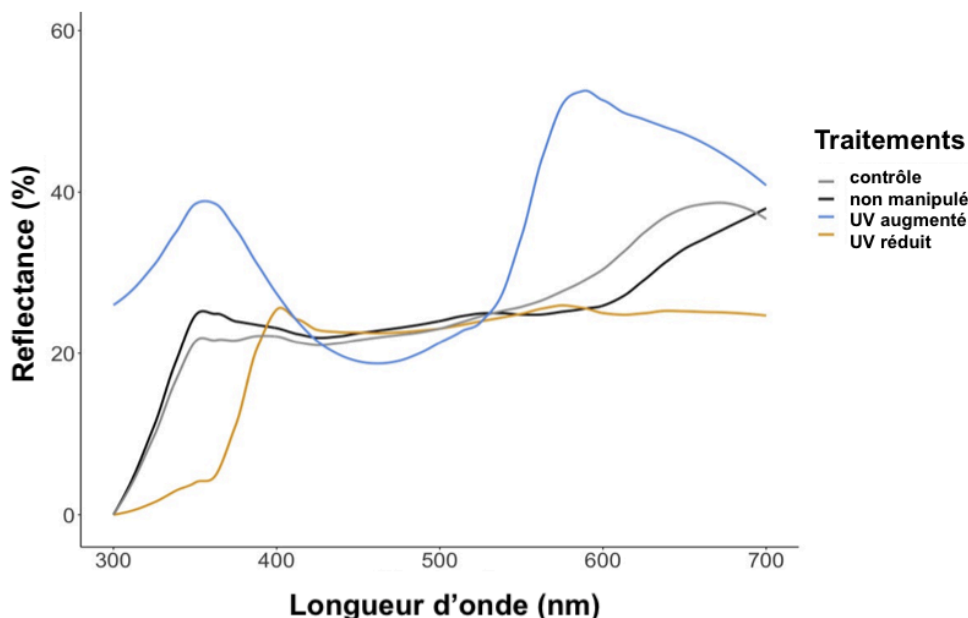


Figure 1 - Spectres de réflectance des différents traitements UV appliqués sur un individu. Les signaux UV des petits lézards mâles « bluffeurs » ont été augmentés à l'aide d'un marqueur orange. Leurs contrôles (i.e petits lézards mâles honnêtes) n'ont pas été manipulés. Les signaux UV des grands lézards mâles « troyens » ont été réduits par l'application d'un mélange d'agents inorganiques UV-bloquants et de matières grasses. Leurs contrôles (i.e grands lézards mâles honnêtes) ont été traités de la solution de matières grasses seulement.

Figure 1 - Reflectance spectra of different UV treatments applied to an individual. The UV signals of the small male "bluffing" lizards were enhanced with an orange marker. bluffers" were enhanced with an orange marker. Their controls (i.e. small honest male lizards) were not manipulated. The UV signals of the large male 'trojan' lizards were reduced by applying a mixture of inorganic UV-blocking agents and fat. Their controls (i.e. large "honest" male lizards) were treated with the fat solution only.

L'objectif de cette étude a ainsi été d'analyser parmi 60 Lézards vivipares mâles adultes : 1) des corrélations entre la couleur et les traits individuels de qualité, 2) les rôles de la couleur et de la taille des lézards lors d'interactions agonistiques et 3) si des individus arborant des signaux malhonnêtes recevaient plus de coût sociaux que des individus honnêtes. L'hypothèse de cette étude, dans le cas où les signaux seraient conventionnels, a été que les mâles seraient plus agressifs envers les mâles de signaux malhonnêtes qu'à leurs contrôles respectifs.

Pour ce faire, des arènes expérimentales constituées d'un point chaud en leur centre ont été réalisées. Lors des rencontres dyadiques, les mâles concouraient pour ce point chaud central. Les comportements des lézards ont été relevés pour chaque interaction selon un éthogramme préalablement établi (e.g approche, attaque, morsure, fuite, thermorégulation etc). Des scores d'agression, de soumission et de dominance ont été calculés à partir des comportements

observés. Des comportements démonstratifs tels que de foot-shake (i.e., frétilllements stéréotypés des pattes avant (Font *et al.* 2012), ainsi qu'indicateurs de stress tels que les grattements de parois ont également été reportés. Les forces de morsures, révélatrices d'une habilité au combat (Salvador et al. 2007, Henningsen & Irschick 2011, Pérez i de Lanuza *et al.* 2014) ont été mesurées. Les données morphologiques et spectrales des parties ventrales et de la gorge de chaque lézard ont été relevées. Nos résultats ont tout d'abord montré que les petits lézards avaient leur gorge saturée en UV et une luminance ventrale élevée. Nous supposons au contraire que la saturation UV de la gorge serait corrélée positivement avec la taille, augmentant avec l'âge par ontogénie (Bonnaffé *et al.* 2018). Également, plus la luminance UV de la gorge était élevée et moins la condition physique l'était. Cela pourrait s'expliquer par une augmentation de mélanine en sa couche dermique réduisant la luminance de ses couches superficielles (Shawkey 2017). La mélanine

à l'âge adulte corrèle positivement avec la qualité individuelle (San José *et al.* 2017) et indique une immuno-compétence (Vervust *et al.* 2013). La coloration jaune des jeunes mâles évoluant vers l'orangé, d'une luminance inférieure, expliquerait également nos résultats. Les grands mâles en bonne condition physique présenteraient donc moins de luminance UV. Enfin, les tonalités ventrales et de la gorge étaient plus élevées chez les mâles en bonnes conditions physiques et pour le morphe orange. Ainsi, hormis pour les résultats concernant la saturation, nos résultats confortent des liens entre les paramètres colorimétriques de la tonalité et de la luminance avec la qualité individuelle. Nous avons ensuite investigué les rôles de la couleur et de la taille lors d'interactions agonistiques chez les individus contrôles uniquement. Soutenant nos résultats précédents, les lézards les plus agressifs avaient une saturation UV de la gorge élevée et un morphe ventral orange. De plus, les lézards qui mordaient le plus fort avaient tendance à être dominants, à thermoréguler plus longtemps et présentaient une faible luminance UV de la gorge.

Notons que toute interaction mène à des coûts plus ou moins importants. Une confrontation entre deux individus de qualité similaire (e.g., écart de taille négligeable entre adversaires) peut engendrer un combat en escalade et conduire à des blessures, diminuant alors la valeur sélective de l'individu (Arnott 2009). Les lézards de notre étude thermorégulaient effectivement davantage à mesure que l'écart de taille avec leurs adversaires diminuait.

Le comportement indicateur de stress de gratter-parois a plus été observé chez les lézards d'une saturation UV de la gorge et d'une luminance ventrale faibles ainsi que d'une luminance UV de la gorge élevée. Un individu de petite taille et/ou de mauvaise condition physique effectuerait ainsi plus ces comportements de stress.

Les grands lézards effectuaient plus de comportements démonstratifs de foot-shake que les petits. Ce comportement était plus observé pour ceux dont la tonalité de la gorge était faible et lorsque l'écart de taille entre adversaires était faible, à l'instar des comportements agonistiques (Lappin *et al.* 2006). Néanmoins, ceux de faible force de morsure et du morphe orange faisaient également plus de foot-shake. Or, la force de morsure révèle une habilité au combat et une tonalité élevée vers l'orangé suggérerait qu'un comportement morphe-spécifique (e.g., agonistique) soit lié à la maturité de l'individu (Abalos *et al.* 2016). Les foot-shakes sont ainsi des comportements démonstratifs encore méconnus et notre étude en présente ses subtilités.

Enfin, nous avons cherché à élucider le rôle de l'honnêteté des signaux UV lors d'interactions agonistiques. La taille est un indicateur de qualité individuelle (López & Martín 2001, Martín *et al.* 2015b) et nos résultats ont conforté en ce sens, son influence comportementale lors des interactions (Fig. 2.).

Les lézards étaient plus dominants, moins soumis et avaient tendance à faire plus de foot-shake face aux

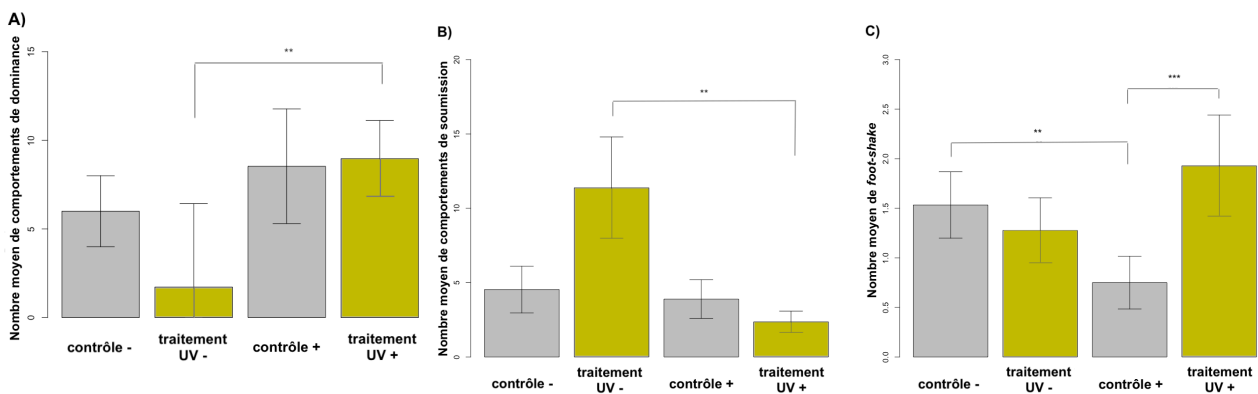


Figure 2 - Moyennes et écart-types (représentés par une barre d'erreur pour chaque histogramme) du nombre de comportements de dominance (A), de soumission (B) et de foot-shake (C) effectués par les mâles focaux selon le traitement des signaux UV du rival (i.e., augmentés (UV+) ou réduits (UV-) et leurs contrôles respectifs (contrôles + ou -). Auront été notées comme valeurs significatives de p, « * » pour $p < 0.05$, « ** » pour $p < 0.01$, « *** » pour $p < 0.001$.

Figure 2 - Means and standard deviations (error bars) of the number of dominance (A), submission (B), and foot-shake (C) behaviours performed by focal males according to the UV signal of the rival (i.e. increased (UV+) or reduced (UV-) and their respective controls (+ or - controls). * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$.

bluffeurs qu'aux troyens. Ils étaient tendanciellement plus dominants face à leurs adversaires manipulés de tailles similaires à la leur, et faisaient plus de foot-shake à leurs adversaires contrôlés de grande taille que de petite taille (Fig. 2). Ainsi, tel qu'observé chez d'autres espèces animales (Tibbetts & Izzo 2010), les lézards de notre étude effectuaient plus de comportements agonistiques envers leurs adversaires malhonnêtes. De plus, ils effectuaient plus de foot-shake face aux adversaires de signaux UV augmentés. Par ailleurs, identiquement à l'étude faite sur les lézards des murailles (Names 2019), nos lézards étaient tendanciellement plus soumis et plus agressifs face aux adversaires de signaux UV réduits. Ainsi, si les lézards infligeaient des coûts sociaux aux troyens, dû à leurs signaux réduits, ils étaient également plus soumis face à ces grands adversaires qui ripostaient et finissaient par s'imposer. Ces résultats valideraient ainsi partiellement l'hypothèse telle que les signaux UV soient conventionnels.

Ainsi, nos résultats montrent qu'hormis pour la saturation, la couleur est associée avec les traits individuels de qualité. Les différences de couleur et de taille reflètent principalement des différences de qualité individuelle lors d'interactions agonistiques. Enfin, nos résultats suggèrent que les signaux UV auraient un rôle partiel parmi les signaux informatifs permettant d'arbitrer un engagement au combat. Les coûts sociaux semblent partiellement participer au maintien de l'honnêteté des signaux UV. Des études complémentaires seraient nécessaires afin d'examiner le potentiel rôle ornemental de ces signaux et leur maintien à travers la sélection sexuelle (Stuart-Fox 2004, Secondi 2012). Un autre type de coûts pourrait également être impliqué dans le maintien de ces signaux, tels que des coûts physiologiques (Zahavi 1975). D'autres études investiguant ces avenues seraient ainsi requises en vue d'approfondir nos connaissances sur les mécanismes de maintenance et de production de ces signaux encore très peu étudiés.

BIBLIOGRAPHIE

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(5): 607-631.

Andersson MB. 1994 - Sexual selection. Princeton University Press. Vol. 72, Princeton. 624 p.

Arnott G, Elwood RW. 2009 - Assessment of fighting ability in animal contests. *Anim Behav*. 77: 991-1004.

Badiane A., Martin M, Meylan S, Richard M, Decencièrre B., et al. 2020 - Male ultraviolet reflectance and female mating history influence female mate choice and male mating success in a polyandrous lizard. *Biol J Linn Soc*. 130 (3): 586-598.

Bonnaffé W, Mugabo M., Le Galliard J.-F., Martin M., Meylan S. 2018 - Ontogenetic trajectories of body coloration reveal its function as a multicomponent nonsenescent signal. *Ecol Evol*. 8: 12299-12307.

Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L. 2011 - Principles of animal communication (2nd ed.) Sunderland, MA: Sinauer. 768 p.

Dawkins, R., Krebs, J. R. 1978 - Animal signals: information or manipulation? *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, (Krebs & Davies eds), pp. 380-402. Blackwell, Oxford. 512 p.

Fitze PS, Cote J, Martínez-Rica JP, Clobert J. 2008 - Determinants of male fitness: Disentangling intra- and inter-sexual selection. *J Evol Biol*. 21(1): 246-255.

Font, E., Carazo, P., Pérez i de Lanuza, G., & Kramer, M. 2012 - Predator-elicited foot shakes in wall lizards (*Podarcis muralis*): Evidence for a pursuit-deterrent function. *J Comp Psychol*, 126(1): 87-96.

Henningsen, J.P., & Irschick, D.J. 2011 - An experimental test of the effect of signal size and performance capacity on dominance in the green anole lizard. *Funct Ecol*, 26(3): 10.

Johnstone R.A, Norris K. 1993 - Badges of status and the cost of aggression. *Behav Ecol Sociobiol*. 32: 127-34.

Lappin AK., Brandt Y., Husak JF., Macedonia JM, Kemp DJ. 2006 - Gaping displays reveal and amplify a mechanically based index of weapon performance. *Am Nat*. 168: 100-113.

Ligon RA, McGraw KJ. 2016 - Social costs enforce honesty of a dynamic signal of motivation. *Proc R Soc B*. 283: 20161873.

López, P. & Martín, J. 2001 - Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behav Ecol Sociobiol*. 49: 111.

Martin, M., Meylan, S., Gomez, D., & Galliard, J. 2013 - Ultraviolet and carotenoid-based coloration in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in relation to age, sex, and morphology. *Biol J Linn Soc*, 110(1): 128-141.

Martin, M., Meylan, S., Perret, S., and Le Galliard, J.-F. 2015b - UV coloration influences spatial dominance but not agonistic behaviors in male wall lizards. *Biol J Linn Soc*. 69: 1483-1491.

Martin M., Meylan S., Haussy S., Decencièrre B., Perret S., Le Galliard J.-F. 2016 - UV color determines the issue of conflicts but does not covary with individual quality in a lizard, *Behav Ecol*. 27(1): 262-270.

Maynard Smith J, Harper DGC. 2003 - Animal signals. Oxford University Press, Oxford. 176 p.

Names, G., Martin, M., Badiane, A. et al. 2019 - The relative importance of body size and UV coloration in influencing male-male competition in a lacertid lizard. *Behav Ecol Sociobiol.* 73: 98.

Pérez i de Lanuza, G., Carazo, P., Font, E. 2014 - Colours of quality: Structural (but not pigment) coloration informs about male quality in a polychromatic lizard. *Anim Behav.* 90: 73-81.

Salvador A, Díaz JA, Veiga JP, Bloor P, Brown RP. 2007 - Correlates of reproductive success in male lizards of the alpine species *Iberolacerta cyreni*. *Behav Ecol.* 19: 169-176.

San José L., Huyghe K., Schuerch J., Fitze P. 2017 - More melanized males bite stronger but run slower: potential performance trade-offs related to melanin-based coloration. *Biol J Linn Soc.* 122(1): 1-13.

Searcy W., Nowicki S. 2005 - The evolution of animal communication. Princeton University Press, Monographs in Behavior and Ecology, Princeton. 288 p.

Secondi, J., Lepetz, V., & Théry, M. 2012 - Male attractiveness is influenced by UV wavelengths in a newt species but not in its close relative. *PLoS One*, 7: 30391.

Shawkey M.D. & D'Alba L. 2017 - Interactions between colour-producing mechanisms and their effects on the integumentary colour palette, *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 372(1724): 20160536.

Stuart-Fox, D. M., & Ord, T. J. 2004 - Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proc Bio Sci.* 271(1554): 2249-2255.

Tibbetts EA, Izzo A. 2010 - Social punishment of dishonest signalers caused by mismatch between signal and behavior. *Curr Biol.* 20: 1637-1640.

Vervust B., Vroonen J., Van Damme R. 2013 - Melanin-based colouration as a potential indicator of male quality in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae). *Amphibia-Reptilia.* 34: 539-549.

Zahavi A. 1975 - Mate selection - a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.