

DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.6790620>

STEFANO SCALI, MARCO MANGIACOTTI, ROBERTO SACCHI,
ALAN JIOELE COLADONATO, MATTIA FALASCHI, LUCA SAVIANO,
MARINA GIULIA RAMPOLDI, MATTEO CROZI, CESARE PEROTTI,
FRANCESCO ZUCCA, ELISABETTA GOZZO & MARCO ALBERTO LUCA ZUFFI

INCONTRI RAVVICINATI DEI TRE MORFI: IL RUOLO DEL COLORE NELL'AGGRESSIVITÀ DI UNA LUCERTOLA POLIMORFICA

RIASSUNTO

Il polimorfismo cromatico è un fenomeno comune controllato geneticamente e il processo che genera e mantiene i morfi può influenzare i tassi di speciazione/estinzione. Le colorazioni sono segnali utilizzati nella comunicazione intraspecifica perché forniscono informazioni riguardo le strategie alternative e possono ridurre i potenziali rischi legati a conflitti non necessari. La competizione e le interazioni aggressive tra i morfi possono contribuire al mantenimento del polimorfismo cromatico. Ciò può portare ad una distribuzione spaziale non uniforme dei morfi in una popolazione, perché la frequenza locale dei morfi stabilisce l'intensità della competizione e la fitness di ciascun maschio. Abbiamo utilizzato la lucertola polimorfica *Podarcis muralis* per verificare se l'aggressività vari tra i morfi sulla base di due ipotesi contrastanti: un'aggressività omomorfica contro una eteromorfica. Abbiamo usato il test dello specchio dopo aver manipolato i colori e abbiamo verificato la consistenza dei risultati con l'analisi della distribuzione spaziale dei morfi in una popolazione selvatica. Entrambi gli esperimenti hanno confermato che l'aggressività è più comune durante i conflitti omomorfici rispetto a quelli eteromorfici. L'adozione di strategie comportamentali alternative che minimizzino i rischi e i costi, potrebbe facilitare la coesistenza stabile dei fenotipi e ridurre la competizione. Uno sbilanciamento dell'aggressività avvantaggerebbe il morfo più raro, che subirebbe meno attacchi dai morfi più comuni, ottenendo un vantaggio nella fitness. Questo processo sarebbe frequenza-negativa dipendente e stabilizzerebbe il polimorfismo, contribuendo, probabilmente, alla speciazione simpatica.

Parole chiave. Polimorfismo cromatico, aggressività omomorfica, test dello specchio, *Podarcis muralis*, lacertidi, distribuzione spaziale dei morfi, strategie alternative.

SUMMARY

Close encounters of the three morphs: the role of color on aggression in a polymorphic lizard. Color polymorphism is a common phenomenon under genetic control, and the generation and

maintenance of morphs can affect speciation/extinction rates. Colours are used in intraspecific communication to give information about alternative strategies and can avoid or decrease unwanted fighting among morphs. This way, competition and aggression among colour morphs could contribute to polymorphism maintenance. This could cause an uneven spatial distribution of individuals of different morphs in a population because the frequency of each morph establishes the intensity of the competition and the fitness of each male. We studied the polymorphic lacertid *Podarcis muralis* to assess if aggression varies among morphs under two contrasting hypotheses: a heteromorphic vs. a homomorphic aggression. We manipulated ventral colours and used laboratory mirror tests to measure aggression, then we verified the consistency of results analysing the spatial distribution of all morphs in a wild population. Both the experiments confirmed that aggressive behaviours are more common between homomorphic individuals than between heteromorphic ones. We believe that alternative behavioural strategies could minimize risks and costs of fighting and could facilitate the stable coexistence of the different phenotypes reducing competition. A bias in aggression gives an advantage to the rarer morph, which would suffer less harassment by common morphs, thus obtaining a fitness advantage. This process would be negatively-frequency-dependent and would stabilize polymorphism, possibly contributing to sympatric speciation.

Key words. Color polymorphism, homomorphic aggression, mirror test, *Podarcis muralis*, lacertid lizard, morph spatial distribution, alternative strategies.

INTRODUCTION

In una specie polimorfica, i morfi sono geneticamente controllati e possono evolvere per selezione sessuale o naturale; il processo che li genera e li mantiene può influenzare i tassi di speciazione/estinzione sia positivamente che negativamente (GRAY & MCKINNON, 2007). Spesso il polimorfismo è associato a strategie riproduttive alternative e i maschi dei diversi morfi possono adottare diverse strategie aggressive nei confronti degli altri individui dello stesso sesso. Le asimmetrie nell'aggressione possono servire a ridurre i conflitti non necessari, evitando rischi e costi e migliorando la fitness (BLEAY *et al.*, 2007). L'analisi di queste strategie e della distribuzione spaziale dei morfi può rivelare informazioni sulle interazioni competitive che risiedono dietro l'esistenza dei morfi. Abbiamo studiato le variazioni di aggressività tra i morfi della Lucertola muraiola *Podarcis muralis* sulla base di due ipotesi: i) un'ipotesi di aggressività eteromorfa (cioè se alcuni morfi siano più aggressivi di altri o se alcuni morfi siano più aggressivi nei confronti uno specifico morfo); ii) un'ipotesi omomorfa (cioè se il livello di aggressività sia maggiore nei confronti di individui appartenenti al proprio morfo). Per fare ciò sono stati fatti degli esperimenti in laboratorio, mediante il test dello specchio (SCALI *et al.*, 2019), ed è stato effettuato un campionamento intensivo di un giorno per verificare la distribuzione spaziale dei morfi in un'area densamente popolata al fine di validare i risultati dell'esperimento sulla base di un effetto attrattivo/repulsivo dei morfi. Le catture e gli esperimenti sono stati condotti dopo l'ottenimento

dei permessi del Ministero dell'Università e della Ricerca (MIUR), prot. 0002154/PNM del 2 marzo 2016, validi per il periodo 2016-2018.

Durante l'esperimento di laboratorio i colori ventrali delle lucertole sono stati manipolati colorando il ventre e la gola degli individui con tempe-re atossiche facilmente lavabili dopo l'esperimento, così da verificare il com-portamento delle lucertole allo specchio di fronte ad individui appartenenti ai tre morfi. In totale sono stati effettuati 144 esperimenti, registrando i com-portamenti aggressivi nei confronti dell'immagine riflessa. La mappa spazia-le ottenuta durante il campionamento intensivo ha permesso di stimare la distanza tra gli individui e di verificare se questa fosse significativamente diversa nel confronto tra morfi o sulla base del confronto eteromorfico/omo-morfico. Gli esperimenti in laboratorio hanno dimostrato che il livello di aggressività non differisce nel confronto a tre morfi, per cui nessun morfo si mostra più aggressivo sulla base del colore, mentre il livello di aggressività è risultato significativamente maggiore quando sono stati confrontati individui omomorfici rispetto ad individui eteromorfici. I risultati sono stati conferma-ti dall'analisi mediante modelli matematici della distribuzione spaziale sul campo a seguito di un campionamento intensivo in un'area archeologica, dove individui appartenenti allo stesso morfo sono stati osservati a distanze maggiori rispetto ad individui di morfi differenti, suggerendo una distribu-zione non casuale dei morfi.

In conclusione, l'aggressività tra maschi di Lucertola muraiola sembra essere dipendente dal morfo e l'adozione di strategie comportamentali alter-native che minimizzino i rischi e i costi di conflitti non necessari potrebbe faci-litare la coesistenza stabile dei fenotipi (DIJKSTRA *et al.*, 2006). Un *bias* nell'ag-gressività nei confronti di individui del proprio colore darebbe un beneficio al morfo più raro, che subirebbe meno aggressioni e otterrebbe una maggiore fit-ness. Questo processo, frequenza-negativa dipendente, stabilizzerebbe il poli-morfismo nelle popolazioni (SEEHAUSEN & SCHLUTER, 2004).

REFERENCES

- BLEAY C., COMENDANT T. & SINERVO B., 2007. An experimental test of frequency-dependent selection on male mating strategy in the field. *Proc. R. Soc. B*, 274: 2019–2025.
- DIJKSTRA P.D., SEEHAUSEN O., GRICAR B.L.A., MAAN M.E. & GROOTHUIS T.G.G., 2006. Can male-male competition stabilize speciation? A test in Lake Victoria haplochromine cichlid fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59 (5): 704–713.
- GRAY S.M. & MCKINNON J.S., 2007. Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends Ecol. Evol.*, 22 (2): 71–79.
- SCALI S., SACCHI R., FALASCHI M., COLADONATO A.J., POZZI S., ZUFFI M.A.L. & MANGIACOTTI M., 2019. Mirrored images but not silicone models trigger aggressive responses in male Common wall lizards. *Acta Herpetol.*, 14 (1): 35–41.

SEEHAUSEN O. & SCHLUTER D., 2004. Male–male competition and nuptial-colour displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. *Proc. R. Soc. B*, 271: 1345–1353.

SINERVO B. & LIVELY C.M., 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative mating strategies. *Nature*, 380: 240–243.

Authors' address — S. SCALI, L. SAVIANO, M.G. RAMPOLDI, E. GOZZO, Natural History Museum of Milan, Corso Venezia, 55 - 20121 Milano (I); e-mail: stefano.scali@comune.milano.it; M. MANGIACOTTI, R. SACCHI, A.J. COLADONATO, M. CROZI, C. PEROTTI, F. ZUCCA, Department of Earth and Environmental Sciences, University of Pavia, Via Taramelli, 24 - 27100 Pavia (I); M. FALASCHI, Department of Environmental Science and Policy, University of Milan, Via Celoria, 26 - 20133 Milano (I); M.A.L. ZUFFI, Natural History Museum, University of Pisa, Via Roma, 79 - 56011 Calci (Pisa, I).