

THÈSE

PRÉSENTÉE A

L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

ÉCOLE DOCTORALE : Diversité du vivant

Par MéliSSa Martin

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : Evolution & Ecologie comportementale

FONCTIONS ET MAINTIEN DE LA VARIABILITE DE LA COLORATION ULTRAVIOLETTE CHEZ LES LACERTIDAE

Directeur de recherche : Pr. Sandrine Meylan
Co-directeur de recherche : Dr. Jean-François Le Galliard

Soutenue le : 10/12/2013

Devant la commission d'examen formée de :

M. Jorge Cubo Garcia
M. Jan Komdeur
M. Thierry Lengagne
Mme Jessica Stapley
M. Marc Théry

UPMC
University of Groningen
Université Lyon 1
University of Sheffield
MNHN

Professeur
Professeur
Professeur
Docteur
Professeur

REMERCIEMENTS

Les remerciements... par où commencer ? J'ai eu l'occasion de rencontrer tellement de personnes au cours de ma thèse que j'ai bien peur d'en oublier. Commençons donc par le début de l'aventure et en premier lieu par mes chefs ! Sandrine, Jean-François, vous avez pris le risque de parier sur moi et j'espère avoir été suffisamment à la hauteur de vos attentes parce que bon ce n'est pas comme si j'avais été facile tous les jours ! J'ai dû vous donner de sacrés sueurs froides et particulièrement pour le manuscrit de thèse... Mais vous avez toujours su être patients avec moi, quoique quelque peu directifs, mais c'était exactement ce dont j'avais besoin pour avancer ! Une once subtile et suffisante de 'Non mais c'est bien quand même ! Continue comme ça !' et beaucoup de 'Il en est où ton papier ? Tu as fini ton papier ? Tu as toujours pas fini ton papier ?'. Vous avez su être présents tout en me laissant beaucoup de liberté et vous m'avez aussi donné un cadre et un cap solide tout en étant à l'écoute de mes envies et de mes intérêts scientifiques. Je pense notamment au projet sur la vision qui n'était pas du tout prévu au programme initialement mais que vous m'avez encouragé à développer et pour lequel vous m'avez soutenu avec enthousiasme. Enfin, vous avez aussi su être compréhensifs et un vrai soutien psychologique dans les moments de disette de motivation ou de moral. C'est une vraie apologie ! Des points négatifs ? Il n'y en a pas parce que vous faites une paire de directeurs parfaitement complémentaires ! Alors pour tout ça et plus encore, un grand merci !

Je souhaiterais également remercier toutes personnes avec qui j'ai travaillé pendant ces trois ans et je pense entre autres à Doris Gomez et à Ellis Loew qui ont eu la gentillesse de m'accueillir chez eux lors de nos collaborations. Vous avez toujours répondu présents lorsque j'avais besoin de votre précieuse aide alors merci beaucoup ! Je voudrai dire aussi un grand merci à Thomas Tully premièrement parce que c'est mon nouveau chef ! Et deuxièmement parce que, Thomas, tu m'auras permis de finir ma thèse plus sereinement en acceptant que je termine la rédaction alors que mon contrat avec toi est déjà commencé. Un vrai sauveur ! Je ne sais pas comment j'aurais pu terminer dans les temps sans cette aide précieuse. Alors merci beaucoup ! Je pense aussi à toute l'équipe de la station de Foljuif et surtout à Béatrix et Samuel. Merci à vous pour votre soutien de tous les instants, pour tous les lézards capturés, tous les grillons nourris, tous les terrariums préparés, tous les heures de mesures morphométriques et d'observations comportementales... comment est-ce que j'aurais fait sans vous !... et surtout pour tous les moments de partage et pour votre bonne humeur et votre amitié. Grâce à vous, les périodes de terrains ont été un vrai bonheur !

Ensuite, je voudrai remercier tous les membres du laboratoire et particulièrement les membres de l'équipe Ecophysiologie évolutive pour leur accueil chaleureux quand je suis arrivée, pour tous les repas et les cafés partagés ensemble, pour les discussions animées scientifiques et beaucoup moins scientifiques, et pour les éclats de rires... bref, pour avoir fait vivre le laboratoire et l'équipe et m'avoir largement ouvert leur porte. Je ne peux pas oublier de remercier mes stagiaires Florent, Elodie, Amandine et Chloé. Vous avez tous été d'une

grande aide et je n'aurais jamais pu mener à bien mes expériences sans vos petites mains. Mais en plus de cela vous vous êtes tous vraiment investi dans vos stages et vous avez tous été des amours rendant le terrain encore plus plaisant et amusant. Une petite dédicace particulière à Chloé et Amandine et leur (gros) grain de folie. Les filles, merci d'être aussi folles ! Merci pour tous nos éclats de rire et nos délires ! Vous m'avez vraiment permis de décompresser et de me rebooster avant le début de la période de rédaction de ma thèse !

Après il y a bien sûr tous les amis et potes, du laboratoire ou d'ailleurs, tout prêt ou très loin, sans qui il aurait été très compliqué de garder le moral et la motivation. Je pense surtout à Mélodie, Astrid, Mélanie, Margaux, Alexandra, Jordan, Paulina, Julia, Lisa, Josefa, Marianne, Claudia, Anaïs, Ewen, Marie, Marion, Sylvain et Thomas... A chacun d'entre vous, merci d'avoir été là au quotidien, pour m'avoir supporté les mauvais jours et pour avoir écouté mes pleurnicheries, mais surtout pour toutes les bières partagées, les soirées et les vacances décompressions, les sorties, et les poilades ! J'ai une pensée particulière pour Mélodie et Lisa. Les filles ne changez rien ! Merci pour nos soirées papotage et surtout pour tous vos conseils, pour m'avoir rassurée quand il le fallait mais aussi pour m'avoir botté les fesses quand j'en avais le plus besoin. Alexandra, on n'a pas visité Paris en large et en travers mais presque !

Il y a ma famille et particulièrement ma mère, ma sœur et mon frère, indéfectibles, qui auront été de tous les instants. Vous avez subi tous mes excès... mes coups de gueules, mes vagues à l'âme, tous les moments de stress intense et de doutes... mais j'ai aussi pu partager avec vous mes joies, mes petites victoires et mes moments d'euphorie parce que malgré le fait que vous ne compreniez pas grand-chose à ce que je fais, vous avez toujours fait l'effort d'essayer de comprendre et vous m'avez soutenu dans tous mes choix aussi dure soient-ils.

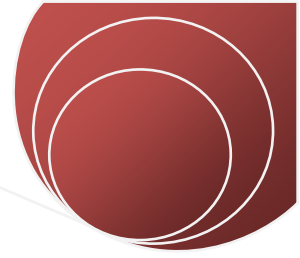
A vous tous un grand merci !

Mélissa

TABLE DES MATIERES

CADRE THEORIQUE & CONCEPTUEL	6
LA COMMUNICATION ANIMALE	7
<i>PRINCIPE</i>	7
<i>HONNETETE DES SIGNAUX DE COMMUNICATION</i>	8
LES SIGNAUX DE COMMUNICATION ET LA MEDIATION DES CONFLITS	10
<i>LA THEORIE DES CONFLITS ANIMAUX</i>	10
<i>LES BADGES DE STATUT</i>	12
LES SIGNAUX DE COMMUNICATION ET LE CHOIX DE PARTENAIRE	14
PROBLEMATIQUE DE LA THESE	17
MODELES BIOLOGIQUES, PREREQUIS ET METHODES	23
LES ESPECES ETUDIEES	24
<i>LE LEZARD VIVIPARE, ZOOTOCA VIVIPARA</i>	25
<i>LE LEZARD DES MURAILLES, PODARCIS MURALIS</i>	26
CARACTERISATION DE LA COLORATION INDIVIDUELLE	27
<i>SPECTROPHOTOMETRIE</i>	27
<i>PARAMETRES DESCRIPTIFS DES SPECTRES DE COULEUR</i>	28
ETUDE DE LA VISION	29
<i>METHODES D'ACQUISITION DES DONNEES SUR LA PHYSIOLOGIE DE LA VISION</i>	31
<i>MODELISATION DE LA VISION</i>	32
INDICES DE QUALITE INDIVIDUELLE	33
METHODES EXPERIMENTALES	34
<i>MANIPULATION DE LA COMPOSANTE ULTRAVIOLETTE DE LA COLORATION</i>	34
<i>COLLECTE DE DONNEES SUR LES INTERACTIONS ENTRE MALES</i>	35
<i>COLLECTE DE DONNEES SUR LE CHOIX DE PARTENAIRE</i>	37
RESULTATS PRINCIPAUX DISCUTES	39
CHAPITRE 1 - VARIABILITE INTRASPECIFIQUE DES SIGNAUX VISUELS UV	40
<i>VARIABILITE SPATIALE CORPORELLE</i>	40
<i>VARIABILITE LIEE A L'AGE ET AU SEXE</i>	40
<i>VARIABILITE LIEE AUX AUTRES TRAITS DE COULEUR</i>	43
<i>VARIABILITE INTERINDIVIDUELLE INTRA-CLASSE</i>	45
<i>VARIABILITE SAISONNIERE</i>	46
<i>CONCLUSION</i>	48

CHAPITRE 2 - LES LACERTIDAE SONT-ILS CAPABLE DE PERCEVOIR LES ULTRAVIOLETS ET DE DISCRIMINER LA VARIABILITE INTERINDIVIDUELLE ?	49
<i>SPECIFICITES DU SYSTEME DE VISION DES LEZARDS</i>	49
<i>ACUITE DU SYSTEME VISUEL</i>	53
<i>CONCLUSION</i>	54
CHAPITRE 3 - LES SIGNAUX UV ONT-ILS UN ROLE DANS LES INTERACTIONS MALE-MALE CHEZ LES LACERTIDAE ?	55
<i>IMPLICATION DANS LE PROCESSUS D'EVALUATION MUTUELLE DES ADVERSAIRES</i>	56
<i>IMPLICATION DANS L'ISSUE DES INTERACTIONS</i>	57
<i>ET EN DEHORS DE LA SAISON D'ACCOUPLEMENT ?</i>	58
<i>CONCLUSION</i>	59
CHAPITRE 4 - LES SIGNAUX UV ONT-ILS UN ROLE DE CHOIX DE PARTENAIRE DES FEMELLES ?	60
<i>UV ET CHOIX DE PARTENAIRE PRE-COPULATOIRE</i>	62
<i>UV ET CHOIX DE PARTENAIRE POST-COPULATOIRE</i>	63
<i>CONCLUSION</i>	64
<u>CONCLUSION GENERALE & PERSPECTIVES</u>	66
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	70
<u>ANNEXES</u>	79
ARTICLE 1	80
ARTICLE 2	102
ARTICLE 3	119
ARTICLE 4	136
ARTICLE 5	152



CADRE THEORIQUE & CONCEPTUEL

La communication animale

Principe

Tous les animaux sont à l'écoute de leur environnement physique, écologique et social afin de collecter les informations nécessaires à une prise de décision en fonction de la perception des conditions environnementales. Lorsque des informations transitent entre au moins deux êtres vivants, on parle alors de communication. Au sens large, la communication inclut l'échange d'information entre individus d'une même espèce ou d'espèces différentes ainsi que la collecte d'information sur la valeur de l'environnement et l'autocommunication (écholocation et électrolocation, Bradbury & Vehrencamp, 2011). Au sens strict, on appelle communication vraie toute action ou indice délivré par un organisme (émetteur) qui est perçu et peut potentiellement affecter le comportement présent ou future d'autres organismes (récepteur, Gillam, 2012, Figure 1).

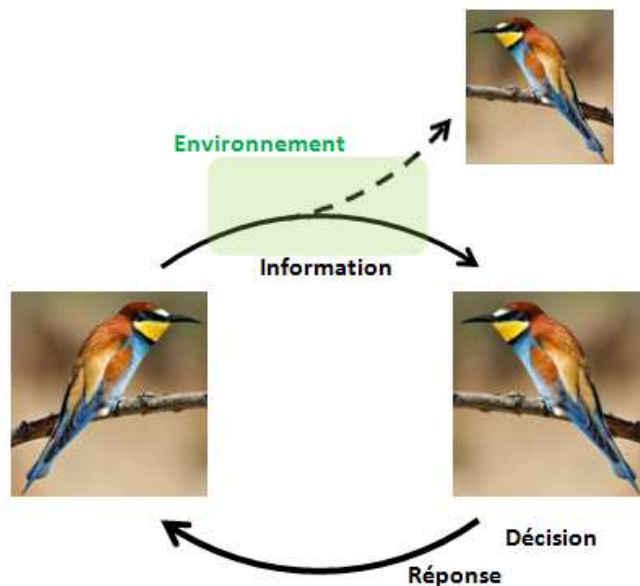


Figure 1. Un modèle de la communication animale. Les informations émises par un individu A vers un individu B se propagent à travers l'environnement où elles se distordent en partie et peuvent être interceptées par d'autre congénère C ou par des prédateurs. Ces informations engendrent une prise de décision et éventuellement une réponse comportementale chez l'individu B et/ou chez les congénères C et les prédateurs.

En analysant leur environnement à l'aide de leurs organes sensoriels, les animaux peuvent percevoir deux grands types d'informations – les indices et les signaux – qui sont tous deux au moins en partie corrélés aux conditions environnementales d'intérêt. Les indices sont générés par inadvertance ou dérivés de fonctions autres que la communication et fournissent par conséquent des informations typiquement incomplètes sur l'émetteur. Par exemple, les mammifères prédateurs combinent les indices olfactifs, visuels et auditifs pour détecter et localiser une proie. En revanche, les signaux sont expressément produits par l'émetteur afin de fournir des informations additionnelles et spécifiques aux récepteurs. Il y aurait donc intentionnalité dans la communication par signalisation et l'échange d'informations représenterait un bénéfice potentiel pour toutes les parties (Bradbury *et al.*, 2011; Danchin, Giraldeau & Cézilly, 2008; Gillam, 2012).

Il existe une extraordinaire diversité de signaux dans le monde animal dont les formes ont été modelées selon l'information véhiculée, les mécanismes physiques et

physiologiques de production et d'émission ainsi que leurs coûts associés, les capacités de perception et de discrimination, et le contexte écologique de la communication. L'information peut être encodée de diverse manière. Ainsi, un signal peut être à variantes discrètes (morphes) ou continues (ou une mixture des deux), il peut apparaître lors de la saison de reproduction ou être durable à travers les saisons. Un signal peut avoir plusieurs composantes comme par exemple un ornement de couleur uniforme qui requière la spécification de sa forme, taille, teinte, saturation et clarté. Les animaux peuvent aussi utiliser des combinaisons des différents types de signaux (olfactif, visuel, tactile, acoustique...) donnant lieu à des signaux multimodaux. Les signaux à multiple modalités ou propriété sont appelés signaux multivariés, et permettent d'élargir et de complexifier le répertoire de communication des animaux (Bradbury *et al.*, 2011).



Figure 2. Spécimen mâle d'Euplecte à épaulettes orangées. Crédit photo: Tony Faria.

Un signal représente le support physique de l'information que de nombreux facteurs peuvent distordre au cours de sa propagation (Montgomerie, 2006). Le récepteur perçoit de ce fait un message bruité et imparfait qui peut être source d'erreur dans la prise de décision comportementale. Différentes stratégies non exclusives permettent d'améliorer la netteté du message afin de prendre de meilleures décisions (Endler, 1992). Par exemple, la netteté du signal coloré peut être améliorée au moment de l'émission par l'existence d'un important contraste entre le signal coloré et le fond visuel (Gomez & Théry, 2007). L'utilisation de signaux multivariés peut également permettre de réduire le bruit entourant le message en multipliant les sources d'information. Par exemple, chez l'Euplecte à épaulettes orangées *Agelaius phoeniceus* (Figure 2), les comportements territoriaux des mâles consistent à s'incliner vers l'avant, à exposer leurs épaulettes et à pousser une plainte sonore et ces trois types de signaux indiquent la même condition (signaux redondants). En milieu fermé, la plainte peut être entendue par des congénères situés à plus grande distance que les épaulettes rouges ou la posture de salutation ne peuvent être vues. En revanche, en milieu ouvert, les signaux visuels colorés et posturaux peuvent être détectables à plus grande distance que les signaux acoustiques (Brenowitz, 1982). Les multiples canaux de communication utilisés par cet oiseau lui permettent de contourner les problèmes de bruitage du signal induit par le milieu de propagation.

Honnêteté des signaux de communication

Pour que les signaux soient fiables, ils doivent assurer le récepteur de leur honnêteté en ayant un coût sanctionnant toute forme de tricherie. Sans de tels coûts, les émetteurs pourraient devenir malhonnêtes, les récepteurs ignoreraient les signaux, et aucun système évolutivement stable avec des signaux de communication informatifs ne pourrait être atteint (Hurd & Enquist, 2005; Maynard Smith & Harper, 1995). On distingue dans la littérature actuelle cinq catégories de signaux, liés ou non aux autres attributs et à l'état de

Tableau 1. Classification des signaux basée sur les coûts garantissant l'honnêteté. Issu et adapté de Bradbury & Verhencamp (2011).

Catégorie	Coût	Exemple d'information véhiculée
Signaux de handicap	Coûts de production ou de maintenance	Intensité du signal révèle la condition ou la capacité à combattre
Signaux index	Contraintes physiques et physiologiques	Révèlent la taille corporelle ou la zone de naissance
Signaux de proximité	Risques de blessure	Indiquent la confiance de l'animal ou une intention
Signaux conventionnels	Coûts sociaux	Révèlent le statut ou la capacité à combattre
Modificateurs	Contraints par les attributs de l'émetteur	Amplificateur facilitant l'évaluation de la taille de l'animal

l'émetteur, en fonction du type de coûts qui leur est associé et qui garantit leur honnêteté (Table 1). Seuls les signaux de handicap et les signaux conventionnels seront abordés ici et font de ce fait l'objet d'un développement.

Amotz Zahavi (1975) a proposé que, pour garantir l'honnêteté du signal, celui-ci doit imposer un coût de production ou de maintenance à la manière d'un handicap, que des individus tricheurs ne peuvent pas soutenir. Les individus de faible qualité paient un coût plus élevé pour une intensité donnée du signal, si bien que ceux-ci arborent un signal de moindre intensité que les individus de plus grande qualité. L'intensité du signal est de ce fait corrélée de façon fiable à la qualité de l'individu. De tels signaux sont appelés signaux indicateurs ou signaux condition-dépendant et on considère généralement qu'ils véhiculent des informations sur la constitution génétique et phénotypique de l'animal (Grafen, 1990; Hamilton & Zuk, 1982; Kodric-Brown & Brown, 1984; Zahavi, 1975). L'exemple le plus emblématique est bien entendu la queue des paons : plus la queue des mâles est longue et plus ces derniers ont du succès auprès des femelles malgré le fait que ces plumes handicapent fortement les déplacements de l'animal. Ici, la qualité est considérée comme un concept large qui inclut des aspects variés de la constitution de l'animal tels que le statut social, les bons gènes, la capacité à combattre, la capacité à chercher de la nourriture, etc...

Par contraste, certains signaux de communication n'imposent pas de coûts de production et ne sont pas physiologiquement liés aux attributs de l'émetteur. La forme de ces signaux peut être arbitraire, et les variantes alternatives du signal peuvent être corrélées aux conditions alternatives par une convention convenue par toutes les parties. De tels signaux sont appelés signaux conventionnels et leur honnêteté est généralement maintenue par des coûts sociaux (Hurd *et al.*, 2005; Guilford & Dawkins, 1995). En effet, si un individu faible en termes de capacité à combattre, de motivation agressive ou de dominance arbore un signal conventionnel encodant le message 'individu fort', il devait être la victime de représailles de la part des rivaux effectivement plus forts. Par exemple,



Figure 3. Portraits de cinq guêpe *Polistes dominulus* présentant des formes variées de masque facial, signal conventionnel d' une capacité agonistique faible (gauche) à forte (droite). Crédit photo: Elizabeth Tibbets & Amanda Izzo.

chez la guêpe sociale, *Polistes dominulus*, la discordance entre le signal de dominance véhiculé par la forme du masque facial et le comportement agressif provoque une punition sociale coûteuse (Tibbets & Izzo, 2010), Figure 3).

Alternativement, il a également été suggéré que le risque de prédation soit une force sélective contrôlant la tricherie (Balph, Balph & Romesburg, 1979; Fugle & Rothstein, 1987). Cette hypothèse considère que les individus présentant des signaux plus exubérants sont plus facilement détectables par les prédateurs. Les animaux dominant peuvent compenser leur handicap par une plus grande expérience et capacité à échapper aux prédateurs (Moreno-Rueda, 2003), ou bien ils sont plus actifs et sont donc des proies faciles (Veiga, 1993). Dans un cas comme dans l'autre, tricher est alors une stratégie bien trop coûteuse pour les individus de moindre qualité. Cependant, cette hypothèse n'a pas vraiment de support empirique.

Par ailleurs, en véhiculant des informations redondantes ou des informations différentes mais complémentaires, les signaux multivariés permettent également de diminuer les possibilités de tricher puisqu'ils multiplient les canaux de communication pour un même type d'information. Il devient alors d'autant plus difficile pour les individus faibles de soutenir le développement et le maintien de tous ces canaux. Les signaux multivariés permettraient donc de renforcer la fiabilité du message véhiculé (Hamilton & Sullivan, 2005; Møller & Pomiankowski, 1993; Sullivan, 1994).

Les signaux de communication et la médiation des conflits

La théorie des conflits animaux

Lorsque deux animaux tentent d'acquérir ou de sécuriser l'accès à une ressource limitée telle que la nourriture, un abri ou territoire ou un partenaire sexuel, des conflits d'intérêts éclatent entre eux. Dans ces situations, l'un des protagonistes est généralement voué à gagner et l'autre à perdre, l'issue de l'interaction est donc bénéfique pour l'un des protagonistes et dommageable pour le second. En ce sens, les intérêts des deux individus sont diamétralement opposés ou divergents ce qui génère un potentiel évolutif de conflit qui peut se traduire par une variété d'interactions dites "agressives" depuis des échanges comportementaux ritualisés jusqu'à des combats à mort. Ces interactions agressives engendrent des coûts importants pour les deux opposants liés à la dépense d'énergie et de

temps et à l'augmentation des risques de dommages corporels et de prédation (Hack, 1997; Kelly & Godin, 2001; Marler *et al.*, 1995). Or, les opposants sont rarement égaux en termes de capacité à combattre et de monopoliser les ressources (ou resource-holding potential, RHP), d'agressivité, de motivation à combattre (lié à la valeur de la ressource disputée), ou encore en termes d'expérience. Dans ce contexte, la théorie des jeux prédit généralement que des opposants dont les intérêts sont divergents ont malgré tout "intérêt" à communiquer de façon honnête leur aptitude ou leur motivation à combattre de manière à éviter un combat trop coûteux (Maynard Smith & Harper, 2003).

En se basant sur le principe du handicap énoncé précédemment, Magnus Enquist (1985) fut le premier à démontrer de quelle manière la communication peut être honnête dans un contexte de conflit. Le modèle d'évaluation séquentielle (Enquist & Leimar, 1983) postule que les individus diffèrent en termes de capacité à combattre (ou de motivation) et qu'ils produisent un signal qui reflète cette capacité. Il décrit l'évolution de comportements conflictuelles dans une situation où deux individus sont en conflit et peuvent évaluer mutuellement leurs capacités à combattre. Le combat se déroule par étapes successives où chacune de ces étapes consiste à répéter un type d'interaction ou de comportement révélant des informations sur la capacité à combattre du rival. Tout au long de l'interaction, les rivaux ont une estimation de leur probabilité de gagner mais ils ont également une certaine incertitude autour de cette estimation. Les premières répétitions du signal fournissent beaucoup d'information et réduisent l'erreur d'évaluation. Plus les animaux interagissent, plus leur estimation devient précise et l'incertitude s'amenuise jusqu'à ce que l'un des opposants soit suffisamment certain d'être le plus faible et prenne la décision de se retirer de l'interaction. Le modèle d'évaluation séquentielle prédit que les conflits seront plus longs et plus variables dans leur durée lorsque les rivaux ont des capacités ou des motivations à combattre similaires. Cela tient au fait qu'il leur est nécessaire d'échantillonner les signaux de l'autre plus longtemps avant d'avoir suffisamment réduit l'erreur d'évaluation pour distinguer de petites différences de capacités (Enquist *et al.*, 1983; Enquist *et al.*, 1990).

Il est à noter qu'une stratégie tricheuse (i.e., qui ne respecte pas la convention séquentielle d'estimation des différences individuelles) peut exister de façon évolutivement stable dans un tel système parce que les individus récepteurs paient un coût s'ils détectent la tricherie (Dawkins & Guilford, 1991; Adams & Mesterton-Gibbons, 1995). En effet, selon la théorie, un animal 'faible' qui triche en présentant un signal 'fort' devrait être attaqué par des individus plus forts que lui. La tricherie représente alors un coût pour le tricheur mais également pour les rivaux. En effet, si ces derniers attaquent et mordent le tricheur, ils augmentent par exemple leurs risques de blessures. Par ailleurs, il existe deux modèles alternatifs pouvant également expliquer la nature des stratégies de combats : le modèle de la guerre d'usure énergétique (Maynard Smith, 1974; Payne & Pagel, 1996; Mesterton-Gibbons, Marden & Dugatkin, 1996) et le modèle d'évaluation cumulative (Payne, 1998). Cependant, dans les deux cas, les indices et signaux de communications ne sont pas impliqués car la décision de l'animal est basée sur son évaluation de sa propre

endurance à persister dans une interaction ou de sa propre tolérance à supporter les coûts infligés par le rival, respectivement.

Le système devient plus compliqué lorsque les rivaux ont accès à des informations différentes sur la valeur de la ressource avant leur confrontation, c'est-à-dire que le combat n'est pas symétrique pour des raisons indépendantes de la qualité des individus. Cette situation est fréquente dans un système territorial où le propriétaire d'un territoire (résident) dispose d'une estimation très précise de la qualité de son territoire, ce qui n'est pas le cas d'un individu rival qui s'y introduirait (intrus). De plus, dans un tel système, les intrus non propriétaires d'un territoire sont engagés dans une forme de compétition différente entre eux pour la possession d'un territoire, que les propriétaires de la ressource. Chez de nombreuses espèces, et notamment chez les vertébrés, l'issue des interactions agressives dans un tel contexte est très fréquemment dépendante du statut résident/intrus des animaux (voir la revue récente dans Kokko, Lopez-Sepulcre & Morrell, 2006) et les résidents sont fréquemment plus susceptibles d'être gagnant que les intrus en raison d'une motivation initiale plus forte. Il s'agit d'une situation bien connue de la théorie des jeux proposé par Maynard Smith & Parker (1976) et dénommé asymétrie conventionnelle. Dans cette théorie, les conflits entre résidents et intrus sont résolus très rapidement et à faible coût, sans besoin d'évaluation de la capacité à combattre ou de la valeur de ressource, si les animaux obéissent à une règle comportementale tacite selon laquelle le résident attaque immédiatement et l'intrus se retire toujours. Une étude récente prenant en compte les rétroactions éco-évolutives entre le comportement de l'individu et la dynamique de population démontre toutefois qu'une stratégie plus modérée où les animaux adoptent une stratégie de respect partiel de la propriété améliore la stabilité du système (Kokko *et al.*, 2006). L'évaluation de la capacité à combattre et de la valeur de la ressource devrait donc également prendre place dans les interactions territoriales.

Les badges de statut

Chez les animaux vivant en groupes stables, les interactions sociales entre les membres des groupes sont régies par une hiérarchie de dominance établie grâce à la reconnaissance individuelle et à la répétition et mise en mémoire des interactions entre membres du groupe (Bradbury *et al.*, 2011). De tels systèmes sociaux favorisent potentiellement l'évolution de signaux reflétant le statut de dominance ainsi que les expériences agonistiques antérieures de l'animal et permettant à des rivaux qui ne se connaissent pas de résoudre les conflits d'intérêts sans nécessité de combat (Searcy & Nowicki, 2005). Chez les oiseaux, ces signaux ont été dans un premier temps définis comme des signaux conventionnels durables (non nuptiaux) dénommés "badges de statut" et ils ont été proposés pour expliquer l'existence de polymorphisme entre individus sous la forme de zones ou de tâches mélaniques noires du plumage (Rohwer, 1975; Dawkins, 1976).

Un badge de statut est généralement considéré comme étant peu ou pas coûteux à produire et non contraignant physiquement ou physiologiquement. Une différence dans la taille ou dans les caractéristiques colorimétriques d'un badge coloré entre deux individus signifierait une différence de capacité à combattre ou d'agressivité. Les modèles évolutifs



Figure 4. Spécimen mâle de lézard orné des arbres *Urosaurus ornatus* présentant un morphe bleu. Crédit photo: Jason Penney.

prédissent qu'une population présentant un mélange d'individus agressifs avec de larges badges et d'individus non agressifs avec de petits badges pourrait être stable si le coût du combat par rapport aux bénéfices de gagner augmentent rapidement avec la taille du badge, et si les animaux avec de grands badges sont plus souvent défiés par les autres mâles avec de grands badges (Maynard Smith *et al.*, 2003). Plus précisément, il est attendu que les individus devraient attaquer un rival présentant un badge similaire, éviter le conflit avec un opposant ayant un badge plus grand ou plus coloré et, après avoir fait une pause nécessaire à l'évaluation mutuelle, attaquer un rival avec un badge plus petit ou moins coloré (Hurd, 1997; Johnstone & Norris, 1993). Le rôle des badges de statut est déterminant dans l'issue des interactions agressives mais leurs effets ne sont pas censés se maintenir au-delà de la première interaction entre deux rivaux non familiers (Searcy *et al.*, 2005).

Pourqu'un tel système de résolution de conflit soit évolutivement stable et ne soit pas envahi par une stratégie de tricherie qui consisterait à arborer un petit badge tout en étant agressif, les modèles montrent qu'il doit exister un second coût au comportement agressif en général qui soit indépendant du combat (Johnson, Cézilly & Boy, 1993). Les comportements agressifs sont facilités par les hormones androgènes cependant ces dernières ont de multiples conséquences physiologiques pouvant imposer des coûts aux individus fortement agressifs. La testostérone en particulier a des effets immunosuppresseurs et les individus plus agressifs pourraient donc être plus sensibles aux maladies. Ceci peut alors générer un compromis d'investissement entre le développement de l'ornement et le système immunitaire : seuls les individus de bonne qualité peuvent se permettre de limiter leur système immunitaire en augmentant leur taux de testostérone, et ainsi développer des traits sexuels secondaires ou comportements exubérants (hypothèse du handicap d'immunocompétence, Folstad & Karter, 1992; Wedekind & Folstad, 1994).

Le terme de badge de statut est aujourd'hui utilisé dans un cadre plus large. En effet, il est généralement admis que des ornements à coloration caroténoïdienne, coûteux à produire et maintenir (Olsson & Madsen, 1998), peuvent également agir comme des badges de statut comme par exemple chez l'Euplecte à épaules oranges *Agelais phoeniceus* (Pryke & Andersson, 2003, Figure 2). De même, la coloration structurale peut également être assimilée à un badge comme par exemple la coloration bleu de la gorge des lézards ornés des arbres, *Urosaurus ornatus* (Hews *et al.*, 1997, Figure 4).

Les signaux de communication et le choix de partenaire

La sélection sexuelle survient à travers des processus de compétition entre les membres d'un même sexe pour l'accès au sexe limitant (Darwin, 1871). De plus, des différences d'investissement des deux sexes dans la production et le soin des jeunes génèrent des différences de potentiel reproducteur entre les sexes (Andersson, 1994). En effet, le sexe investissant le plus par descendant (en général, les femelles) constitue le sexe rare avec un potentiel de reproduction moins élevé que le sexe investissant moins (en général les mâles). Cette forme de sélection par compétition et les asymétries entre les sexes en rapport avec cette sélection favorisent typiquement l'évolution d'un dimorphisme sexuel caractérisé par des traits plus spécialisés et plus "exubérants" – dénommés caractères sexuels secondaires – chez le sexe le plus impliqué dans la compétition. En effet, ces caractères sexuels secondaires sont généralement impliqués directement dans l'accès à la reproduction par compétition (Trivers, 1972).

En parallèle, le sexe rare (en générale les femelles) exerce une pression de sélection sur les membres de l'autre sexe au travers d'un choix du partenaire sexuel (Dawkins, 1976). La meilleure stratégie de reproduction du sexe mâle consiste donc à s'accoupler avec le plus grand nombre de partenaires possibles tandis que le sexe femelle devrait chercher à s'accoupler avec un ou quelques partenaires de la meilleure qualité possible. Le choix de partenaires des femelles est souvent basé sur les caractéristiques des mâles et les femelles manifestent généralement des préférences pour les individus présentant l'expression la plus extrême de ces traits. Il en résulte un succès d'accouplement accru pour ces mâles (Darwin, 1871; Kirkpatrick, 1982) et des conséquences importantes en termes de succès reproducteur pour les femelles parce que tels traits peuvent indiquer la qualité du mâle en tant que géniteur (Andersson, 1994). Les mâles de haute qualité peuvent fournir aux femelles des ressources matérielles essentielles pour leur fécondité, leur survie ou celle de leur descendance (avantages directs) ou des allèles augmentant la viabilité et/ou l'attractivité de leur descendance (avantages indirects, revise par Andersson, 1994; Johnstone, 1995).

Cette dichotomie entre compétition intra-sexuelle chez les mâles et choix du partenaire chez les femelle se traduit cependant par des intérêts divergents lors de la reproduction: mâles et femelles sont sélectionnés pour maximiser leurs bénéfices et minimiser leurs coûts, même au détriment de leur partenaire, ce qui donne lieu à ce que l'on appelle la "bataille des sexes" (Dawkins, 1976) ou plus récemment les "conflits sexuels" (Arnqvist & Rowe, 2005, Figure 5). Chez les espèces où l'accouplement peut être forcé, ce conflit entre les sexes peut se traduire par l'évolution d'une course aux armements sexuels: la compétition entre mâles pour contourner les préférences des femelles mène à une augmentation de la persistance des mâles qui est contrecarrée par une augmentation de la résistance à l'accouplement des femelles. Cette course aux armements peut suivre différentes trajectoires évolutives (évolution vers un équilibre mutuel de stratégies bénéfiques pour un ou deux sexes, chasse évolutive, cycles évolutifs) selon la balance subtile entre le potentiel de conflit et de coopération que traduit la sélection sexuelle.

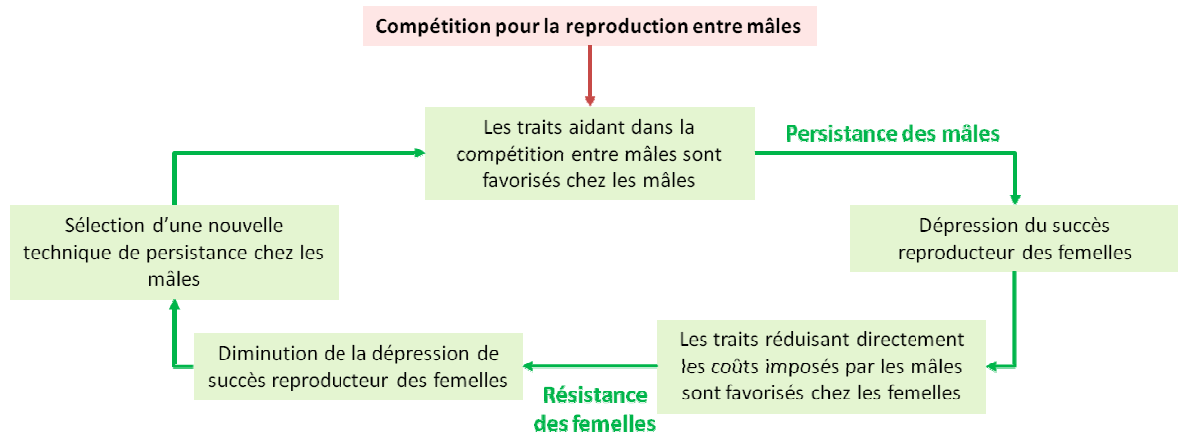
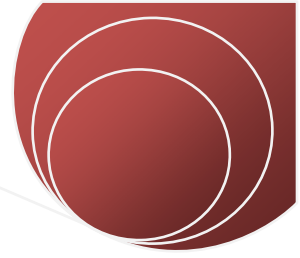


Figure 5. La course aux armements sexuels. Le conflit sexuel peut entraîner un cycle perpétuel ou une sélection antagoniste des traits reproductifs des deux sexes. Le processus résulte de la compétition entre mâles pour la reproduction qui favorise les comportements d'accouplement d'exploitation, de manipulation et de persistance car les mâles ont potentiellement un taux de reproduction plus élevé que les femelles. Issu et adapté de Bradbury & Vehrencamp (2011).

Chez les espèces polyandres, les mâles peuvent continuer de rivaliser après la copulation via leurs spermatozoïdes: ce phénomène est appelé la compétition spermatique (Parker, 1970). Les mâles peuvent rivaliser entre eux via la taille de leurs éjaculats (quantité de spermatozoïdes inséminés), la vélocité et/ou la forme de leurs spermatozoïdes (Birkhead, 2000; Birkhead & Pizzari, 2002). L'hypothèse de fertilité liée au phénotype relie le succès des mâles pré- et post-copulatoire en proposant que les mâles attractifs soient meilleurs pour attirer les femelles et fertiliser leurs œufs (Sheldon, 1994). De même, les conflits d'intérêt entre les deux sexes peuvent potentiellement perdurer après l'accouplement et les femelles ont potentiellement un grand nombre d'opportunités d'exercer leur choix de géniteur pour leur descendance, et ce même après fécondation (Eberhard & Kariko, 1996). Ces processus sont regroupés sous le terme de choix cryptique de la femelle. Sous l'hypothèse de choix cryptique directionnel, il est attendu que les femelles biaisent l'utilisation du sperme en faveur des phénotypes mâles qui sont également favorisés dans le choix de partenaire pré-copulatoire. Alternativement, sous l'hypothèse de choix cryptique non directionnel, il est attendu que les femelles favorisent le sperme des mâles ayant un génotype compatible au leur, et ceci indépendamment de phénotype des mâles (Birkhead *et al.*, 2002). Le choix cryptique des femelles a été moins étudié que les mécanismes pré-copulatoires et la compétition spermatique parce que, chez les espèces avec une fertilisation interne, les mécanismes de sélection sexuelle post-insémination sont difficiles à étudier et sont le plus souvent inférés via des mesures indirectes ambiguës et difficiles à interpréter (Briskie & Montgomerie, 1992; Birkhead, 2000).

Ainsi, il existe encore très peu de démonstration convaincante de choix cryptique directionnel des femelles (concept expliqué dans 'Les signaux de communication et le choix de partenaire', p. 14). L'exemple le plus connu est certainement celui chez la poule *Gallus gallus domesticus* qui préfère les partenaires de copulation dominant socialement mais qui ne peut pas éviter d'être également inséminer par des mâles sub-dominants dont

elles rejettent le sperme immédiatement après l'insémination et la probabilité de rejet du sperme est significativement et négativement corrélée au statut social des mâles (Pizzari & Birkhead, 2000). De même, il semble que le processus de choix cryptique des femelles basé sur la compatibilité génotypique soit relativement répandu dans le monde animal (Wilson *et al.*, 1997; Prout & Clark, 2000).



PROBLEMATIQUE DE LA THESE

Les colorations animales sont extraordinaires par leur diversité de forme et de composition spectrale et constituent un sujet d'intérêt et de recherche pour les biologistes depuis des décennies. Pour un oeil humain, certains animaux sont totalement cryptiques dans leur environnement comme par exemple la chenille Baron commune *Euthalia aconthea* (Figure 6A) ou encore le crapaud feuille *Rhaebo haematiticus* (Figure 6B). D'autres animaux, comme le poisson-mandarin *Synchiropus splendidus* (Figure 6C) ou encore la squille multicolore *Odontodactylus scyllarus* (Figure 6D), arborent à



Figure 6. A) Chenille Baron commune, crédit photo : Wohin Auswander. B) Crapaud feuille, crédit photo : Christian Ziegler. C) Poisson-mandarin, crédit photos : Graham Harvey. D) Squille multicolore, crédit photo: Klaus Stiefel.

l'inverse des colorations chatoyantes extrêmement visibles dans leur environnement. Les colorations animales sont directement impliqués dans les processus de survie et/ou de reproduction en permettant entre autres aux animaux de se camoufler, de se signaler aux prédateurs (aposématisme, mimétisme), de communiquer avec les congénères, ou encore d'optimiser leur thermorégulation. Chez de nombreuses espèces enfin, les colorations corporelles représentent *in fine* un compromis entre ces différentes fonctions, les colorations les plus vives étant fréquemment dissimulées aux prédateurs et exposées au regard des congénères uniquement lors des interactions sociales (Endler, 1992).

Les colorations animales sont produites par la réflexion de la lumière incidente et/ou par l'émission d'une lumière sur la surface du corps de l'animal. Deux mécanismes principaux, non exclusifs, permettent de générer la diversité des signaux colorés observée dans le monde animal : les pigments et les surfaces structurées (Bradbury *et al.*, 2011; Prum *et al.*, 1998). Les pigments sont des composés chimiques qui absorbent sélectivement certaines longueurs d'ondes et dispersent les autres longueurs d'ondes de telle sorte que le récepteur ne perçoit uniquement que ces dernières. Il existe cinq types de pigments dont les plus largement répandus et étudiés sont les pigments à base de mélanine (couleurs noirs, grises et brunes à rousses) et les pigments à base de caroténoïdes (colorations jaune à rouge et rose). Le mécanisme structurel quant à lui produit de la couleur par réflexion sélective. Pour produire des couleurs brillantes et intenses, le tégument (écailles, plumes, peau ou cuticule) de l'animal doit être constitué de structures de l'ordre du nanomètre qui génère un schéma spécifique de réflexion de la lumière. Ces structures correspondent à un empilement de plusieurs couches de matériaux possédant des propriétés réfléchives alternativement faibles et fortes. Pour que l'ensemble de ces couches plus ou moins denses produisent des réflexions cohérentes, leur épaisseur et leur espacement doivent être uniformes. Dans le cas contraire, cela peut affecter la saturation de la couleur structurelle.

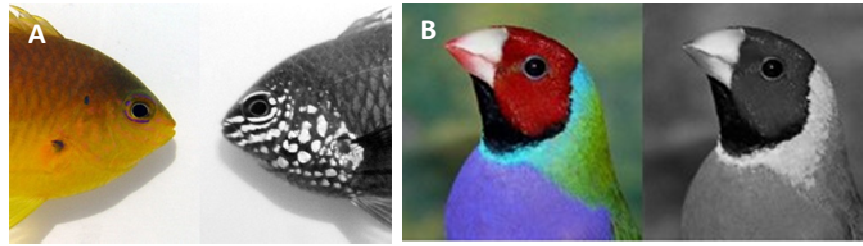


Figure 7. Colorations (A) de l'ambon demoiselle *Pomacentrus amboinensis* et (B) d'un diamant de Gould *Erythrura gouldiae* vus par un système visuel humain (gauche) et au travers d'un filtre ne laissant passer que la lumière UV (droite). Les zones blanches reflètent la lumière UV alors que les zones noires l'absorbent.

Par ailleurs, plus le nombre de couches de l'empilement est grand, plus l'intensité et la saturation de la couleur reflétée par le corps sont importantes en théorie (Dyck, 1987). Les mécanismes structuraux créent des couleurs iridescentes ou non dans des gammes de teintes qui sont pour la plupart non disponibles à partir des pigments. Ils permettent en effet de produire des couleurs vertes, bleues et violettes mais également des couleurs ultraviolettes (UV) dans la gamme des longueurs d'onde entre 300 et 400 nm.

Chez les vertébrés, il existe une importante littérature sur la valeur adaptative des colorations pigmentaires et, dans une moindre mesure, sur les colorations structurales appartenant au domaine du visible. En revanche, les colorations UV ont été négligées pendant fort longtemps en grande partie parce que nous y sommes aveugles de même que la majorité des mammifères. L'existence des colorations UV est connue depuis plus de 80 ans mais il a fallu attendre la démocratisation des outils de quantification de la couleur (spectrophotométrie) dans les années 90 et la parution d'un article choc intitulé 'Sexual selection and the mismeasure of colors' (Bennett, Cuthill & Norris, 1994) pour éveiller l'intérêt des biologistes pour ce type de coloration. On sait aujourd'hui que les colorations UV sont très répandues chez les vertébrés non mammaliens, comme par exemple chez l'ambon demoiselle ou le diamant de Gould (Figure 7). Il a également été démontré que de nombreuses espèces d'oiseaux, de reptiles, d'amphibiens ou de poissons possèdent un système visuel sensible à la lumière UV (Bowmaker, 2008) et sont donc capables de percevoir les signaux visuels UV (Bennett *et al.*, 1996 ; Andersson & Amundsen 1997 ; Alonso-Alvarez *et al.*, 2004). Or, encore trop peu de travaux se sont penchés sur l'importance et la signification fonctionnelle de la coloration UV et de la vision UV pour le comportement animal. De ce fait, nos connaissances sur ces questions demeurent encore limitées.

Les outils de quantification des colorations ont permis de mettre en évidence de fortes variations de coloration UV entre individus chez la plupart des espèces étudiées à ce jour et présentant cette forme de coloration (Hill, 2006b et références ci-après). De plus, il s'avère que les colorations UV sont fortement contrastées entre les animaux adultes des deux sexes (dichromatisme sexuel) chez de nombreuses espèces, les mâles ayant généralement une réflectance dans l'UV plus importante que les femelles (Andersson, Ornborg & Andersson, 1998; Cuthill *et al.*, 1999; Pérez I de Lanuza & Font, 2007; Murphy

& Pham, 2012). La variabilité des traits de couleur est principalement expliquée par la théorie de la communication (Johnstone, 1997). Dans ce cadre, une forte variabilité interindividuelle de coloration UV suggère que celle-ci puisse être impliquée dans la communication sociale des espèces et, s'il y a dichromatisme sexuel, a fortiori dans la communication et la sélection sexuelle. De plus, des études récentes indiquent que la variation de réflectance dans l'UV est condition dépendante (Doucet & Montgomerie, 2003a; Griggio, Zanollo & Hoi, 2010; Peters *et al.*, 2007; Roberts, Ras & Peters, 2009). En effet, si la profondeur et la régularité des couches des structures tégumentaires sont dépendantes de la condition de l'animal, alors les propriétés de la couleur structurelle peuvent refléter de façon honnête des informations sur la constitution de l'animal et sur son environnement (Grafen, 1990; Kodric-Brown *et al.*, 1984; Zahavi, 1975). Malgré ce faisceau d'indices, peu de travaux expérimentaux ont réussi à démontrer et comprendre les bases de la condition-dépendance de la coloration UV (mais voir McGraw *et al.*, 2002 pour la condition dépendance de colorations structurales; Siefferman & Hill, 2005a). De plus, si celle-ci semble effectivement impliquée dans la communication mâle-mâle et mâle-femelle chez certaines espèces, l'importance des signaux UV dans la sélection sexuelle demeure peu claire dans un grand nombre de systèmes biologiques moins étudiés, comme les reptiles.

Des études récentes démontrent que la manipulation de la réflectance UV influence l'agressivité ou la dominance des mâles au cours de leurs interactions chez plusieurs espèces d'oiseaux, de poissons et de lézards (Alonso-Alvarez, Doutrelant & Sorci, 2004; Stapley & Whiting, 2006; Rick & Bakker, 2008; Rémy *et al.*, 2010; Siebeck *et al.*, 2010; Vedder *et al.*, 2010; Bajer *et al.*, 2011). De plus, les schémas comportementaux observés dans ces études sont globalement en accord avec les prédictions de l'hypothèse du badge de statut (Rohwer, 1975; Johnstone *et al.*, 1993; Hurd, 1997). Cependant, le rôle des signaux UV dans la résolution de conflits demeure flou par rapport à deux facteurs connus pour être fortement structurant dans les interactions agressives: le statut de résidence et la familiarité entre les rivaux. Si les signaux UV sont impliqués dans la reconnaissance individuelle des congénères, ils pourraient alors induire une réduction des agressions entre rivaux dès lors que ceux-ci ne sont pas familiers et ne plus avoir de fonction par la suite (phénomène 'cher ennemi', Ydenberg, Giraldeau & Falls, 1988; Temeles, 1994). Deux expériences menées chez des mésanges bleues *Cyanistes caeruleus* démontrent en effet que la réflectance UV des mâles influence l'issue des interactions et la réponse agressive de ces derniers uniquement lorsque les rivaux ne sont pas familiers (Rémy *et al.*, 2010; Vedder *et al.*, 2010). De plus, l'issue des interactions agressive au cours d'intrusions territoriales est aussi fortement dépendante du statut de résidence des animaux (voir Kokko *et al.*, 2006) et les avantages liés au statut de résident pourraient surpasser les avantages liés aux badges de statut (Rohwer, 1982; Wilson, 1992). Or, le rôle de la coloration UV dans la résolution des conflits entre individus résidents et intrus reste très peu étudié et mal compris. De plus, les études antérieures ont été réalisées pendant ou en dehors de la saison de reproduction et on ignore encore si les signaux UV jouent un rôle différent durant les interactions mâle-mâle selon que la ressource disputée est spécifiquement l'accès aux

femelles ou plus généralement l'accès à une ressource (nourriture, espace ou abri). Notre compréhension du rôle de la coloration UV dans ces différents contextes sociaux est donc encore fortement limitée.

Si la coloration UV des mâles véhicule des informations sur leur qualité en tant que géniteur, les femelles devraient alors baser leurs préférences de partenaires sexuels sur ces signaux.

Plusieurs études montrent que la manipulation de la coloration UV des mâles peut affecter le choix de partenaires des femelles chez différentes espèces d'oiseaux et de poissons (par exemple, Bennett *et al.*, 1996;

Andersson & Amundsen, 1997; Kodric-Brown & Johnson, 2002; Cummings, Rosenthal & Ryan, 2003; Rick *et al.*, 2008) ainsi que chez quelques espèces d'amphibiens et de lézards (Bajer *et al.*, 2010; Olsson, Andersson & Wapstra, 2011; Secondi, Lepetz & Théry, 2012). Les femelles préfèrent généralement les mâles avec une plus forte réflectance UV (ex. Figure 8). Toutefois, d'autres études n'ont trouvé aucune relation entre la coloration UV des mâles et le choix des femelles (Cummings *et al.*, 2003; White, Partridge & Church, 2003; Secondi *et al.*, 2012). La validité de plusieurs études antérieures a été remise en cause (Hill, 2006b; Andersson *et al.*, 1997; Siitari *et al.*, 2002; Kurvers *et al.*, 2010) notamment parce qu'elles suppriment totalement la réflectance UV des mâles et ne peuvent de ce fait pas être représentatives des processus naturels de choix de partenaire. Par ailleurs, la majorité de ces travaux ont caractérisé les préférences des femelles pour des partenaires sociaux. Seule une étude menée chez le gorge-bleu à miroir *Luscinia s. svecica* a également examiné les préférences des femelles pour des partenaires génétiques et a mis en évidence que la réflectance UV des mâles influençait positivement le choix des femelles pour les partenaires hors couple (Johnsen *et al.*, 1998). Les effets de la coloration UV sur les mécanismes de sélection sexuelle post-copulatoire et, de façon ultime, sur le succès de reproduction des mâles sont donc aujourd'hui encore très mal connus.

Au cours de ma thèse, je me suis intéressée à la coloration UV de deux espèces de lézards Lacertidae, le lézard vivipare *Zootoca vivipara* et le lézard des murailles *Podarcis muralis*. Les Lacertidae sont connus pour être fortement dépendant de l'olfaction dans la recherche de nourriture, l'orientation et la communication (voir Mason & Parker, 2010). Toutefois, plusieurs espèces de cette famille arborent des ornements colorés chatoyants reflétant dans l'UV (Pérez I de Lanuza & Font, 2010) et constituent de ce fait d'excellents modèles d'étude de la communication visuelle. Bien que les Lacertidae constituent le groupe de reptile le plus représenté en Europe (3/4 des espèces européennes de lézards

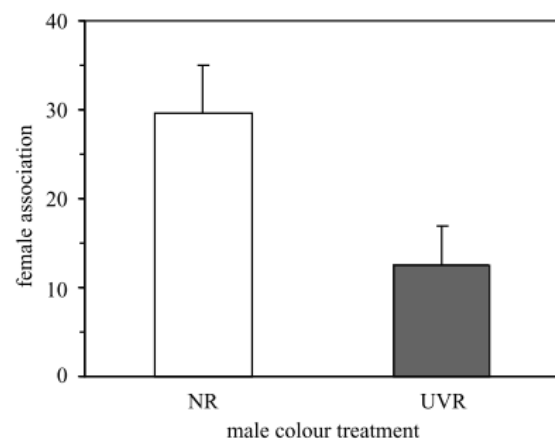
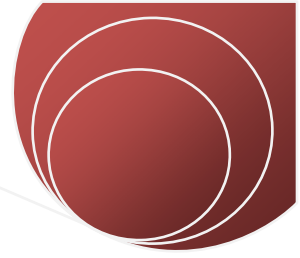


Figure 8. Association spatiale de femelles gorgebleue à miroir, *Luscinia svecica*, avec des mâles de deux groupes: NR, réduction neutre, et UVR, UV réduit. L'association des femelles est présentée comme la moyenne ($\pm$ SE) du nombre de fois (toutes les 10 s pendant 30 min) où les femelles ont été enregistrées dans la zone proche de chaque mâle. Issu d'Andersson & Amundsen (1997).

appartiennent à cette famille), très peu d'études se sont intéressées à la fonction et à l'évolution de la coloration UV dans cette famille de lézards. Plus étonnant encore, aucune donnée n'existe dans la littérature quand aux caractéristiques visuelles des Lacertidae, et donc à l'évolution de leur système de vision, alors que de telles données sont indispensables pour une étude rigoureuse des fonctions de la coloration dans un contexte de communication (Endler *et al.*, 2005).

Les deux espèces étudiées dans cette thèse arborent chacune un type différent d'ornement coloré reflétant fortement dans l'UV qui consiste en une coloration ventrale blanche, jaune clair à rouge chez le lézard vivipare et en de petits spots bleus au niveau des flancs chez le lézard des murailles. Chez l'une comme chez l'autre, ces ornements sont exposés à la vue des congénères par des jeux de postures lors des interactions sociales et sont principalement observés chez les mâles adultes suggérant leur implication dans la communication sociale en particulier des mâles. Afin d'inférer comment un ornement coloré fonctionne chez une espèce donnée, il est important de documenter tous les éléments du modèle de communication honnête à savoir comment l'ornement varie, qu'est-ce qui maintient cette variation, quelle est l'information véhiculée par le signal, et s'il est utilisé dans les interactions intraspécifiques (Keyser & Hill, 2000).

Le premier objectif de ma thèse a donc été de déterminer **dans quelle mesure la coloration UV varie au sein des populations**. Dans cette optique, j'ai caractérisé par des approches corrélatives la variabilité inter- et intra-individuelle de ce trait afin de mettre en lumière les facteurs fortement structurants tels que l'âge, le sexe, la relation avec les autres traits de couleur, **la condition de l'animal** ou encore la saison. Par la suite, parce que le système visuel des Lacertidae n'a jamais été étudié, une question primordiale s'est imposée: **les lézards sont-ils capables de percevoir la coloration UV de leurs congénères et de détecter toute l'ampleur de sa variation?** J'ai pour cela mené une étude physiologique visant à déterminer les caractéristiques du système de vision de mes deux espèces modèles ce qui représente une première chez les Lacertidae. J'ai comparé ces données aux données collectées chez d'autres espèces de lézards. Puis, étant donné qu'une mesure de coloration est un signal physique qui ne reflète pas le signal biologique perçu par le récepteur, nous avons modélisé la sensibilité visuelle du lézard vivipare afin d'évaluer sa capacité à discriminer de fines différences de coloration UV chez ses congénères. Parallèlement, j'ai mené une série d'expériences comportementales afin d'étudier **les fonctions et les mécanismes de maintien de la variabilité intraspécifique de la coloration UV**. Ces expériences consistaient à manipuler la réflectance UV des mâles afin de tester i) **le rôle de la coloration UV dans les interactions mâle-mâle** en fonction de facteurs structurant des interactions agressives tels que le statut de résidence, la familiarité entre les rivaux et la saison et ii) **le rôle de la coloration UV des mâles dans les préférences pré- et post-copulatoires des femelles et dans le succès reproducteur des mâles**.



MODELES BIOLOGIQUES, PREREQUIS ET METHODES

Les espèces étudiées

Selon l'arbre des squamates de Vidal & Hedges (2009), les lézards appartiennent à 6 grands groupes ou infraordre : les Gekkota, les Scinciformata, les Iguania, les Anguiphormata, les Teiiformata et les Lacertibaenia. Les Lacertidae appartiennent à ce dernier groupe et sont présents en Eurasie et en Afrique. Ce sont des lézards terrestres qui colonisent différents types d'habitats selon les continents. Ils sont principalement insectivores et tous sont diurnes. Tous les Lacertidae sont ovipares, à l'exception du lézard vivipare *Zootoca vivipara* (détails sur le mode de reproduction ci-après). Cette famille est divisée en deux sous-familles (Arnold, Arribas & Carranza, 2007): les **Gallotiinae** (2 genres, 17 espèces) et les **Lacertinae**. Cette dernière comprend deux tribus monophylétiques, les **Eremiadinae** d'Afrique et d'Asie centrale et du sud-ouest (18 genres, environ 155 espèces), et les **Lacertini** d'Europe, d'Afrique du nord ouest et d'Asie de l'est et du sud-ouest (environ 20 genres reconnus actuellement, environ 108 espèces, voir Pyron, Burbrink & Wiens, 2013 pour une phylogénie récente). Aucune approche phylogénétique probabiliste n'a à ce jour permis d'établir avec certitude les liens de parentés au sein de la sous-famille des Lacertinae ce qui suggère qu'une rapide radiation évolutive s'est produite de sorte que de nouvelles données ne pourront pas facilement résoudre ses relations (Fu, 2000; Arnold *et al.*, 2007; Pyron *et al.*, 2013).

Les lézards de la tribu des Lacertini représentent la grande majorité des lézards communément trouvés et étudiés en Europe. Bon nombre de ces lézards présente des ornements de couleur vive, y compris des ornements reflétant dans l'UV. Ces derniers prennent généralement la forme d'ocelles bleues sur les flancs, ou de spots bleus sur les écailles ventrales extérieures (Pérez I de Lanuza *et al.*, 2010, Figure 9). Chez les Lacertini, la gorge est aussi fréquemment ornée d'une coloration pouvant être bleue, verte, jaune, rouge ou encore blanche.

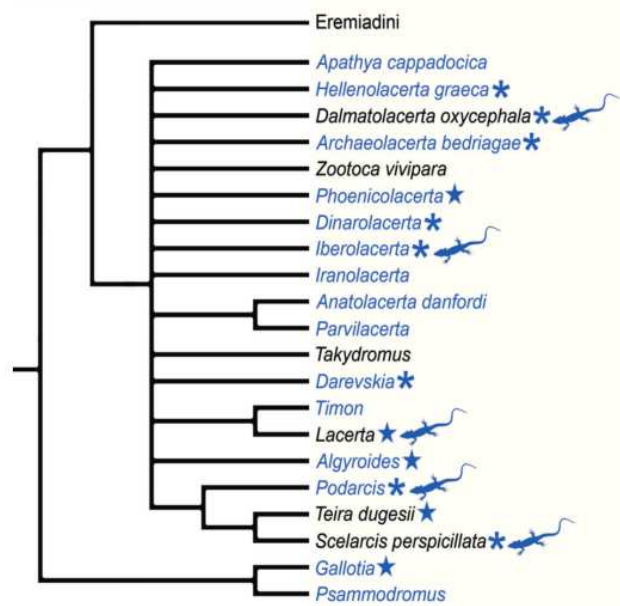


Figure 9. Distribution phylogénétique des colorations bleue présentes chez les genres de lézards Gallotiinae et Lacertini. Pour plus de clarté, les Eremiadini sont présents groupés parce que peu d'espèces présentent des coloration bleues. Les noms en bleu indiquent les genres avec un pattern typique (ocelles ou spots UV-bleus). Les étoiles bleues indiquent d'autres surface UV-bleues sur la gorge ou la tête. Les astérisques bleus indiquent une queue bleue chez les juvéniles. Les lézards bleus indiquent les genres chez lesquels au moins quelque espèces présentent un phénotype bleu caractérisé par de larges surfaces bleues). Phylogénie basée sur Arnold *et al.* (2007). Issu de Pérez I de Lanuza & Font (2010).

Le lézard vivipare, Zootoca vivipara

Le lézard vivipare est de petite taille. Les femelles (4.4 à 7.1 cm) sont plus grandes que les mâles (3.9 et 6.1 cm). En milieu naturel, la maturité sexuelle est atteinte généralement au cours de la deuxième année. La sortie d'hibernation des mâles intervient en mars ou en avril. Les femelles sortent d'hibernation plus tardivement et la période d'accouplement prend place en mai (Fitze *et al.*, 2005), soit plus ou moins trois semaines après la sortie leur sortie.



Figure 10. Lézard vivipare mâle.

Malgré son nom, le lézard vivipare est en fait l'une des rares espèces de lézards au monde à présenter une bimodalité de reproduction (Surget-Groba *et al.*, 2001). En effet, il

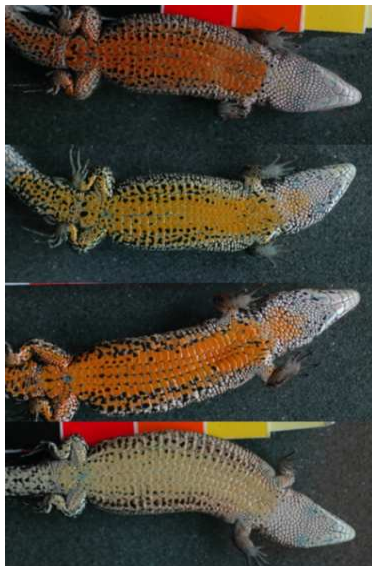


Figure 11. Illustration de la variabilité de la coloration caroténoïdienne chez les lézards vivipares mâles (les trois animaux du haut) et femelle (en bas).

est vivipare dans la majorité de ses populations mais, en marge de son aire de répartition, deux groupes de populations s'avèrent être ovipares. Les femelles sont polyandre ou monoandre et produisent généralement une seule portée (en moyenne 5 à 6 jeunes) par an. Selon l'âge, la taille du corps et possiblement le mode de reproduction, elles peuvent produire un deuxième ponte en été (Massot *et al.*, 1992; Richard *et al.*, 2005). Dans la forme vivipare, l'œuf (à fine membrane coquillière) est conservé dans l'utérus maternel jusqu'à la fin du développement embryonnaire et la parturition. Dans la forme ovipare, l'œuf (à coquille plus épaisse) est conservé dans l'utérus maternel jusqu'au stade embryonnaire, moment où intervient la ponte. Le nouveau-né vivipare s'extirpe de sa membrane coquillière dans les minutes qui suivent la parturition tandis que l'éclosion des œufs ovipares intervient 30 à 40 jours après la ponte (Vacher & Geniez, 2010).

Quelque soit le mode de reproduction, les nouveau-nés sont complètement noirs et cette coloration s'éclaircit peu à peu durant la première année de vie. Chez les adultes, la coloration dorsale est généralement brunâtre à grise et la coloration des flancs est généralement plus foncée que celle du dos (Figure 10). L'ornement dorsal est très variable. Les motifs linéaires (ligne dorsales sombres et lignes dorsolatérales claires) sont plus fréquents chez les femelles et les motifs discontinus-réticulés (lignes brisées, ponctuations, ocelles) plus fréquents chez les mâles. La coloration ventrale est crème à jaune orangé chez les femelles (Bauwens, 1987; Vercken *et al.*, 2007), et jaune clair à orange foncé voir rouge chez les mâles (Figure 11) où elle reflète aussi dans l'UV (Fitze *et al.*, 2009). Chez ces derniers, la gorge est moins colorée que le ventre. Les mâles présentent généralement des ponctuations noires ventrales alors que celles-ci sont peu ou pas présentes chez les femelles. Ces caractéristiques peuvent varier légèrement d'une population à une autre, et d'un mode de reproduction à un autre.



Figure 12. Enclos localises sur la station biologique de Foljuif dans lesquels étaient maintenus les lézards utilisés pour l'expérimentation.

Le lézard vivipare est plus ou moins inféodé à des milieux hygrophiles tels que les tourbières acides à sphaignes ou les landes et zones herbacées humides. Il est largement réparti du nord de l'Espagne au nord des pays scandinaves et à la Russie. L'espèce est très largement représentée dans les régions montagneuses humides mais est absente des massifs les plus secs. La limite sud de l'aire de répartition correspond à la limite nord de climats relativement secs, de type méditerranéen ou steppique. La souche ovipare est présente dans le sud ouest de l'Europe, dans la région cantabro-pyrénéenne et l'Aquitaine, et au niveau des Balkans. Aucune zone de contact entre les populations vivipares et ovipares n'a pour l'instant été identifiée (Vacher *et al.*, 2010).

Au cours de ma thèse, j'ai étudié deux populations de lézards vivipares (souche vivipare). La première population est une population naturelle localisée dans les Cévennes, dans la zone du Mont Lozère (44°30'N, 3°45'E) à 1400-1600 m d'altitude. Les animaux de cette population font l'objet de l'article 1. Pour les articles suivants, tous les animaux proviennent originellement des mêmes populations naturelles mais sont maintenus dans des populations semi-naturelles de la station biologique de Foljuif où, pour les besoins de mes expériences, mâles et femelles étaient maintenus séparément dans de grand enclos extérieurs (Figure 12). Les animaux étaient protégés de la prédation par des filets et ne recevaient aucun apport de nourriture.

Le lézard des murailles, Podarcis muralis

Le lézard des murailles est plus grand que le lézard vivipare. Mâles et femelles font approximativement la même taille et mesure de 4.8 à 6.9 cm. Chez cette espèce ovipare, la maturité sexuelle est atteinte au bout de deux ans et les femelles qui sont polyandres produisent deux à trois portées (2-9 œufs) par an selon les populations (Mou, 1987; Nembrini & Oppliger, 2003; Oppliger *et al.*, 2007). Les mâles sont territoriaux pendant la période de reproduction. Les grands mâles agressifs défendent des territoires qui ne se chevauchent pas alors que les mâles de petite taille sont des subordonnés et peuvent aussi défendre de petits territoires inoccupés par les grands mâles (Edsman, 1990). Dans la population que nous avons étudié, nous avons pu observer les mâles se poursuivre jusqu'à la mi-septembre ce qui suggère que les mâles maintiennent leur territoire aussi après la période de reproduction et que la valeur d'un territoire pourrait donc ne pas être seulement lié à l'accès au femelles mais également à l'accès à un abri et à la nourriture.



Figure 13. Lézard des murailles mâle.



Figure 14. Lézard des murailles males présentant des spots bleus sur les flancs et un morphe ventral brique.

Le lézard des murailles présente une coloration dorsale marron clair ou chocolat à grise. La coloration des flancs est brun foncé et, particulièrement chez les mâles, apparaît marbrée ou mouchetée (Figure 13). Chez les femelles la coloration des flancs et celle du dos sont délimités par une ligne claire irrégulière. La coloration ventrale des femelles est généralement blanchâtre tandis que les mâles présentent trois morphes colorés principaux : blanchâtre (le plus fréquent), jaune et brique (Sacchi *et al.*, 2009; Galeotti *et al.*, 2010). Chez les adultes les plaques ventrales marginales sont bleues, particulièrement chez les mâles (Figure 14). Les juvéniles ont une coloration similaire à celle des femelles mais plus contrastée (Edsman, 1990).

Le lézard des murailles est une espèce méridionale étendue que l'on retrouve du nord de l'Espagne au sud des Pays-Bas et vers l'est jusqu'en Turquie (Vacher *et al.*, 2010). Cette espèce apprécie les habitats relativement ouvert et sec, et fréquente aussi bien les milieux naturels (ex., haies, friche, lisière de forêt) que les zones anthropiques (ex., murs fissurés, murs de pierres, tas de bois). Dans la partie sud de son aire de répartition, il n'effectue pas de vrai hivernage mais peut sortir thermoréguler lors des journées d'hiver ensoleillées. La sortie d'hivernation intervient de façon variable entre février et avril selon les conditions climatiques. De cette façon, les femelles sont prêtes pour la reproduction quand les mâles sortent à leur tour d'hivernation au mois d'avril. Tous les animaux étudiés dans le cadre de mon travail de thèse proviennent d'une population naturelle implantée sur le site même de la station biologique de Foljuif.

Caractérisation de la coloration individuelle

Spectrophotométrie

La lumière est une radiation électromagnétique qui peut être décrite par une fréquence, inversement proportionnelle à la longueur d'onde (λ , en nanomètre). A d'autres égards, la lumière se comporte comme un flux de particules sans matière. Ces particules sont appréhendées comme des amas d'énergie appelés quanta ou, pour une radiation dans le domaine du visible, photon. La couleur d'un objet résulte de l'interaction entre la lumière et la matière et dépend de ses propriétés d'absorption, de diffusion, de réfraction, d'interférence et de diffraction. La quantification de la couleur est classiquement représentée sous la forme d'un spectre $Q(\lambda)$ et est exprimée en terme d'absorbance ou de réflectance (rapport entre le flux lumineux absorbé ou réfléchi et le flux lumineux incident) en fonction de la longueur d'onde (Montgomerie, 2006; Bradbury *et al.*, 2011; Endler, 1990). Chez la plus part des vertébrés non mammaliens, le spectre visible s'étend de 300 à 700 nm soit des ultraviolets aux rouges profonds (Figure 15) tandis que, chez une grande

majorité de mammifères, le spectre visible est plus restreint. L'Homme par exemple est sensible aux longueurs d'ondes comprises entre 400 et 700 nm.

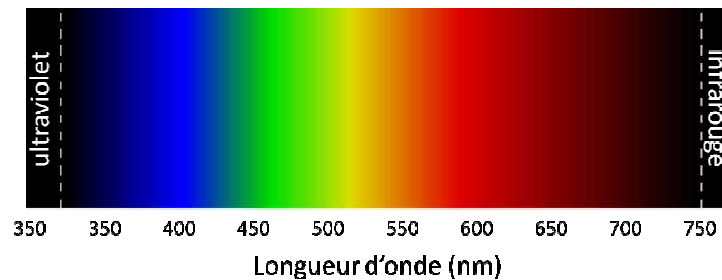


Figure 15. Spectre de lumière.

La coloration des ornements colorés de nos deux espèces d'étude a été quantifiée à l'aide d'un spectrophotomètre, d'une source de lumière émettant de la lumière UV et d'une fibre optique de 400 μm de diamètre ne filtrant pas la lumière UV. Les mesures ont été restreintes à la gamme 300-700 nm en référence au domaine de vision connu chez les lézards (Loew et al., 2002; Fleishman, Loew & Whiting, 2011). L'extrémité de la fibre en contact avec la peau du lézard était biseautée à 45° avec une surface de lecture d'environ 1 mm². La réflectance a été mesurée par rapport à des standards de blanc et de noir. Chaque mesure de couleur était répétée plusieurs fois (en général trois fois, excepté dans l'étude correspondant à l'article 1 où la mesure était répétée seulement deux fois) dans un souci de prise en compte de l'erreur de mesure et de la variabilité spatiale de couleur.

Paramètres descriptifs des spectres de couleur

La couleur est un signal composite constitué de trois composantes distinctes : la clarté, la teinte et la saturation. L'information liée à chacune de ces composantes peut être extraite des spectres de réflectance et nous avons pour cela utilisé le logiciel Avicol (Gomez, 2006). La **clarté** se définit comme l'intensité globale du signal lumineux, mesurée comme le flux de photon total produit par l'objet en unité de radiant (énergie par unité de temps). Elle correspond au niveau de gris dans un système noir et blanc et représente l'aspect achromatique de la couleur (Endler, 1990). Mathématiquement, la clarté est l'intégration de $Q(\lambda)$ sur l'ensemble des longueurs d'onde considérées. La **teinte** se réfère à la longueur d'onde dominante et correspond à la tonalité de la couleur. C'est la notion de couleur dans son acceptation commune du terme (ex., violet, bleu, vert, jaune et rouge). La **saturation**, ou **chroma**, est une mesure de pureté de la longueur d'onde dominante et représente l'intensité de la coloration. Il existe une dizaine de méthodes pour calculer la saturation et plusieurs méthodes pour calculer la teinte, chacune d'être elle étant plus ou moins appropriée selon la forme du spectre de réflectance et l'objectif de recherche (Endler, 1990; Montgomerie, 2006).

Chez le lézard des murailles, les spectres de réflectance du ventre comme des spots bleus présentent un pic unique dans les courtes ou dans les grandes longueurs d'onde. De ce fait, nous avons utilisé des méthodes classiques pour calculer les deux paramètres (Montgomerie, 2006). La chroma correspond à la différence entre les réflectance maximale et minimale divisée par la réflectance moyenne tandis que la teinte correspond à la

longueur d'onde à laquelle la réflectance est maximale (appelée teinte UV lorsque celle-ci est dans l'UV). De plus, parce que notre objectif principal est l'étude de la coloration UV, nous avons également évalué l'intensité de la coloration UV, ou chroma UV, en calculant la proportion de réflectance UV par rapport à la réflectance totale.

Pour le lézard vivipare, l'exercice est plus compliqué car le spectre de réflectance présente deux pics, un pic mineur dans l'ultraviolet et un pic majeur dans le jaune-rouge, plus ou moins nets et ressemblant parfois plus à un plateau qu'à un pic (Figure 16). Nous avons donc choisi d'utiliser des indices distincts pour décrire chacun des pics séparément. Parce qu'aucune méthode classique ne permettait de calculer de façon optimale la saturation jaune-rouge de ce type de spectre, nous avons construit un nouveau paramètre de saturation que nous avons appelé 'yellow chroma'. La yellow chroma a été calculé de la façon suivante :

$$\text{Yellow Chroma} = \frac{R_{\text{max}450-700} - R_{450}}{R_{\text{moy}300-700}}$$

où, $R_{\text{max}450-700}$ est la réflectance maximale entre 450 et 700 nm, R_{450} est la valeur de la réflectance à 450 nm, et $R_{\text{moy}300-700}$ est la réflectance moyenne entre 300 et 700 nm. La teinte jaune-rouge quand à elle correspond à la longueur d'onde à laquelle la pente du pic majeur est maximale (Figure 16). Le pic mineur a été décrit par la chroma UV ainsi que par la teinte UV. Les résultats impliquant la teinte UV ne seront pas présentés et discutés ici parce que, avec le recul, ce paramètre est peu fiable car peu répétable pour les spectres présentant dans l'UV non pas un pic mais un plateau.

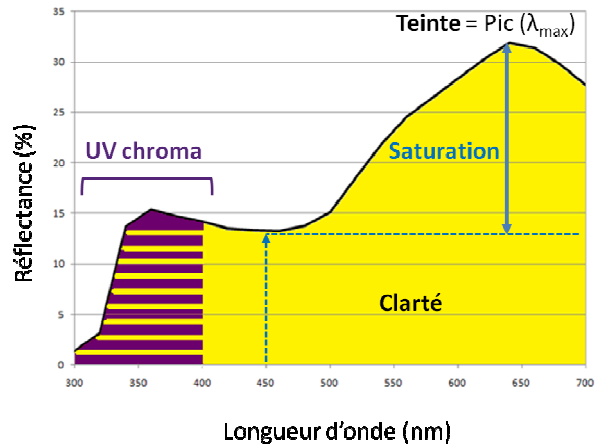


Figure 16. Définition graphique des 4 paramètres principaux extraits des spectres de réflectance. Pour la saturation, seul le différentiel entre la réflectance maximale et celle à 450 nm est représenté (voir la formule de la yellow chroma ci-dessus).

Etude de la vision

Chez les vertébrés, la vision est basée sur un principe de réception de la lumière en provenance de l'environnement par des cellules photosensibles (photorécepteurs) qui répondent plus ou moins fortement en fonction du nombre de photons qu'elles absorbent. A partir de ce principe commun, des solutions étonnantes de diversité ont été mises en place au cours de l'évolution, engendrant des systèmes visuels aux dimensions (c.-à-d. le nombre de longueurs d'onde perçues) et aux performances différentes (Wysszecki & Stiles, 1982). Une telle diversité de systèmes visuels résulte notamment d'adaptations en réponse à la quantité de lumière disponible dans l'environnement (contrainte physique) ainsi

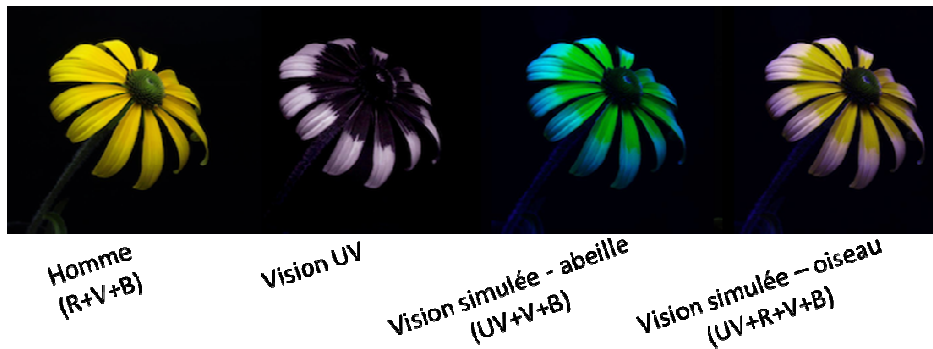


Figure 17. La même fleur perçue avec une vision humaine (trichromatique), seulement avec un vision UV (les zones claires reflètent dans l'UV), avec une vision simulée d'abeille (trichromatique) et d'oiseaux (tétrachromatique). Systèmes visuels sensibles à la lumière rouge (R), verte (V), bleue (B) et/ou UV. Crédit photo: Dr. Klaus Schmitt.

qu'aux besoins d'orientation, de détections des prédateurs, de recherche de nourriture et de communication intra- et interspécifique (Wyszecki *et al.*, 1982; Solomon & Lennie, 2007; Bradbury *et al.*, 2011).

Un système visuel qui ne comporte qu'un seul type de photorécepteurs ne perçoit que les variations d'intensité de lumière autour d'une longueur d'onde de sensibilité maximale. Un tel système est dit monochrome et ne comporte donc qu'une seule dimension liée à la clarté. La perception des couleurs nécessite de posséder un système visuel à plus d'une dimension, c.-à-d. avec plus d'un type de photorécepteurs. La sensation colorée provient de la comparaison (différence) des réponses de photorécepteurs aux sensibilités spectrales différentes par un mécanisme d'opposition des couleurs (Wyszecki *et al.*, 1982; Solomon *et al.*, 2007). Dans un système visuel comportant deux types de photorécepteurs sensibles par exemple au bleu et au jaune, les photorécepteurs sensibles à la lumière bleue généreront une réponse plus forte à un stimulus lumineux bleu que les photorécepteurs sensibles à la lumière jaune. La sensation colorée provient alors de la différence des réponses (signe et amplitude) des photorécepteurs en renseignant sur la richesse relative en bleu et en jaune de la lumière incidente. L'information sur l'intensité lumineuse provient quant à elle de la somme de ces réponses, ou simplement de la réponse d'un seul type de photorécepteur. Un tel système visuel est dichromate et possède deux dimensions : la clarté et la sensation colorée bleu-jaune.

En somme, si un système visuel comprend n types de photorécepteurs, alors il comporte n dimensions : une dimension pour l'espace achromatique et $(n-1)$ dimensions pour l'espace chromatique (Kelber, Vorobyev & Osorio, 2003). Au sein du monde animal, le système visuel est classiquement di-, tri- ou tétrachromate selon qu'il comporte deux, trois, ou quatre types de photorécepteurs. La perception de l'environnement coloré varie fortement d'une espèce à l'autre comme l'illustre la Figure 17 et la prise en compte de la sensibilité visuel du modèle d'étude est donc indispensable dans l'étude de la communication. Certaines espèces possèdent bien plus de classes de photorécepteurs, l'exemple le plus extrême étant le système de vision de la squille multicolore *Odontodactylus scyllarus* avec pas moins de douze photorécepteurs différents (Cronin & Marshall, 1989)! Cependant, la possession de n photorécepteurs ne suffit pas à créer un

espace visuel à n dimensions, encore faut-il que les n photorécepteurs soient impliqués dans le processus de vision ce qui ne peut être déterminé qu'à l'aide de tests comportementaux (Kelber *et al.*, 2003; Solomon *et al.*, 2007).

Ici, nous avons souhaité évaluer la sensibilité visuelle de nos deux espèces de lézards et estimer si celles-ci sont capables de discriminer les différences de couleur UV entre les ornements colorés de leurs congénères. Ceci nécessite deux étapes : 1) caractériser physiologiquement la sensibilité spectrale des n types de photorécepteurs de chaque espèce, et 2) modéliser l'acuité de leur système de vision dans son ensemble pour mener à bien la tâche.

Méthodes d'acquisition des données sur la physiologie de la vision

La sensibilité d'un photorécepteur dépend de la sensibilité spectrale du photopigment qui le compose. Il existe cinq classes de photorécepteurs chez les vertébrés : les bâtonnets pour la vision en condition de faible luminosité et quatre classes de cônes pour la vision des couleurs en condition de forte luminosité. La nomenclature des photorécepteurs est compliquée, ils sont donc la plupart du temps dénommés en fonction de la portion du spectre à laquelle ils sont le plus sensibles (Kelber *et al.*, 2003). On distingue ainsi 4 classes de photopigments sensibles aux longueurs d'ondes longues ('*long-wavelength-sensitive pigment*', classe LWS), médianes ('*medium-wavelength-sensitive pigment*', classe MWS), courtes ('*short-wavelength-sensitive pigment*', classe SWS), ou très courtes ('*ultraviolet-wavelength-sensitive pigment*', classe UVS). La dénomination anglaise est utilisée tout au long du manuscrit afin d'éviter toute confusion avec les termes utilisés dans les articles. Chez les reptiles comme chez les oiseaux, un cône comprend également une gouttelette d'huile colorée qui a la propriété de filtrer la lumière avant que celle-ci n'atteigne le photopigment (Kelber *et al.*, 2003; Bowmaker, 2008). La sensibilité du photorécepteur dépend donc également des propriétés de transmission de cette gouttelette d'huile.

Afin d'évaluer ces différentes caractéristiques, nous avons effectué une analyse physiologique de la cornée et de la rétine de quelques individus de chaque espèce. La sensibilité des différents types de photopigments et les propriétés de transmission de la cornée et des gouttelettes d'huile ont été quantifiées à l'aide d'un microspectrophotomètre construit et piloté par le professeur Ellis Loew de l'Université de Cornell. Un microspectrophotomètre quantifie la couleur de la même manière qu'un spectrophotomètre mais, parce qu'il est couplé à un microscope, il permet de mesurer la lumière absorbée par des structures à l'échelle de la cellule. Le spectre d'absorption d'un photopigment présente un pic unique caractérisé par sa valeur d'absorption maximale ($\lambda_{\max}$). Cette valeur a été déterminée par adéquation entre la courbe d'absorption mesurée et un modèle de courbe. Cette méthode permet également d'évaluer si le photopigment mesuré est basé sur une vitamine A1 ou A2 en comparant l'adéquation entre les données et les modèles de courbe pour pigment A1 et A2 (Loew *et al.*, 2002). Le spectre de transmission d'une gouttelette d'huile présente un plateau dans la gamme de longueurs d'ondes préférentiellement transmises et est caractérisé par la valeur de longueur d'onde à laquelle 50 % de la

transmission de la lumière est coupée ou λ_{mid} (Hart & Vorobyev, 2005). Parce que les spectres d'absorption et de transmission sont classiquement fortement bruités, un profil d'absorption théorique a été ensuite calculé pour chaque classe de photopigments et de gouttelettes d'huile à partir de la caractéristique de la classe et du modèle correspondant fourni par Hart et Vorobyev (2005).

Par ailleurs, les constituants oculaires (lentilles et fluides) pouvant également agir comme des filtres de la lumière incidente, nous avons également mesuré leurs propriétés de transmission de la lumière (Hart, 2001). Enfin, parce qu'un photorécepteur produit une réponse avec un certain bruit (Vorobyev *et al.*, 1998b; Kelber *et al.*, 2003), il est également important d'évaluer l'abondance de chaque type de photorécepteurs car plus l'abondance d'un type donné de photorécepteurs est élevée plus l'erreur d'échantillonnage autour de la réponse de ces photorécepteurs est faible. Chez les reptiles, chaque classe de photorécepteurs est associée à un ou deux types de gouttelettes d'huile dont les différences de couleur sont discriminables à l'œil (Loew *et al.*, 2002). Sur la base de photographies de la rétine, nous avons donc évalué l'abondance de chaque classe de photorécepteurs à partir de l'abondance des différents types de gouttelettes d'huile.

Modélisation de la vision

Pour modéliser l'acuité du système visuel à discriminer des différences de coloration chez les congénères, nous avons utilisé le modèle d'opposition des couleurs limité par le bruit des photorécepteurs de Vorobyev & Osorio (1998a). Ce modèle permet d'évaluer la distance de couleur ΔS qui décrit le contraste entre deux couleurs A et B. Il est basé sur trois postulats : (i) pour un système visuel à n canaux de réception, la couleur est codée par $n - 1$ mécanismes d'opposition, indépendants du signal achromatique, (ii) les mécanismes d'opposition donnent un signal nul pour les stimuli qui diffèrent du fond visuel uniquement par l'intensité, et (iii) les seuils de détectabilité sont fixés par le bruit du photorécepteur et non par les mécanismes d'opposition.

Pour un œil avec 4 classes spectrales de photorécepteurs voyant un objet (ici la coloration de congénères) avec un spectre de réflectance, $R(\lambda)$, le modèle a la formulation mathématique suivante (Vorobyev *et al.*, 1998b). Soit, f_i l'intensité de la réponse du mécanisme du récepteur i correspondant au log-ratio du quantum capturé par les photorécepteurs de type i , Q_i , tel que

$$f_i = \ln(Q_i) = \ln \left(\int_{320}^{700} I(\lambda) \cdot S_i(\lambda) \cdot R(\lambda) \cdot d\lambda \right),$$

où λ indique la longueur d'onde, $I(\lambda)$ le spectre d'irradiance de la lumière incidente (en général, utilisation d'un standard de lumière ambiante D65) et $S_i(\lambda)$ la sensibilité spectrale du photorécepteur de type i . Cette dernière est calculée comme le produit de la sensibilité spectrale des photopigments i , $P_i(\lambda)$, de la quantité théorique de photon transmis par le type de gouttelettes d'huile associé majoritairement aux photopigments i , $D_i(\lambda)$, et de la quantité de photon transmis par les constituants oculaires, $M(\lambda)$,

$$S_i(\lambda) = \int_{320}^{700} P_i(\lambda) \cdot D_i(\lambda) \cdot M(\lambda) \cdot d\lambda$$

Soit Δf_i la différence de signal des récepteurs entre deux stimuli A et B (la coloration de deux animaux) telle que

$$\Delta f_i = \ln \left(\frac{Q_{iA}}{Q_{iB}} \right)$$

L'expression de la distance entre stimuli dépend de Δf_i et du bruit du mécanisme récepteur, e_i . Pour un stimulus proche d'un fond visuel achromatique, si les postulats *i-iii* sont valables, alors la distance entre deux couleurs pour une vision tétrachromatique est donnée par l'équation suivante :

$$\Delta S^2 = ((e_S e_{UV})^2 (\Delta f_L - \Delta f_M)^2 + (e_M e_{UV})^2 (\Delta f_L - \Delta f_S)^2 + (e_S e_M)^2 (\Delta f_L - \Delta f_{UV})^2 + (e_S e_{UV})^2 (\Delta f_M - \Delta f_S)^2 + (e_L e_S)^2 (\Delta f_M - \Delta f_{UV})^2) / ((e_S e_M e_L)^2 + (e_{UV} e_M e_L)^2 + (e_{UV} e_S e_L)^2 + (e_{UV} e_S e_M)^2)$$

Le bruit du mécanisme récepteur i , e_i , a été modélisé comme étant indépendant du signal reçu (le bruit est considéré comme étant uniquement d'origine neuronale, Hastad, Victorsson & Odeen, 2005).

$$e_i = \omega / \sqrt{\eta_i},$$

où ω est la fraction de Weber (rapport de la plus petite différence d'intensité perçue sur l'intensité du stimulus) et η_i est la densité relative des photorécepteurs de la classe i sur la rétine.

Indices de qualité individuelle

Comme cela a été expliqué précédemment, dans le cadre de l'hypothèse du badge de statut, l'honnêteté des badges est supposée être garantie par l'existence de relations antagonistes entre le niveau de testostérone et le système immunitaire des animaux, seuls les animaux en bonne condition pouvant supporter les conséquences immunosuppressives d'un fort niveau de testostérone. Sous cette hypothèse, il est donc attendu à ce que la réflectance UV des mâles soit corrélée positivement à leur niveau de testostérone et à leur état de santé. Afin d'évaluer ce lien, nous avons eu recours à un indice du niveau d'immunocompétence des animaux et également à un indice du niveau d'infection par des parasites sanguins.

L'immunocompétence a été estimée à travers la capacité de chaque individu à développer une réponse immunitaire à médiation cellulaire à la phytohaemagglutinine (PHA). Ce test reflète les réponses combinées des cellules T, des cytokines et des cellules inflammatoires (Svensson, Sinervo & Comendant, 2001; Vinkler, Bainova & Albrecht, 2010). Un jour après la fin des interactions comportementales, nous avons injecté en sous-

cutané 0.04 ml de solution tampon phosphate salin contenant 2.5 mg.ml⁻¹ de PHA dans la patte postérieure droite de l'animal. Avant l'injection et 12h après celle-ci, nous avons mesuré l'épaisseur de la patte au millimètre près avec un spessimètre. La réponse immunitaire qui se traduit par le gonflement de la patte a été calculée comme la différence d'épaisseur de la patte entre les deux mesures.

Nous avons également dosé le taux de testostérone circulante pour chaque mâle. Pour cela, des échantillons de sang (60µl/individu) ont été collectés au niveau du sinus post-orbital en utilisant des microcapillaires à hématocrite de 20 µl. Les plasmas ont ensuite été isolés par centrifugation puis stockés à -30°C jusqu'au moment du dosage. Après dilution au 1/400^{ème}, la concentration de testostérone circulante a été déterminée à l'aide de kits de dosage colorimétrique basé sur un principe de compétition enzymatique. Les concentrations de testostérone, calculées à partir des courbes d'une gamme de dilution, ont été corrigées en multipliant la concentration calculée par le facteur de dilution (Belliure, Smith & Sorci, 2004; Golinski, John-Alder & Kratochvil, 2011).

Lors des prélèvements sanguins pour le dosage de la testostérone, une goutte de sang a été étalée sur une lame de verre. Les frottis sanguins ont ensuite été fixés au méthanol (0.79kg/l) pendant une minute puis colorés au Giemsa (dilution au 1/20ème) pendant 45 minutes avant d'être rincés à l'eau courante. Les frottis ont enfin séchés pendant 24h avant d'être observés sous microscope optique (x100) où le nombre de parasites intraerythrocytaires a été compté pour 10000 érythrocytes.

Méthodes expérimentales

Manipulation de la composante ultraviolette de la coloration

Nos protocoles expérimentaux nécessitent que les effets de la réduction UV du traitement disparaissent en moins de 24h. Or, les traitements utilisés jusqu'à présent chez les lézards ne respectent pas cette charte (Bajer *et al.*, 2011; Stapley *et al.*, 2006). De plus, les agents filtrant les UV utilisés consistent en de fines particules chimiques qui peuvent pénétrer l'épiderme, atteindre la circulation sanguine et être toxique pour l'animal (Krause *et al.*, 2012). Pour réduire temporairement la réflectance UV des lézards, nous avons par conséquent créé un nouveau protocole basé sur les propriétés de deux agents inorganiques, l'oxyde de zinc (60 %) et le dioxyde de titan (40 %), qui bloquent la réflectance UV. Ces deux agents ont été utilisé sous forme de particules de 200-500 nm afin qu'ils ne puissent pas pénétrer l'épiderme des animaux. Ils ont été intégrés à une base grasse composée de paraffine liquide (50 g pour 10g d'agents) et de vaseline (40 g pour 100g de produit). Le mélange a été appliqué sur la surface ventrale des lézards à l'aide d'un pinceau du bout du museau à la base de la queue dans le cas du lézard vivipare et sur la zone des spots bleus dans le cas du lézard des murailles.

Pour valider notre protocole, nous avons mesuré la réflectance UV de la gorge de lézards vivipares mâles et des spots bleus de lézards des murailles sélectionné

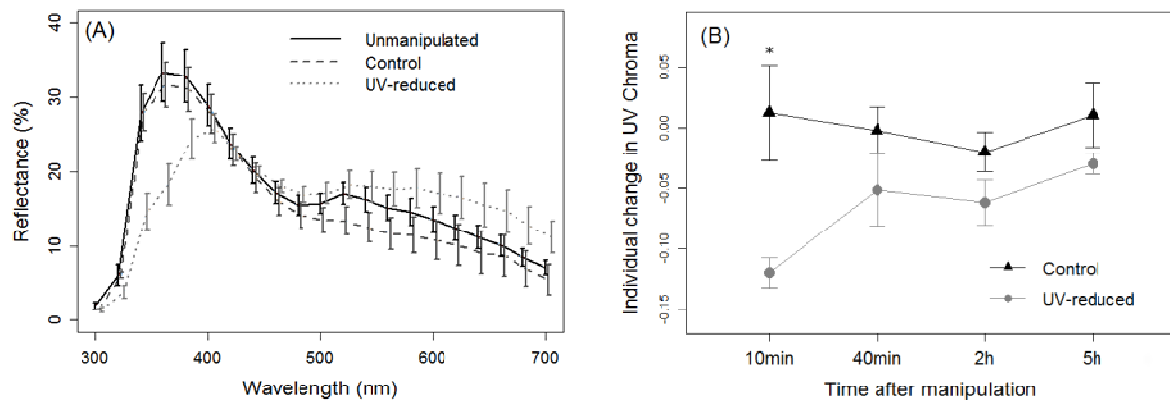


Figure 18. Effet du traitement réducteur d'UV. (A) Spectre de réflectance moyen ($\pm$ SE) chez de spots bleus de lézards des murailles mâles appartenant au groupe non manipulé, au groupe contrôle traité seulement avec la base grasse, ou au groupe traité avec le traitement UV réducteur (N = 7 par groupe). Mesures réalisées en dehors de la période de reproduction et 10 minutes après application des traitements. (B) Changement individuel moyen de la chroma UV au sein des groupes contrôle et UV réduit. Le changement individuel correspond à la différence d'UV chroma avant et après application des traitements. Il diffère significativement entre les traitement 10 minutes après application.

aléatoirement. Pour chaque espèce, les mâles ont été attribués à un groupe non manipulé, à un groupe contrôle traité uniquement avec la base grasse (traitement contrôle), ou à un groupe traitement (traitement UV réducteur, N = 7 individus par groupe). Chez les deux espèces, le traitement déplace le pic de réflectance vers des longueurs d'onde plus élevée (lézard des murailles : $+23.67 \pm 8.66$ nm; lézard vivipare : $+4.35 \pm 2.86$ nm) et diminue la proportion de réflectance UV (lézard des murailles : -12 ± 2.5 %, lézard vivipare : -4.45 ± 1.69 %) sans modifier les autres paramètres. Le traitement est efficace pendant au moins 2 heures et réduit la réflectance UV dans la gamme naturelle après moins de 30 min (Figure 18 et voir les Articles 2 et 3 pour plus de détails).

Collecte de données sur les interactions entre mâles

Trois campagnes de captures et de collecte de données sur les interactions entre mâles ont été effectuées au cours de ma thèse. Au printemps 2011, nous avons capturé et expérimenté sur le lézard vivipare puis, à l'été 2011 et au printemps 2012, sur le lézard des murailles. Dans chaque cas, des mâles adultes ont été capturés respectivement dans les enclos ou sur le site même de la station biologique de Foljuif puis ils ont été pesés, mesurés et placés en élevage. Après la mue, la coloration des animaux a été quantifiée. Nous avons ensuite créé des paires de mâles et, afin de s'assurer que les individus d'une même paire soient aussi similaires que faire se peut, les mâles ont été assortis en fonction de leur taille corporelle (longueur museau-anus, LMA), de leur masse, de leur coloration de la gorge et du ventre dans le cas du lézard vivipare (N = 36 paires) ou de leur morphe de couleur ventrale et de leur nombre de spots bleus dans le cas du lézard des murailles (N = 17 paires par saisons). Au sein de chaque paire, l'un des lézards a été attribué au groupe des résidents et l'autre au groupe des intrus. Chaque résident a été placé dans un grand terrarium (45×29×22 cm) auquel l'animal a pu s'acclimater pendant 5-6 jours avant le début des interactions. Les

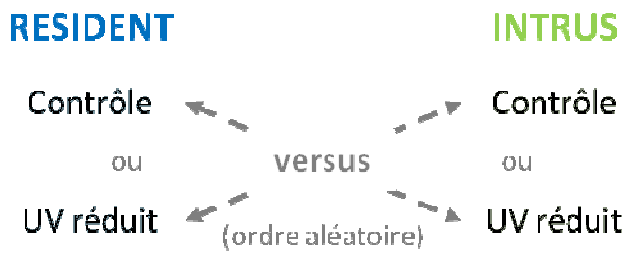


Figure 20. Les différents types de combinaison de traitements UV. Chaque paire résident-intrus a interagité avec chacune des quatre combinaisons 'Contrôle – Contrôle', 'Contrôle – UV réduit', 'UV réduit – Contrôle', et 'UV réduit – UV réduit'.

intrus ont été placés dans des terrariums individuels plus petits et transférés dans le terrarium du résident avant le début de chaque test.

Chaque paire de mâles a été testé quatre fois avec différentes combinaisons de traitements UV (contrôle, UV réducteur) pour le résident et l'intrus dans une conception factorielle complète (Figure 19). La séquence des tests de chaque paire était aléatoire. Une telle conception permet de tester les effets de la coloration UV en contrôlant la variation comportementale entre paires et entre individus au sein des paires. Avant chaque test, le terrarium du résident était séparé en deux compartiments à l'aide d'une paroi opaque,

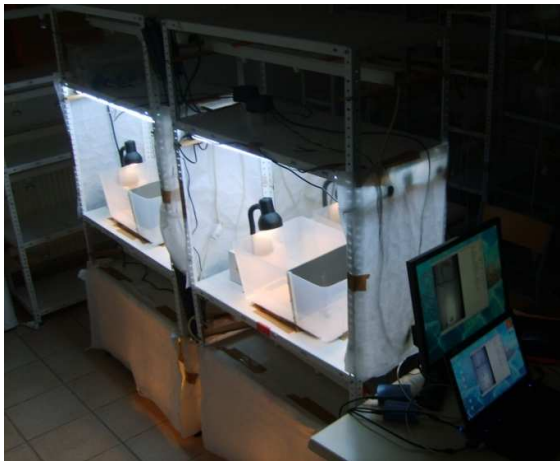


Figure 19. Dispositif expérimental utilisé dans le cadre de la collecte de données sur les interactions entre mâles.

chaque individu de la paire recevait un des traitements UV et était introduit dans l'un des compartiments contenant une source de chaleur et une plaque noire pour thermoréguler. Puis, après 20 min d'acclimatation, la source de chaleur du compartiment de l'intrus était éteinte, la paroi opaque relevée délicatement et l'observation commençait. L'intrus était ainsi encouragé à se déplacer vers le spot de thermorégulation du résident (gradient thermique de 26 à 42°C). Tous les tests d'une même paire étaient observés par le même expérimentateur placé derrière une vitre en plexiglass avec un film sans tain (Figure 20). Pour chaque test, le

comportement des animaux était filmé mais également pris en note en direct pendant 20 min à l'aide du logiciel Jwatcher (Blumstein, Daniel & Evans, 2006). Nous avons observés des comportements d'agression, d'approche, de morsure, de démonstration (soulèvement alterné des pattes avant ou présentation des flancs ou de la gorge), de fuite, de surveillance ainsi que des mouvements de queue. Ces comportements ont été analysés à l'aide d'analyses en composantes principales. Il est important de noter que les comportements des deux animaux, résident et intrus, ont été analysés en même temps. Chacun a donc été considéré alternativement comme étant l'animal focal ou l'animal rival. Nous avons également évalué l'issue des interactions (gagnant/perdant) à l'aide d'un score de dominance correspondant à la différence entre le résident et l'intrus de leur score respectif d'agressivité [(agressions+approches+morsures)-(fuites+mouvements de queue)]. Un score

de dominance positif dénote de la supériorité du résident sur l'intrus (Pour plus de détails, voir les **Articles 2 et 3**).

Collecte de données sur le choix de partenaire

L'expérience du rôle de la coloration UV dans le choix de partenaire des femelles a été menée chez le lézard vivipare au printemps 2012 et 2013. Tous les animaux provenaient de la population semi-naturelle de la station biologique de Foljuif où mâles et femelles étaient maintenus dans des enclos séparés. Les mâles ont été capturés en mars avant la mue précédant le début de l'activité sexuelle et les femelles ont été capturées plus tardivement, au début de l'activité sexuelle. Suite à la capture, tous les animaux ont été mesurés, pesés puis placés en élevage. Chaque femelle a été placée dans un grand terrarium (45×29×22 cm) dans lequel a pris place les tests comportementaux après 5-6 jours d'acclimatation. Les mâles étaient maintenus dans de plus petits terrariums individuels et transférés dans le terrarium de la femelle avant chaque test.

Après que les mâles aient mué, nous avons quantifié leur coloration ventrale et créé 52 quartets de mâles de manière à ce que les individus d'un même quartet soient aussi



Figure 21. Appariement chez le lézard vivipare.

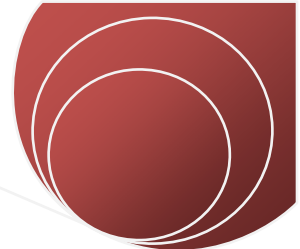
similaires que possible vis-à-vis de leur taille, de leur masse et de leur coloration ventrale. Au sein de chaque quartet, deux lézards ont été aléatoirement attribués au groupe contrôle et les deux autres au groupe UV réduit. Chaque quartet de mâles a ensuite été attribué à une femelle de telle sorte que les plus grandes femelles ont eu l'opportunité d'interagir avec les plus grands mâles. Chaque femelle a rencontré séquentiellement chacun des quatre mâles qui lui ont été associés et ceci selon une séquence aléatoire vis-à-vis du traitement UV des mâles.

En général, chaque mâle a été testé une seule fois mais, en raison de la difficulté de créer des quartets de quatre mâles identiques, 25 mâles au total ont été présentés à deux femelles. Pour ces mâles, nous avons attendu au moins deux jours entre leur premier et leur second test afin d'éviter tout effet de déplétion spermatique.

Juste avant le test comportemental, le terrarium de la femelle était séparé en deux compartiments à l'aide d'une paroi opaque, le traitement était appliqué sur le mâle puis ce dernier était introduit dans le compartiment inoccupé par la femelle. Après 10 minutes d'acclimatation, la paroi était soulevée délicatement et le test commençait. Le dispositif expérimental est sensiblement le même que celui utilisé pour les tests de dominance des mâles (Figure 20). Tous les tests ont été enregistrés jusqu'à la fin de la copulation si elle avait lieu. Dans le cas contraire, l'enregistrement était arrêté au bout d'heure. La séquence comportementale comprend plusieurs phases. Durant la première phase d'évaluation, les lézards restent à distance l'un de l'autre et s'observent. Puis, le mâle initie généralement le mouvement vers la femelle d'une façon plus ou moins directe et rapide, et tente de lui

mordre le bout de la queue. Puis, par morsures successives, le mâle déplace sa prise petit à petit vers la partie postérieure de l'abdomen de la femelle. Lorsque le mâle est bien positionné il s'enroule autour de la femelle et accole son cloaque à ce lui de la femelle (Figure 21) ce qui marque le début de l'appariement. Du début de la séquence jusqu'à l'appariement, les femelles résistent plus ou moins aux mâles en les mordant ou en faisant des flips (la femelle roule violemment sur elle-même). Une même personne a analysé toutes les vidéos dont ont été extrait le nombre de morsures et de flips infligés aux mâles par les femelles ainsi que le succès d'appariement et, lorsque celui-ci a eu lieu, la durée de l'appariement.

Quand tous les tests ont été terminés, les femelles ont été relâchées et maintenues tout au long de leur gestation dans de petits enclos extérieurs protégés de la prédation. Quelques jours avant la parturition, les femelles ont été capturées et placées en élevage. Au moment de la parturition, nous avons compté le nombre de nouveau-nés vivants et morts ainsi que le nombre de d'œufs avortés et non fécondés de chaque portée (Pour plus de détails, voir l'**Article 4**).



RESULTATS PRINCIPAUX DISCUTES

CHAPITRE 1 - Variabilité intraspécifique des signaux visuels UV

Toute variabilité provient de façon ultime de trois sources: le génotype, l'environnement et l'interaction génotype par environnement. La variation génétique résulte de gènes codant directement pour les différents variants d'un trait, ou alternativement de gènes qui ont des effets pléiotropiques sur le développement du trait. La variabilité environnementale provient quant à elle de l'interaction entre la pénétrance des gènes codant pour le phénotype du trait et des paramètres environnementaux comme par exemple l'environnement social, la qualité du territoire, la saison, ou encore la nutrition (Scheiner, 1993). Le premier objectif de cette thèse a été de caractériser la variabilité intraspécifique de la coloration UV chez les lézards Lacertidae, étape indispensable à la compréhension des fonctions de ce trait. Nos deux espèces modèles présentent des ornements colorés reflétant dans l'ultraviolet mais nous avons principalement étudié la variabilité de la réflectance UV chez le lézard commun *Zootoca vivipara*.

Variabilité spatiale corporelle

La coloration UV du lézard des murailles est restreinte aux spots bleus présents sur la face latérale du corps (données collectées par photographie). Le lézard commun quant à lui présente une coloration ventrale à base de caroténoïdes crème à rouge du bout du museau à la base de la queue que nous avons quantifié à l'aide d'un spectrophotomètre au niveau de la gorge, du thorax et de l'abdomen chez des juvéniles, des sub-adultes sexuellement immatures (1 ans) et des adultes sexuellement mûres (>2 ans) des deux sexes. Ces mesures révèlent que, indépendamment de l'âge et du sexe des individus, l'ornementation colorée de cette espèce est composée de deux zones aux caractéristiques spectrales distinctes: la zone de la gorge où la composante UV est dominante et la zone ventrale (thorax et abdomen) où c'est alors la composante à base de caroténoïdes qui est dominante (**Article 1** et résultats ci-après). Dans le cadre de la théorie de la communication, les individus signaleurs utilisent les colorations corporelles pour fournir des informations aux individus récepteurs (Johnstone, 1997; Dale, 2006). Or, au cours des interactions sociales, les lézards vivipares et en particulier les mâles adultes exposent leur gorge à la vue de leurs congénères, et indirectement à la vue de leurs prédateurs, ce qui suggère que la coloration de la gorge et donc la composante UV pourrait jouer un rôle dans les interactions sociales de l'espèce. En revanche, la coloration ventrale demeure plus ou moins cryptique pour les congénères et les prédateurs, et son rôle comportemental n'est pas évident à concevoir. J'ai par conséquent choisi d'orienter mon travail de thèse en me concentrant particulièrement sur la coloration de la gorge chez le lézard vivipare.

Variabilité liée à l'âge et au sexe

A la naissance, le lézard vivipare est totalement mélanique. Les premières couleurs ventrales jaunes claires apparaissent vers trois semaines (observations personnelles). Des mesures de couleur réalisées sur des juvéniles des deux sexes de 1 mois à 1 mois ½ (N =

24 femelles et 33 mâles) provenant de la station biologique de Foljuif révèlent qu'à cet âge les animaux présentent une réflectance UV particulièrement développée sur la gorge et, dans une bien moindre mesure, sur le thorax et l'abdomen (Modèle à effet mixte linéaire, MML, sur la proportion de réflectance UV avec l'identité de l'individu en effet aléatoire: $F_{2, 112} = 283.75$, $p > 0.001$; Tests post-hoc, gorge-thorax: $z = 20.55$, $p > 0.001$; gorge-abdomen: $z = 20.93$, $p > 0.001$; thorax-abdomen: $z = 0.39$, $p = 0.92$) comme l'illustre la Figure 22. Il n'y a pas de différence

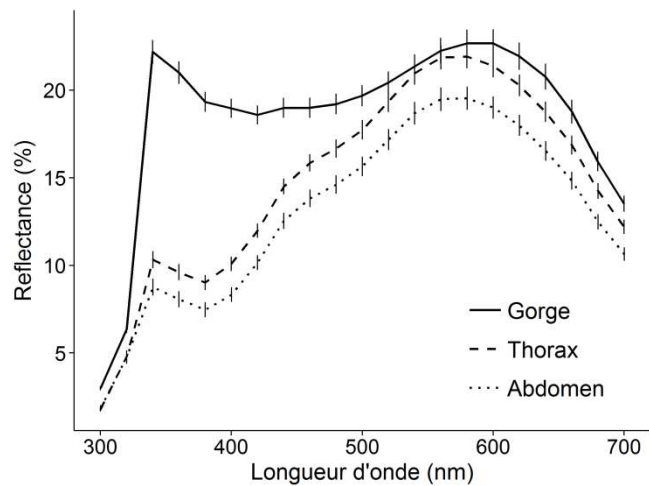


Figure 22. Spectres de réflectance moyenne mesurée sur la gorge, le thorax et l'abdomen de lézards communs juvéniles. Les spectres moyens du thorax et de l'abdomen sont similaires et différents du spectre moyen de la gorge. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

de réflectance UV entre juvéniles des deux sexes (gorge, Anova: $F_{1, 55} = 1.11$, $p = 0.29$; thorax et abdomen, MML: $F_{1, 55} = 0.47$, $p = 0.49$). A cet âge, l'investissement énergétique est majoritairement dédié à la croissance ce qui suggère fortement que la réflectance UV est peu coûteuse à produire. Mais pourquoi ce trait est-il exprimé aussi précocement ? A mon sens, trois scénarios peuvent potentiellement expliquer une expression précoce de la composante UV: i) La réflectance UV est résiduelle et n'a pas de fonction outre mesure, sub-adultes et adultes devraient alors avoir une réflectance UV relativement similaire à celle des juvéniles; ii) La réflectance UV joue un rôle dans les interactions sociales des juvéniles pour l'accès à des ressources telles que la nourriture et les abris. Sous cette hypothèse, on s'attend soit à une diminution/disparition de la réflectance UV avec l'âge si les signaux UV sont un canal de communication privilégié pour les juvéniles, soit à un maintien du niveau d'expression de la réflectance UV si celle-ci est également impliquée dans les interactions sociales des sub-adultes et des adultes; iii) Les signaux visuels UV sont impliqués dans la communication intra- et/ou inter-sexuelle des adultes et la réflectance UV mesurée chez les juvéniles est une forme peu élaborée de l'ornement arboré par les adultes (Lyon & Montgomerie, 1986), les mâles devraient classiquement être plus colorés que les femelles. Sous cette dernière hypothèse, on s'attend à ce que l'expression de la composante UV des sub-adultes soit moins importante que celle des adultes (Johnsen *et al.*, 2001; Delhey, 2006).

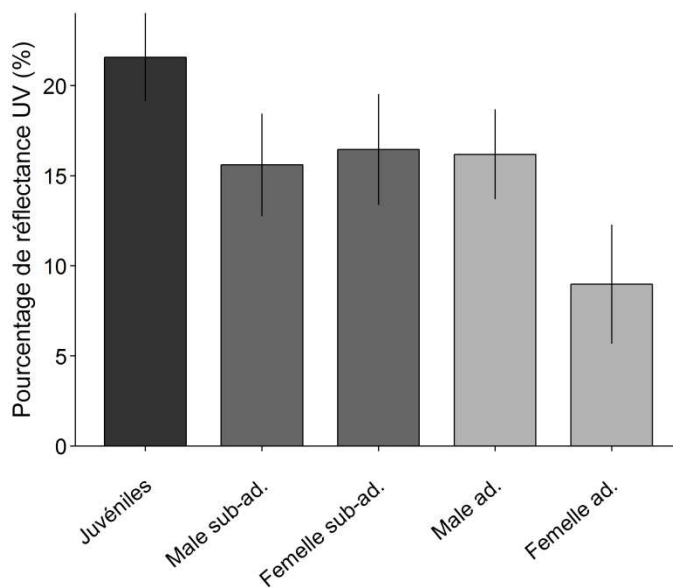


Figure 23. Pourcentage moyen de réflectance ultraviolette (UV) de juvéniles (sexes indifférenciés, gris foncé), de sub-adultes (gris intermédiaire) et d'adultes (gris clair) de chaque sexe. Les barres d'erreur représentent la déviance standard et matérialisent la variabilité du pourcentage de réflectance UV au sein de chaque classe.

Or, les analyses des spectres de couleur des sub-adultes et adultes révèlent un patron tout à fait inattendu. En effet, nous avons trouvé que la proportion de réflectance UV des mâles et des femelles sub-adultes sont similaires mais leur proportion de

réflectance UV est inférieure de 5.5 % en moyenne par rapport à celle des juvéniles (Figure 23, **Article 1**). Les adultes quant à eux présentent un dichromatisme sexuel dans les UV. Comme cela était attendu, les mâles reflètent plus dans les UV que les femelles, et ceci particulièrement au niveau de la gorge (Figure 24, **Article 1**). Cependant, ce dichromatisme ne résulte pas d'une augmentation de l'expression du trait chez les mâles qui présentent une proportion de réflectance UV similaire à celle des sub-adultes mais, de manière surprenante, d'une diminution d'environ 7 % de la proportion de réflectance UV chez les femelles (Figure 23, **Article 1**). La diminution de l'expression de la composante UV chez les sub-adultes comme chez les adultes par rapport à celle observée chez les juvéniles indique que la composante UV, à défaut d'être coûteuse à produire, pourrait être

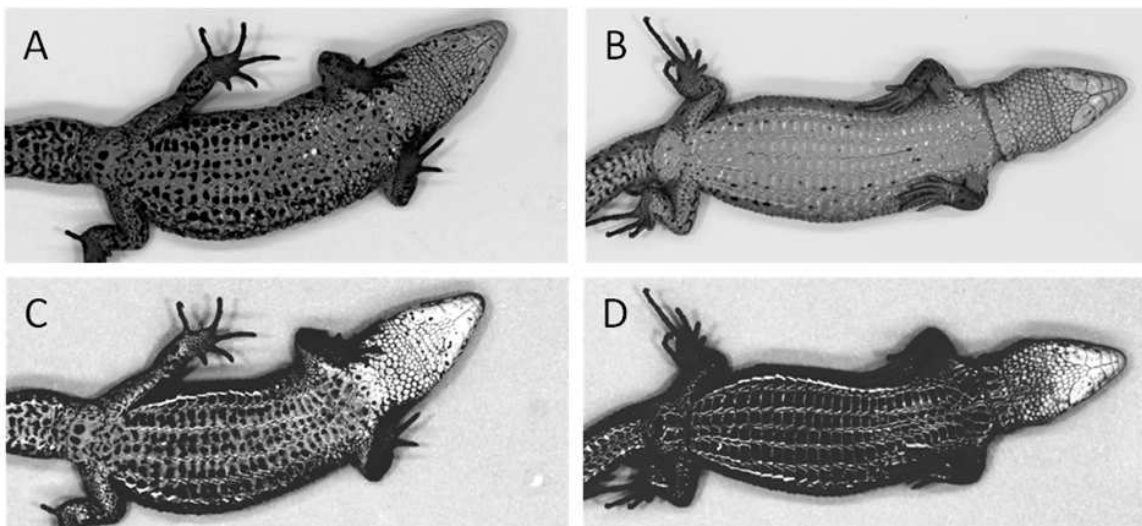


Figure 24. Photographies en noir et blanc d'un spécimen mâle (A, C) et d'un spécimen femelle (B, D) de lézards communs adultes. Les photographies ont été prises à travers un filtre bloquant les UV (A, B) pour évaluer la couleur dans le domaine visible pour l'homme et à travers un filtre laissant passer uniquement les UV (C, D) pour fournir une estimation de la couleur dans le domaine UV. Dans le dernier cas, les zones corporelles blanches correspondent aux zones de forte réflectance UV.

coûteuse à maintenir.

Trois types de coûts peuvent potentiellement être associés au maintien de la composante UV. Arborer une coloration UV vive pourrait être coûteux en termes de survie pour le lézard commun. En effet, une grande majorité des prédateurs de petits lézards, principalement des oiseaux et des serpents, possède un système de vision sensible aux UV (Bowmaker, 2008) et une réflectance UV amoindrie pourrait de ce fait diminuer les risques de prédation. De plus, pour les femelles adultes qui sont particulièrement vulnérables pendant la gestation (mobilité réduite), cela pourrait potentiellement constituer une stratégie de survie. Par ailleurs, le simple fait d'exprimer une forte réflectance UV pourrait être coûteux socialement si cela engendre des agressions de la part d'individus dominants ou agressifs (Guilford *et al.*, 1995; Hill, 2006a). Alternativement, le maintien de l'expression de la coloration UV pourrait nécessiter un investissement énergétique non négligeable. En particulier, les femelles ont à fournir un effort énergétique important à la maturité sexuelle du fait du développement des gonades et de la vitellogénèse (Bleu *et al.*, 2012). Elles pourraient par conséquent être dans l'incapacité de maintenir leur coloration UV au même niveau d'expression que celui des sub-adultes et des mâles adultes.

Le dichromatisme sexuel UV observé chez les adultes suggère que les signaux visuels UV sont impliqués dans le signalement sexuel et la maintenance d'une forte réflectance UV pourrait donc aussi être promu par la sélection sexuelle. Mais alors, comment expliquer que les sub-adultes des deux sexes aient un niveau de réflectance UV similaire à celui des mâles adultes ? Cela peut signifier que les signaux UV ont un rôle dans les interactions sociales des sub-adultes comme cela a été trouvé chez les oiseaux (Hill, 1996; Siefferman, Hill & Dobson, 2005b; Freeman-Gallant *et al.*, 2010). Alternativement, puisque la composante UV se développe précocement, la réflectance UV des mâles sub-adultes pourrait simplement refléter l'ornementation des mâles adultes et, chez les femelles, ce trait pourrait être un indicateur de la maturité sexuelle. Arborer un phénotype mâle pourrait permettre aux femelles sub-adultes d'éviter le harcèlement sexuel des mâles.

Variabilité liée aux autres traits de couleur

Étudier la variabilité et les fonctions de la composante UV est important, mais les signaux visuels UV agissent dans un contexte coloré et il est donc important d'examiner les relations existant entre les signaux UV et les autres traits de couleur d'un ornement (clarté, teinte et saturation). Nous avons étudié cette question chez le lézard commun à l'aide d'une analyse en composante principale (ACP) permettant de résumer l'information des différents traits colorés de la gorge par un nombre limité de variables. Nous avons trouvé de nombreuses relations significatives entre les traits de couleur mais une grande partie de la variabilité de la coloration de la gorge des adultes est expliquée par une corrélation négative entre la proportion de réflectance UV et la saturation de la pigmentation caroténoïdienne comme l'illustre la Figure 25. Cela confirme en premier lieu que la coloration ventrale du lézard commun est continue comme précédemment démontré chez

des femelles (Cote *et al.*, 2008), mais il apparaît surtout primordial de considérer la coloration d'un ornement dans sa globalité (composante structurale et pigmentaire).

Il reste à comprendre pourquoi ces deux traits sont corrélés. Une expérience menée chez les lagopèdes d'Ecosse a montré que la pigmentation caroténoïdienne de l'épiderme de la crête rouge des mâles absorbe la lumière entre 300 et 500 nm et limite de ce fait la réflexion de la lumière dans l'UV par le derme (Mougeot *et al.*, 2007). De plus, une étude récente chez notre espèce d'intérêt, le lézard vivipare, a démontré *in vitro* que les variations chromatiques de l'ornement basé sur les caroténoïdes

résultent en grande partie de changements dans la réflectance UV du derme, et non de changements dans la réflectance liée aux caroténoïdes ou dans le contenu en caroténoïdes de la peau (San-Jose *et al.*, 2013). Une explication possible est donc que la corrélation entre les composantes structurales et caroténoïdiennes soit de nature fonctionnelle chez le lézard commun. Alternativement, cette corrélation pourrait résulter de la sélection et de l'intégration de signaux visuels multiples (Møller *et al.*, 1993; Badyaev *et al.*, 2001). Par exemple, la réflectance UV pourrait améliorer la perception visuelle de la coloration jaune-rouge par contraste entre les deux types de traits colorés, et de ce fait agir comme un amplificateur des signaux caroténoïdiens (Cummings *et al.*, 2006; Pérez I de Lanuza *et al.*, 2007). Alternativement, cette relation peut être expliquée dans le cadre de la théorie des signaux multiples. Les traits colorés peuvent agir comme des signaux multiples véhiculant des informations différentes sur la constitution de l'animal ou être redondant, et ainsi renforcer la fiabilité des signaux (Møller *et al.*, 1993; Sullivan, 1994; Hamilton *et al.*, 2005)

Chez les Lacertidae, la réflectance UV est le plus fréquemment associée à des ornements de couleur bleue (Pérez I de Lanuza *et al.*, 2010), nous avons également étudié les relations entre les différents traits colorés des spots bleus du lézard des murailles. La coloration bleue est également produite structurellement (Prum *et al.*, 1998; Kuriyama *et al.*, 2006). Le profil spectral de spots bleus du lézard des murailles présente un unique pic autour de 360 nm et la distinction entre composante UV et composante bleu tient uniquement à la limite de nos capacités visuelles et à notre système de classification des couleurs. Je pense qu'il est de ce fait inapproprié d'étudier les deux composantes séparément d'autant plus que les proportions de réflectance dans l'UV et dans le bleu sont fortement corrélées ($r = 0.71$). Les lézards des murailles exhibent également une coloration

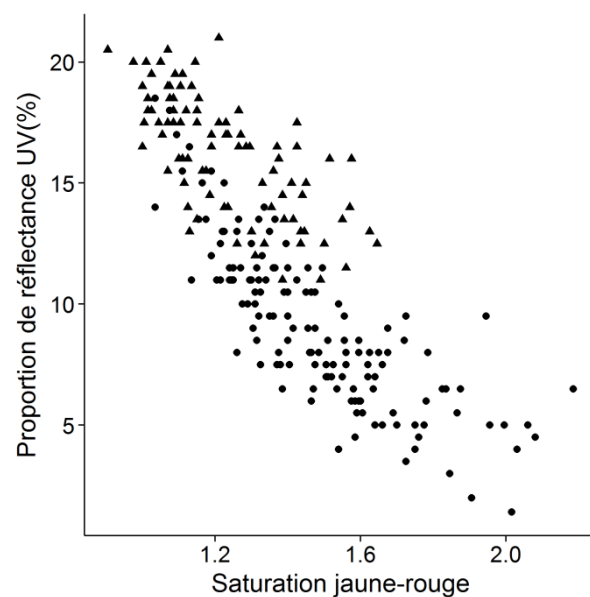


Figure 25. Relation entre la saturation de la coloration caroténoïdienne et la proportion de la réflectance UV mesurées sur la gorge de lézards communs adultes mâles (N = 88, triangles) et femelles (N = 141, ronds).

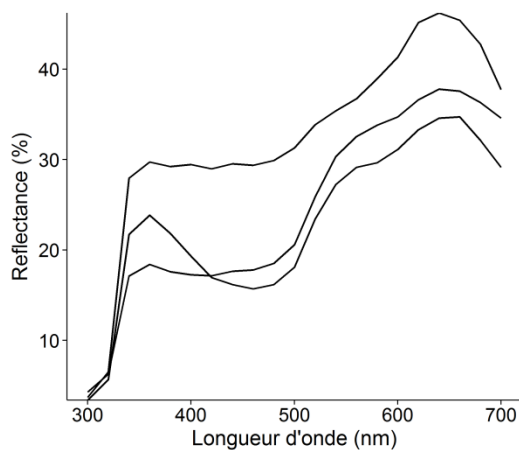


Figure 26. Spectres de réflectance de la gorge de trois lézards communs mâles.

ventrale présentant trois morphes principaux: blanc, jaune et orange (Sacchi *et al.*, 2009; Galeotti *et al.*, 2010) et les analyses des spectres de couleur des deux ornements sur un faible nombre d'individus révèlent que les caractéristiques spectrales des spots UV/bleus sont indépendantes de celles de la coloration ventrale du lézard des murailles (**Article 2**). La coloration ventrale étant discrète et la coloration UV continue chez cette espèce, les deux types d'ornements pourraient potentiellement véhiculer des informations différentes sur la qualité de l'animal (Møller *et al.*, 1993; Candolin, 2003).

Variabilité interindividuelle intra-classe

Si la variabilité de la composante UV est importante entre les différentes classes d'âge et de sexe, la variabilité entre individus d'une même classe n'est pas en reste comme en atteste la déviation standard de chaque classe (Figure 23) et les spectres de coloration de la gorge de trois lézards communs mâles présentés en Figure 26. Les traits de couleurs peuvent communiquer des informations sur la qualité, l'attractivité, la stratégie, la compatibilité génétique, la parenté, l'identité individuelle et la présence (Dale, 2006). Selon ce scénario, la variabilité interindividuelle des traits colorés reflète la variation de l'information spécifique associée. Quand est-il pour les colorations structurales ? Comme nous l'avons vu précédemment, la réflectance UV dépend de l'arrangement spatial de l'ultrastructure du derme (ou des plumes), cet arrangement spatial est-il coûteux à produire et/ou à maintenir ?

Plusieurs études menées principalement chez les oiseaux montrent que la réflectance UV est corrélée à des traits indicateurs de qualité tels que la quantité de parasites sanguins, la réponse inflammatoire, le niveau de testostérone et la concentration en protéines plasmatiques (Doucet & Montgomerie, 2003b; Griggio *et al.*, 2010; Peters *et al.*, 2007; Roberts *et al.*, 2009) et que les colorations structurales peuvent être influencée par la condition nutritionnelle de l'animal (McGraw *et al.*, 2002; Siefferman *et al.*, 2005a). Chez les lézards, peu de travaux ont étudié la condition dépendance de la composante UV et il est à mon sens inapproprié d'étendre aux lézards les résultats trouvés chez les oiseaux car la coloration UV est produite par le derme pour les uns et par les plumes pour les autres. Afin d'étudier cette question, nous avons examiné chez des lézards communs mâles les relations existant entre la proportion de réflectance UV et cinq indicateurs de qualité: la taille corporelle, la condition corporelle, la réponse inflammatoire, le niveau de testostérone et la quantité de parasites sanguins. Nous avons trouvé que l'expression de la composante UV n'est corrélée à aucun de ces indicateurs (**Article 3**) ce qui pourrait

indiquer que l'expression de ce trait n'est pas condition-dépendante chez le lézard commun.

Toutefois, il est prématuré d'être aussi catégorique sur ce point car la composante UV pourrait être liée à d'autres indicateurs de condition que nous n'avons pas testés ici. Par ailleurs, nous avons trouvé que, dans le cadre de l'ACP sur les données spectrales de la gorge des mâles, la proportion de réflectance UV qui est associée négativement à la saturation de la pigmentation caroténoïdienne varie avec la taille de l'animal: les grands mâles présentent une gorge avec une faible saturation jaune-rouge et une forte réflectance UV (**Article 1**). Ainsi, chez les lézards vivipares mâles, l'intensité de la coloration de la gorge mesuré selon un axe incluant la composante UV semble être condition-dépendante. Cependant, je m'interroge sur la pertinence de cette conclusion car la pigmentation caroténoïdienne, seule, est connue pour être coûteuse à produire. Dès lors, la condition-dépendance de la composante UV ne serait-elle pas un artefact lié à sa relation avec la pigmentation caroténoïdienne ? Des études similaires ont été menées par des collègues hongrois chez le lézard vert *Lacerta viridis*, une espèce dont les mâles arborent une gorge UV/bleu pendant la période de reproduction. Ces études montrent que l'expression de la coloration UV de la gorge des mâles varie avec la taille et la condition de l'animal mais n'est affectée ni par une privation alimentaire ni par une infection parasitaire du sang (Molnar *et al.*, 2013; Bajer *et al.*, 2012). En revanche, il semble que l'expression du signal puisse être affectée par l'environnement de thermorégulation: les animaux ayant thermorégulés plus longtemps ont une réflectance UV plus forte. La capacité à thermoréguler étant potentiellement liée au succès d'acquisition de territoires favorables en terme de température et/ou à la thermorégulation comportementale effective, cela suggère que l'expression de la coloration UV pourrait être un signal honnête (Bajer *et al.*, 2012). Quelques indices en faveur de la condition-dépendance des signaux UV existent mais ils sont relativement peu nombreux. Un effort de recherche est donc encore nécessaire pour solutionner cette question.

Variabilité saisonnière

Chez de nombreuses espèces, les colorations vives apparaissent à la saison des accouplements suite à quoi elles ternissent et disparaissent dans le cas de colorations nuptiales. Chez le lézard commun comme chez le lézard des murailles, les ornements colorés ne sont pas nuptiaux mais *a priori* pérennes au cours des saisons pour un observateur humain. Afin de confirmer cet *a priori*, nous avons testé si de subtiles variations de réflectance UV opèrent d'une saison à l'autre chez nos deux espèces modèles. Contre toutes attentes, les analyses de couleur montrent que la proportion de réflectance UV est plus élevée après la période de reproduction que pendant la saison des amours et ceci chez les deux espèces étudiées. En effet, chez le lézard commun, la proportion de réflectance UV est plus élevée d'environ 5 % après la période de reproduction chez les mâles comme chez les femelles (**Article 1**). Cette augmentation pourrait être due à la diminution de la saturation de la composante caroténoïdienne. Mais dans ce cas, comment expliquer que le même phénomène existe chez le lézard des murailles ? Chez ce dernier,

nous avons mesuré une augmentation de la proportion de réflectance UV des spots bleus d'environ 10 % par rapport au niveau d'expression enregistré pendant la saison d'accouplement (**Article 2**). Ces observations nécessiteraient d'être précisées par des mesures répétées tout au long de l'année mais ils suggèrent que les signaux visuels UV ont un rôle plus limité qu'attendu dans la sélection sexuelle et les expériences comportementales menées sur le rôle de la coloration UV dans la communication intra-sexuelle chez le lézard des murailles pendant et en dehors de la période de reproduction supportent cette hypothèse (**Article 2**).

Les Lacertidae comme tous les squamates ont une croissance continue tout au long de leur vie et muent régulièrement pour renouveler leur peau (Vacher *et al.*, 2010). Au court de la mue qui dure quelques jours, l'animal sécrète une substance lubrifiante entre la nouvelle et l'ancienne peau et devient terne puis, lorsque l'ancienne peau a été éliminée, l'animal arbore à nouveau des colorations chatoyantes qui peuvent paraître plus vives qu'avant la mue. Pour cette raison, la quantification de coloration des lézards est traditionnellement effectuée après la mue. Or s'il est fort probable que la brillance (ou clarté) de l'animal soit accrue après la mue par le fait de la substance lubrifiante, en est-il de même pour les autres traits de couleurs ? En particulier, la mue affecte-t-elle la réflectance UV de l'animal ? Pour tester cette hypothèse, 73 lézards vivipare mâles ont été capturés à la sortie de l'hibernation dans les enclos de la station biologique de Foljuif, la coloration de leur gorge a été mesurée puis les animaux ont été placés en élevage. Dix jours plus tard, après que tous les individus aient mués, les mesures de coloration de la gorge ont été renouvelées. Les analyses des spectres issus de ces mesures montrent que le pourcentage de réflectance UV de la gorge des mâles est significativement plus élevée après la mue (Test *t* de Student pour données appariées, $t_{72} = -7.50$, $p < 0.001$). Toutefois, cette augmentation n'étant que d'environ 1 %, je doute que cela soit perceptible visuellement par les congénères. Par conséquent, il semble que la mue affecte la coloration UV de façon négligeable.

La réflectance UV étant produite par l'ultrastructure du derme de l'animal, la mue pourrait potentiellement être le mécanisme par lequel s'opèrent les changements de réflectance UV. Si la composante UV est effectivement condition-dépendante alors un animal en bonne condition devrait produire une nouvelle peau de bonne qualité reflétant fortement dans l'UV. Au cours de ma thèse, je n'ai pas pu tester cette hypothèse mais les résultats ci-dessus n'y apportent aucun support. En effet, durant l'élevage et donc pendant la période précédant la mue, les animaux ont eu accès à de la nourriture *ad libitum* et à une source de chaleur leur permettant de thermoréguler de façon optimale. Il a été démontré que ces deux facteurs affectent les colorations structurales (McGraw *et al.*, 2002; Siefferman *et al.*, 2005a; Bajer *et al.*, 2012) mais ici nous n'observons qu'une très faible variation de la réflectance UV des animaux après la mue. De futurs travaux devraient de ce fait tester cette hypothèse de façon rigoureuse avec un design expérimental adapté.

Conclusion

Pour conclure, nous avons pu mettre en évidence un patron de variabilité de la coloration UV inattendu et atypique chez le lézard vivipare. Les adultes présentent un dichromatisme sexuel dans l'UV ce qui est assez répandu chez les oiseaux et autres lézards. Toutefois le fait que les sub-adultes aient une proportion de réflectance identique à celle des mâles adultes et, plus étonnant encore, le fait que la réflectance UV des juvéniles soient bien plus élevée que celle des adultes soulèvent plusieurs questions sur l'ontogénie, le développement et le maintien de ce trait. Cela suggère également que la coloration UV puisse être impliquée non seulement dans la communication sexuelle mais également dans la communication des sub-adultes et surtout des juvéniles. Une perspective très intéressante puisque ce dernier point n'a jamais été étudié à ma connaissance. Il est également nécessaire d'étudier plus en avant la variabilité de la coloration UV des lézards des murailles et d'autres lézards Lacertidae pour déterminer si le patron observé chez les lézards vivipares est une règle ou une exception.

Nous avons également mis en évidence que la réflectance UV est liée à la coloration caroténoïdienne chez le lézard vivipare et bien évidemment à la coloration structurale des spots bleus chez le lézard des murailles ce qui souligne l'importance de considérer la coloration des ornements coloré dans son ensemble. Chez cette dernière espèce, la composante UV ne peut être dissociée de la coloration bleue de l'ornement en raison de leur source de production commune. Chez le lézard vivipare, la réflectance UV pourrait être fonctionnellement dépendante de la saturation de la pigmentation caroténoïdienne.

Par ailleurs, aucune preuve consistante ne permet d'affirmer que la réflectance UV est condition dépendante. Si la composante UV est un signal de communication, elle pourrait alors agir comme un signal conventionnel. De plus, nous avons trouvé que son niveau d'expression est plus élevé après la période de reproduction suggérant que les signaux UV pourraient donc avoir un rôle moins important qu'attendu dans la sélection sexuelle.

CHAPITRE 2 - Les Lacertidae sont-ils capable de percevoir les ultraviolets et de discriminer la variabilité interindividuelle ?

Les animaux varient fortement dans leur capacité à voir les couleurs et dans la qualité de leur perception des couleurs (Wyszecki *et al.*, 1982). La vision chromatique a peu de résolution spatiale et temporelle comparativement à un système noir-et-blanc (Lehrer, 1993; Schaerer & Neumeyer, 1996) et plus le nombre de dimension d'un système visuel est important et moins ce système est performant en terme de sensibilité (Kelber *et al.*, 2003). Toutefois, ces désavantages sont négligeables par rapport aux avantages qu'apporte la vision chromatique : (i) elle permet la détection des objets sur leur fond visuel qui est certainement la fonction la plus importante de la vision chromatique ; (ii) elle améliore fortement la constance des couleurs dans le cas de système tri- ou tétrachromates (la capacité de corriger la variation de fond et la couleur de la lumière ambiante afin que les objets cibles conservent leur teinte caractéristique ; (iii) elle améliore grandement la capacité de reconnaissance et en particulier la vitesse avec laquelle un objet peut être reconnu (Vorobyev, 2003; Kelber & Osorio, 2010). Les cibles et objets que les animaux ont principalement à détecter et reconnaître sont bien sûr la nourriture, les prédateurs et les congénères.

La vision est donc un sens clé pour les activités basiques et posséder des capacités visuelles optimales pour accomplir ces tâches est essentiel pour les animaux. Lorsque l'on s'intéresse à la fonction des signaux UV chez les vertébrés, étudier les spécificités du système visuel est important puisqu'il est nécessaire de déterminer si l'animal est capable de percevoir ces signaux. En effet, la vision UV est un caractère ancestral des vertébrés que de nombreuses espèces ont perdu au cours de l'évolution (Shi & Yokoyama, 2003). La vision dans l'UV est contrôlée par les photopigments UV qui absorbe la lumière de manière maximale autour de 360 nm et il a été démontré que de nombreux poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux et quelques mammifères possèdent de tels photopigments (Hunt *et al.*, 2001; Shi *et al.*, 2003; Bowmaker, 2008; Hunt *et al.*, 2009). La vision d'un certain nombre de lézards a également été étudiée mais ces travaux ont principalement été menés chez des Iguanidae (voir les références en Table 3) et aucune étude n'a jamais correctement caractérisé le système de vision des lézards Lacertidae. De plus, le potentiel d'évolution adaptative du système visuel des lézards reste ambigu, notamment vis-à-vis de la capacité à discriminer les UV, et il existe peu d'études sur l'acuité visuelle des lézards (Loew *et al.*, 2002; Fleishman *et al.*, 2011; Hunt *et al.*, 2001).

Spécificités du système de vision des lézards

Nos résultats montrent que les systèmes de vision des deux espèces de lézards Lacertidae présentent de nombreuses caractéristiques communes avec les espèces de lézards précédemment étudiées. Ainsi, excepté chez une espèce d'anoles *Polychrus marmoratus*, les lézards possèdent une rétine constituée uniquement de cônes (pas de bâtonnets) avec une classe de doubles cônes et plusieurs classes de cônes simples, un cône correspondant à l'association d'un photopigment et d'une gouttelette d'huile

Table 3. Revue de la littérature sur les caractéristiques visuelles des lézards.

Sensitivity maxima (nm) of photopigments						Types of oil droplets				
Species	Vitamine	UVS	SWS	MWS	LWS	O	G	Y	C	Reference
Iguania										
<i>Anolis bahorucoensis</i>	A1	365±6	450±6	500±6	569±4		G2 500±6	450±7	C1 397	Loew & al. (2002)
<i>Anolis carolinensis</i>	A2	365±5	462±5	503±8	625±3		G2 507±4	463±5	365±2	Loew & al. (2002)
<i>Anolis conspersus</i>	A1	365±7	460±7	500±7	562±3		G2 515±5	475±6	CA 368±2	Loew & al. (2002)
<i>Anolis cristatellus</i>	A1	365±6	458±4	492±5	562±4		G2 507±5	463±5	371	Loew & al. (2002)
<i>Anolis equetris</i>	A1		460±9	492±11	565±8		G2 506±4	470±6	C1 388	Loew & al. (2002)
<i>Anolis evermanni</i>	A1	364±5	460±5	490±3	565±3		G2 515±7	500±6	380±4	Loew & al. (2002)
<i>Anolis extremus</i>	A1	365±7	451±7	487±9	566±5		G2 488±5	442±4	C1 393±3	Loew & al. (2002)
<i>Anolis garmani</i>	A1		467±10	496±9	565±8		G2 492±4	466±5	C1 371	Loew & al. (2002)
<i>Anolis grahami</i>	A1	367±8	460±6	495±7	565±6		G2 505±10	451±6	C1 382	Loew & al. (2002)
<i>Anolis gundlachi</i>	A1	365±7	450±9	490±7	564±5		G2 510±4	450±6	370	Loew & al. (2002)
<i>Anolis krugi</i>	A1	365±5	448±6	490±5	562±4		G2 500±5	480±5	370±3	Loew & al. (2002)
<i>Anolis lineatopus</i>	A1	366±5	449±2	498±4	560±2		G2 486±8	451±4	367	Loew & al. (2002)
<i>Anolis opalinus</i>	A1		450±5	496±5	566±5		G1 521±3; G2 497±6	471±5	375±4	Loew & al. (2002)
<i>Anolis pulchellus</i>	A1	367±8	446±7	495±8	565±7		G2 505±6	475	390	Loew & al. (2002)
<i>Anolis sagrei</i>	A1	365±3	460±6	495±5	567±4		G2 510±5	475±3	C1 376±2	Loew & al. (2002)
<i>Anolis stratulus</i>	A1	366±6	454±7	494±6	564±4		G2 495±5	467±4	388	Loew & al. (2002)
<i>Anolis valencienni</i>	A1		456±8	500±8	560±9		G1 522±2; G2 505±4	479±4	368	Loew & al. (2002)
<i>Crotaphytus dickersonae</i>	A1	359±0.8	459±0.7	481±0.8	558±1.1		521±1.0	489±0.7	373±1.2	Macedonia et al. (2009)
<i>Polychrus marmoratus</i>	A1		453±5	490±3	568±4		G1 520±2; G2 485±5	462	C1 368±2	Loew et al. (2002)
<i>Ctenophorus ornatus</i>	A1		440±0.5	493±8.9	571±4.4					Barbour et al. (2002)
<i>Chamaeleo dilepis</i>	A1/A2	382.6±5.3	444.3±3.7	477-507	555-615			Y1 493; Y2 486	C1 390; C2 +	Bowmaker, Loew & Ott 2005
<i>Furcifer pardalis</i>	A1/A2	374.7± 5.7	444.2±5.5	490.2±3.9	555-610			490	C1 390; C2 350	Bowmaker, Loew & Ott 2005
Gekkota										
<i>Gekko gekko</i>	A1	364±3	467±2		521±1			NA		Loew (1994)
<i>Gonatodes albogularis</i>	NA	362±3	475±5		542±5				yes	Ellingson, Fleishman & Loew 1995
Scincimorpha										
<i>Platysaurus broadleyi</i>	A1	364±1.3	451±2.1	492±2.9	570±2.0		518±3.8	Y1 476±4; Y2 467±2.1	C1 380; C2 +	Fleishman et al 2011
Lacertibaenia										
<i>Podarcis muralis</i>	A1	367±9	456±23	497±19	562±17		500±8	470±4	C1 429±22;C2 +	Article 5
<i>Zootoca vivipara</i>	A1/A2	358±8	437	487±14	544±4	538±6	503±10		C1 406±9; C2 +	Article 5

Les valeurs en dessous de chaque type de photopigment (UVS : ultraviolet-wavelength-sensitive, SWS : short-wavelength-sensitive, MWS : medium-wavelength-sensitive, LWS : long-wavelength-sensitive) sont les valeurs de λ_{max} moyennes $\pm$ 1 déviation standard (une absence de cette valeur signifie qu'une seule cellule a été mesurée). Les valeurs en dessous de chaque type de gouttelettes d'huile (O : orange, G : green, Y : yellow, C : colourless) sont les valeurs de λ_{mid} moyennes de $\pm$ 1 déviation standard. Les gouttelettes C2 ne sont pas mesurables si leur λ_{mid} est inférieur à 340 nm correspondant à la limite inférieur de sensibilité du microspectrophotomètre, leur présence est signifiée par un '+'.

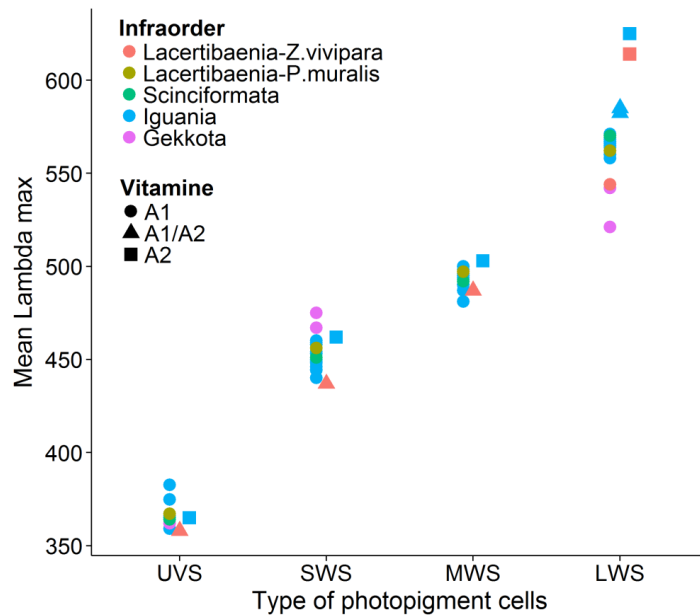


Figure 27. Sensibilité moyenne des différent types de photopigments d'espèces appartenant à l'infraordre des Lacertibaenia, Scinciformata, Iguania ou Gekkota. Pour chaque type de photopigment, un point représente une espèce possédant des chromophores de forme A1 ou A2, excepté pour les photopigments LWS où les sensibilités des photopigment A1 et A2 du lézard vivipare, *Zootoca vivipara*, ont été représentées.

(Loew, 1994; Ellingson, Fleishman & Loew, 1995; Loew *et al.*, 2002; Barbour *et al.*, 2002; Bowmaker, Loew & Ott, 2005; Macedonia *et al.*, 2009; Fleishman *et al.*, 2011). Il a été suggéré que, chez les lézards, les cônes doubles soient impliqués dans la détection des variations de clarté (Fleishman *et al.*, 1997; Vorobyev *et al.*, 1998a; Osorio, Vorobyev & Jones, 1999), il semble donc que seuls les cônes simples participent à la vision colorée. Certaines études montrent également que les lentilles oculaires des lézards sont transparentes à la lumière UV, au moins chez les espèces présentant des cônes UV (Ellingson *et al.*, 1995; Bowmaker *et al.*, 2005 et **Article 5**).

Les lézards présentent 3 ou 4 types de photopigments appartenant aux classes de sensibilité UVS, SWS, MWS ou LWS. Chez les espèces ne possédant que 3 types de photopigments, c'est généralement la classe UVS qui est absente (Table 3). Les deux espèces de lézards Lacertidae que nous avons étudiées possèdent quant à elles les quatre types de photopigments et ont donc les prédispositions à la vision UV. La sensibilité spectrale ($\lambda_{\max}$) des photopigments UVS, SWS et MWS varie relativement peu d'une espèce à l'autre comme l'illustre la Figure 27, et la variation intraspécifique de la sensibilité de ces photopigments est globalement du même ordre de grandeur que la variation interspécifique (Table 3). Ces observations suggèrent donc que les caractéristiques de sensibilité spectrale de ces trois types de photopigments sont fortement conservées chez les lézards. Les photopigments LWS, quant à eux, présentent une variation de sensibilité plus importante, avec une différence maximale d'environ 100 nm entre la sensibilité moyenne d'*Anolis carolinensis* par rapport à celle de *Gekko gekko*, alors que la variabilité interspécifique est au plus d'environ 40 nm pour les autres types de photopigments. Cette variation s'explique en partie par la nature des photopigments et plus précisément par le type de chromophores qui les compose. Comme la grande majorité des vertébrés terrestres (Yokoyama, 2000; Jacobs, 2010), la plus part des lézards possède des chromophores dérivé de vitamines A1 (Table 3). Toutefois, il a été montré que plusieurs espèces sont capables de synthétiser des chromophores dérivés de vitamines A2 dont les propriétés chimiques déplacent la sensibilité maximale des photopigments MWS et LWS

vers des longueurs d'onde plus grandes (Whitmore & Bowmaker, 1989; Harosi, 1994). Ainsi, la rétine de deux espèces de caméléons et deux espèces de Lacertidae, dont le lézard vivipare, est composée d'une mixture de chromophores A1 et A2 (Bowmaker *et al.*, 2005; Provencio, Loew & Foster, 1992 et Article 5) et, de façon encore plus étonnante, l'anoie *Anolis carolinensis* possède quant à elle une rétine purement constituée de chromophores A2 (Loew *et al.*, 2002). La capacité à synthétiser les chromophores A2 semble donc être apparue sporadiquement au cours de la radiation des lézards et constitue une source de variation de sensibilité visuelle chez ces animaux. La variabilité interspécifique de sensibilité des photopigments LWS est également due au système de vision des Gekkota qui est spécifique en raison de leur ancêtre nocturne et qui ne représente probablement pas le schéma le plus répandu (Fleishman *et al.*, 2011).

La rétine des lézards comporte également 3 à 5 classes de gouttelettes d'huile selon les espèces (Table 3). Ces gouttelettes peuvent généralement être classées selon leur coloration caroténoïdienne jaune, verte ou translucide (Loew *et al.*, 2002). Le type et les propriétés de transmission de la lumière des gouttelettes d'huile varient de façon relativement importante d'une espèce à l'autre et nous avons trouvé que le lézard vivipare possède de façon unique des gouttelettes d'huile orange. De plus, les différents types de gouttelettes colorées (non translucides) sont associés de façon variable avec les classes de photopigments MWS et LWS (Figure 28). Il apparaît donc que, malgré la faible variabilité de sensibilité des photopigments, la sensibilité spectrale des cônes soit assez différente d'une espèce à l'autre de par la nature des chromophores, la variabilité des propriétés de transmission des gouttelettes d'huile et la diversité des associations pigment-gouttelette.

Une autre source de variation de sensibilité visuelle chez les lézards provient des différences d'abondance des différentes classes de cônes. Par exemple, la rétine du lézard vivipare *Zootoca vivipara*

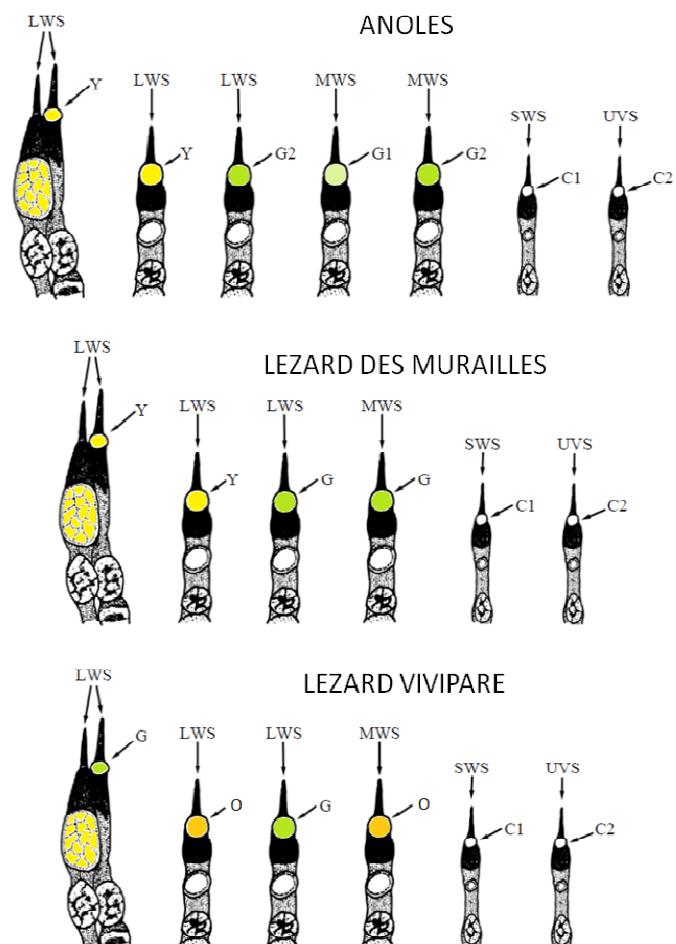


Figure 22. Dessin des différents types de cellules photoréceptrices typiques chez les lézards anoles, chez le lézard des murailles (*Podarcis muralis*) et chez le lézard vivipare (*Zootoca vivipara*) montrant l'association entre les différent types de cellules, les pigments visuels et les classes de gouttelettes d'huile. Long- (LWS), medium- (MWS), small- (SWS) and ultraviolet- (UVS) wavelength- sensitive cells. Gouttelettes d'huile: O, orange ; Y, yellow; G, green; C, colourless. Issu et adapté de Loew *et al.* (2002).

ainsi que celle d'un autre lézard *Platysaurus broadleyi* contiennent potentiellement deux fois plus de cônes UVS que la rétine du lézard des murailles *Podarcis muralis* ou de l'anole *Anolis carolinensis* (Fleishman *et al.*, 2011 et Article 5). Pourquoi de telles différences ? Une abondance accrue en cônes UV accroît-elle une meilleure acuité visuelle ? Ces résultats sont néanmoins à considérer avec prudence car la méthode d'échantillonnage de la sensibilité des cônes et de comptage des gouttelettes d'huile n'est pas aléatoire et, de plus, l'abondance peut également varier de manière importante entre les individus et d'une région rétinienne à une autre (Loew *et al.*, 2002; Fuller *et al.*, 2003).

Acuité du système visuel

Etant donné l'originalité du système de vision du lézard vivipare, j'ai étudié à l'aide d'un modèle physiologique si le fait d'avoir une forte abondance en cônes UVS mais également si posséder des chromophores A2 sont plus avantageux pour discriminer les différences de colorations des congénères. En effet, des études antérieures ont suggéré que la sensibilité dans l'UV et dans les rouges profonds puissent être adaptatifs pour les interactions intraspécifiques (Archer *et al.*, 1987; Partridge *et al.*, 1989; Provencio *et al.*, 1992; Fleishman *et al.*, 2011). Par exemple, l'abondance des cônes UVS améliore la discrimination des petites variations de réflectance UV dans la coloration de la gorge des congénères durant les interactions mâle-mâle chez le lézard *Platysaurus broadleyi* (Fleishman *et al.*, 2011).

Le lézard vivipare est caractérisé par une coloration blanchâtre à rouge particulièrement développée sur le ventre ainsi que par une forte réflectance UV sur la gorge et celle-ci est exposée à la vue des congénères pendant les interactions comportementales (**Article 1**). Les modèles prédisent que la présence, et non l'abondance, améliore clairement les performances visuelle des lézards lorsqu'il s'agit de détecter des petites différences de coloration entre les gorge de leurs congénères (**Article 5**). Ce résultat n'est donc que partiellement en accord avec les résultats de Fleishman *et al.* (2011) mais le modèle que nous avons utilisé pour tester l'importance de l'abondance des cônes UV est discutable (**Article 5**). Quoiqu'il en soit ce résultat confirme que la vision UV est impliquée de manière importante dans la discrimination de la coloration des congénères.

Parallèlement, les modèles montrent que, pour discriminer les variations intraspécifiques de coloration de la gorge, un système visuel avec une mixture de chromophore A1 et A2 est plus performant qu'un système visuel avec seulement des chromophores A1. De plus, pour cette même tâche, le système en mixture est de façon surprenante aussi performant qu'un système visuel avec uniquement des chromophores A2. Enfin, nous avons également trouvé que le type de chromophores composant la rétine n'affecte pas la discrimination de la coloration du ventre des lézards vivipares (**Article 5**). Or, la coloration ventrale des lézards vivipares est très visible car elle est fortement saturée et varie de jaune pâle au rouge (**Article 1**): un système visuel fin n'est donc pas nécessaire pour détecter de variations de couleur. Cette coloration se prolonge sur la gorge des animaux où elle est en revanche bien moins intense (**Article 1**). Par rapport à un système visuel classique avec des chromophores A1, posséder un système visuel avec une mixture

de chromophores A1 et A2 pourrait élargir la gamme de sensibilité des lézards dans les grandes et moyennes longueurs d'onde, et ainsi accroître l'acuité visuelle des lézards pour discriminer de petites différences de coloration caroténoïdienne au niveau de la gorge des congénères. Un système visuel avec uniquement des chromophores A2 pourrait ne pas offrir une sensibilité visuelle dans une telle gamme. A ma connaissance, c'est la première fois que l'utilisation de la vitamine A2 peut être reliée à une meilleure capacité à discriminer l'ornementation chez des animaux. Chez les anoles, *Anolis carolinensis* utilise de manière exclusive la vitamine A2 et possède un fanion rouge, mais d'autres espèces très proches ont aussi un fanion rouge et utilisent la vitamine A1 (Loew *et al.*, 2002). Toute généralisation sur la fonction de la vitamine A2 est donc prématurée et un effort de recherche est encore nécessaire.

Conclusion

En résumé, nous avons trouvé que les caractéristiques du système de vision des lézards Lacertidae ne diffèrent pas fondamentalement de celles précédemment mises en évidence chez les autres lézards : (i) une rétine composée uniquement de cônes, (ii) une classe de double cônes et plusieurs classes de cônes simples, (iii) les photopigments appartiennent à l'une des classes UVS, SWS, MWS et LWS et (i) les photopigments sont associés à une gouttelette d'huile. Par ailleurs, nous avons pu mettre ici en évidence quatre sources de variation interspécifique de la sensibilité visuelle à savoir le type de chromophores, les propriétés de transmission des gouttelettes d'huile, les associations pigment-gouttelette et l'abondance des cônes.

Les deux espèces de lézards Lacertidae sont tétrachromates et capables de vision dans l'UV. Le lézard des murailles *Podarcis muralis* possède des caractéristiques visuelles tout à fait classiques tandis que le lézard vivipare *Zootoca vivipara* présente deux spécialisations rétinienne : une mixture de chromophore A1 et A2 et une forte abondance en cônes UV. La modélisation du système de vision du lézard vivipare suggère que ces deux spécialisations améliorent la détection des petites variations de couleur de la gorge des congénères. Ainsi, la sensibilité visuelle et le signal coloré pourraient avoir évolué conjointement dans le but de maximiser la discrimination des différences de colorations des congénères. Il est cependant important de souligner que les modèles de vision, de part leur simplicité, ne peuvent en aucun cas refléter les mécanismes fins de perception et d'intégration de l'information qui sont par ailleurs aujourd'hui encore très mal connus. Ce résultat est donc tout relatif mais il suggère que le système visuel des lézards vivipares est très bien adapté pour discriminer les différences de coloration chez les congénères.

CHAPITRE 3 - Les signaux UV ont-ils un rôle dans les interactions mâle-mâle chez les Lacertidae ?

Chez de nombreuses espèces de vertébrés, la coloration UV est souvent particulièrement développée chez les mâles et exprimée au niveau d'ornements impliqués dans les interactions comportementales de territorialité et de dominance. Il est donc fort probable que, chez ces espèces, la coloration UV puisse jouer un rôle dans les interactions agressives. Étonnamment, seulement quelques travaux ont étudié expérimentalement le rôle des signaux UV dans les interactions mâle-mâle et nos connaissances sur le sujet sont de ce fait fortement limitées. En accord avec l'hypothèse de badge de statut (Rohwer, 1975; Maynard Smith *et al.*, 2003), les études antérieures ont montré que les ornements colorés reflétant dans l'UV peuvent signaler la force et la dominance durant la compétition mâle-mâle chez plusieurs espèces d'oiseaux, de poissons et de lézards (Alonso-Alvarez *et al.*, 2004; Siebeck, 2004; Stapley *et al.*, 2006; Rick *et al.*, 2008; Rémy *et al.*, 2010; Vedder *et al.*, 2010; Bajer *et al.*, 2011). Cependant, le rôle des signaux UV dans la résolution de conflits demeure peu clair par rapport à deux facteurs connus pour être fortement structurant dans les interactions agressives: le statut de résidence et la familiarité entre les rivaux. De plus, les signaux UV pourraient potentiellement avoir un rôle différent suivant que les mâles sont en compétition pour l'accès aux femelles pendant la période de reproduction ou pour l'accès à la nourriture par exemple après la période d'accouplement.

Les protocoles expérimentaux classiquement utilisés pour étudier le rôle des signaux colorés dans les interactions agressives consistent à observer le comportement d'un individu focal à qui l'on présente séquentiellement ou simultanément des rivaux non familiers dont la coloration a été manipulée ou non. Nous avons voulu aller plus loin en introduisant dans notre protocole expérimental une asymétrie de statut de résidence entre rivaux et en manipulant aussi bien la réflectance UV de l'individu résident que celle de l'individu intrus au sein de paires de mâles non familiers et les plus similaires possibles par ailleurs. Ainsi, les mâles d'une même paire ont interagi à quatre reprises en arborant aléatoirement une des quatre combinaisons de traitement UV résident/intrus possibles. Nous avons étudié finement le comportement des deux opposants lors de ces interactions à l'aide d'une analyse en composantes principales et évalué l'issue de ces interactions par un score de dominance. Au cours de ma thèse, j'ai mis en œuvre ce protocole à trois reprises. La première expérience a été menée chez le lézard vivipare, espèce non territoriale, pendant la période de reproduction. Puis, parce que nous avions à l'idée que les schémas comportementaux impliquant les signaux UV pourraient être plus clairs chez une espèce territoriale, l'expérience a également été menée chez le lézard des murailles. Enfin, cette dernière expérience a été dupliquée en dehors de la période de reproduction afin de tester si l'influence de la manipulation UV sur les interactions agressives est identique pendant les deux saisons. Les schémas comportementaux mis en évidence grâce à ce protocole sont complexes et relativement difficiles à interpréter mais apportent un nouvel éclairage dans

la compréhension de(s) fonction(s) de la composante UV dans la communication mâle-mâle.

Implication dans le processus d'évaluation mutuelle des adversaires

Les analyses comportementales montrent que, pendant la période de reproduction, la manipulation de la réflectance UV influence les comportements agonistiques des mâles non familiers chez nos deux espèces d'intérêt. Les résultats des tests comportementaux sont complexes par rapport à deux d'expériences utilisant un protocole plus simple, mais permettent de mettre en évidence un schéma commun chez les deux espèces: la réponse comportementale d'un animal dépend de son propre traitement UV ainsi que de celui de son rival (**Article 2 et 3**). Ainsi, les signaux UV seraient impliqués dans un processus d'évaluation mutuelle des rivaux et affecteraient la prise de décision des deux animaux qui ajustent leur réponse par rapport au comportement de l'autre. Les précédentes études comportementales ont généralement mis en évidence des relations relativement "simples" de cause à effet entre la manipulation du trait et la réponse comportementale induite. Ainsi, dans plusieurs études antérieures, les mâles non manipulés (ou contrôle) subissent plus d'attaques de la part des mâles focaux (Alonso-Alvarez *et al.*, 2004; Siebeck, 2004; Rick *et al.*, 2008) tandis que d'autres études ont trouvé à l'inverse que ce sont les mâles UV réduits qui sont le plus agressés (Bajer *et al.*, 2011; Vedder *et al.*, 2010; Stapley *et al.*, 2006; Rémy *et al.*, 2010). Ici, le processus d'évaluation et d'ajustement comportemental mutuel indique qu'il est en fait difficile de conclure de la sorte.

Le modèle d'évaluation séquentielle (Enquist *et al.*, 1983) prédit que des différences flagrantes de réflectance UV (asymétrie de signal) devraient faciliter la résolution du conflit et diminuer les risques d'escalade d'agressivité. Or ici, nous avons observé le schéma inverse : il apparaît que les interactions où l'un des deux protagonistes est en décalage avec son rival (du fait de la réduction expérimentale d'UV) induisent plus de comportements agonistiques que les interactions où les deux mâles arborent une coloration UV similaire. Plus précisément, nous avons trouvé que, chez le lézard vivipare,

l'effet des signaux UV interagit avec le statut de résidence et affecte les comportements agressifs et d'exploration (**Article 3**): les interactions entre rivaux asymétriques dans l'UV sont plus agressives et sont

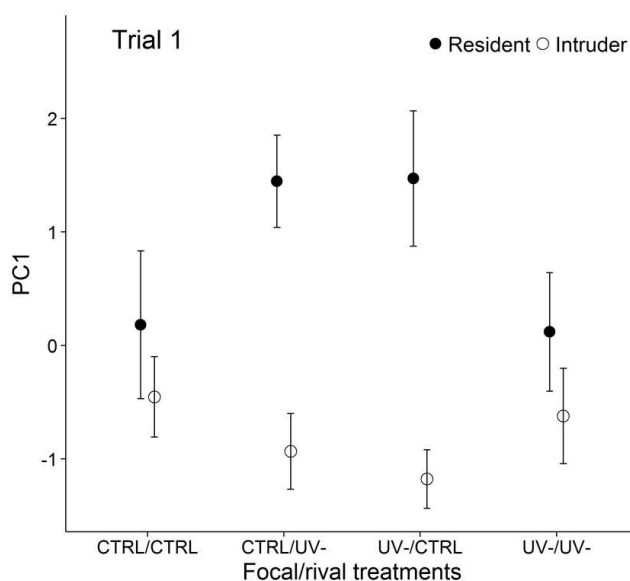


Figure 23. Effet de la manipulation UV sur les scores PC1 issus de l'analyse en composante principale des comportements de lézards vivipares non familiers résidents ou intrus en fonction de leur traitement UV et du traitement UV de leur rival. Les scores PC1 élevés indiquent un nombre élevé de comportements d'agressions, d'approches et de surveillance (moyenne $\pm$ erreur standard).

arbitrées par le statut de résidence des mâles (Figure 29). Par contraste, la réponse comportementale des lézards des murailles et notamment leur agressivité dépend principalement du statut de résidence des mâles. Seuls les comportements de soumission des lézards des murailles sont influencés par la manipulation UV (**Article 2**). Un schéma comparable a été obtenu chez une autre espèce de lézard chez laquelle les conflits ont tendance à s'intensifier en situation d'asymétrie de signal UV (Stapley *et al.*, 2006). De tels pattern peuvent s'expliquer si les signaux UV sont des signaux conventionnels : en situation d'asymétrie, les animaux UV réduits, dont les rivaux se comportent comme s'ils étaient en situation de force, peuvent être considérés comme des tricheurs ce qui pourrait alors entraîner une punition sociale coûteuse pour les deux animaux puisque ceux-ci sont en réalité de force équivalente (Guilford *et al.*, 1995; Hurd *et al.*, 2005).

Les études sur la fonction des signaux colorés sont typiquement menées en utilisant des animaux non familier afin d'éviter le phénomène 'cher ennemi' (Temeles, 1994; Ydenberg *et al.*, 1988) et également parce que, sous l'hypothèse du badge de statut, l'effet du badge est supposé disparaître entre deux individus dès lors que ceux-ci ont interagi une première fois ensemble (Searcy *et al.*, 2005). Or, si le signal coloré communique des informations sur la qualité au sens large de l'animal et si le message véhiculé n'est pas fixe dans le temps, il est alors probable que l'effet du signal coloré persiste d'une rencontre des individus à une autre. Nous avons étudié cette question chez le lézard commun et nos résultats mettent en évidence pour la première fois que l'effet des signaux UV persiste dans les interactions entre individus familiers (**Article 3**). Ce résultat va à l'encontre d'une étude réalisée chez la mésange bleue *Cyanistes caeruleus* selon laquelle les signaux UV influencent les comportements agressifs des mâles uniquement en l'absence de rencontres antérieures (Rémy *et al.*, 2010).

Implication dans l'issue des interactions

Si la réflectance UV est un signal impliqué dans les processus d'évaluation des rivaux, elle devrait en toute logique influencer l'issue des interactions agressives comme le stipule l'hypothèse du badge de statut. Nos résultats montrent que la manipulation UV affecte directement l'issue des interactions agressives chez le lézard vivipare et ceci uniquement lorsque les animaux ne sont pas familiers (**Article 3** ; Figure 30). Des effets contexte-dépendents similaires ont été démontrés chez la mésange bleue mâles *Cyanistes caeruleus* (Vedder *et al.*, 2010). Le fait que la manipulation UV influence indirectement les comportements agressifs et directement l'issue des interactions suggère que, chez le lézard vivipare, la composante UV est impliquée de manière importante dans la résolution des conflits entre individus non familiers et agit comme un badge de statut signalant la capacité à combattre ou l'agressivité des animaux. De plus, l'effet du badge UV persiste lorsque les mâles deviennent familiers mais n'affecte plus l'issue des interactions. Des observations similaires ont été réalisées par Pryke *et al.* (2002) et Pryke et Andersson (2003) chez deux espèces d'Euplectes dont l'effet des badges à pigmentation caroténoïdienne persiste parmi les individus familiers. Ces auteurs suggèrent que les badges permettent alors aux mâles familiers de se reconnaître les uns les autres.

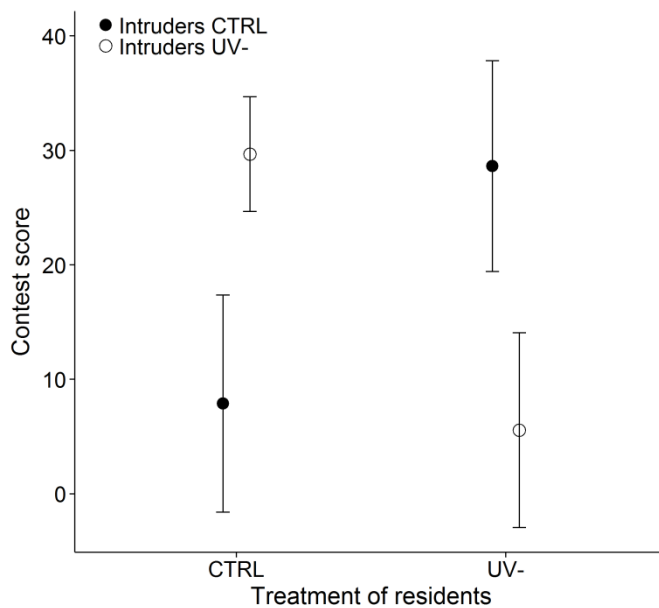


Figure 30. Effet de la manipulation UV sur les scores de dominance des paires de mâles selon le traitement UV du résident et de l'intrus (CTRL, traitement contrôle, UV-, traitement réducteur d'UV). Les scores de dominance élevés indiquent que le score d'agressivité du résident est plus élevé que celui de l'intrus (moyenne $\pm$ erreur standard).

Chez le lézard des murailles, nous n'avons au contraire trouvé aucun effet de la manipulation UV sur l'issue des interactions (**Article 2**) ce qui semble confirmer le rôle limité des UV dans la résolution de conflits de cette espèce. Un résultat similaire mettant en évidence un

effet de la manipulation UV sur les comportements agonistiques mais pas sur l'issue des interactions a par ailleurs été trouvé chez une autre espèce de lézard, *Platysaurus broadleyi*, chez laquelle les mâles présentent une coloration UV-bleue au niveau de l'ensemble tête-gorge-thorax (Stapley *et al.*, 2006). Ainsi, l'asymétrie de résidence dilue l'effet des signaux UV ce qui n'est pas étonnant chez cette espèce territoriale. Mais il est prématuré d'affirmer que les signaux UV n'ont pas de rôle dans les interactions agressives du lézard des murailles car il est envisageable que les signaux UV interviennent dans la résolution de conflits entre individus de même statut. En faveur de cet argument, une étude a montré qu'au cours d'interaction où les rivaux ne présentent pas d'asymétrie de résidence, les mâles UV réduits perdent le combat dans plus de 90 % des cas chez le lézard vert *Lacerta viridis* (Bajer *et al.*, 2011), bien que cette étude soit basée sur un échantillon très petit (20 interactions agressives) et un traitement plutôt radical de la coloration UV.

Et en dehors de la saison d'accouplement ?

Certaines études antérieures (Rémy *et al.*, 2010; Vedder *et al.*, 2010; Vedder *et al.*, 2008) ont été réalisées en dehors de la période de reproduction avec l'idée que les signaux UV fonctionnent également dans la résolution de conflits dont l'enjeu n'est pas l'accès aux femelles. Chez le lézard des murailles, les analyses comportementales montrent que, en dehors de la période de reproduction, la manipulation UV affecte les comportements agonistiques de signalement (comportements de démonstration et mouvements de queue) des mâles non familiers (**Article 2**) en accord avec les travaux de Rémy *et al.* (2010) et Vedder *et al.* (2010). Lorsque les comportements des animaux familiers et non familiers sont considérés, nous avons également trouvé que des effets de la manipulation sur les comportements de thermorégulation et de grattage de la paroi. Ces comportements peuvent être interprétés respectivement comme une monopolisation de la ressource et un comportement de stress ou d'évitement du rival. Mes résultats indiquent alors que les mâles résidents monopolisent plus la source de chaleur et sont moins stressés que les

individus intrus lorsque les rivaux sont asymétriques dans l'UV. En revanche, le schéma comportemental tend de façon surprenante à s'inverser lorsque résident et intrus sont UV réduits. Ces résultats indiquent que, en dehors de la période de reproduction, les signaux UV sont également impliqués dans le processus d'évaluation mutuelle. Ils suggèrent également que résident et intrus pourraient ne pas être égaux vis-à-vis de ce processus. Néanmoins, ceci semble avoir une portée limitée puisque l'issue des interactions n'en est pas affectée.

Conclusion

Les expériences de manipulation de la réflectance UV des mâles ont permis de mettre en évidence que les signaux UV jouent un rôle dans les interactions mâle-mâle de manière différente chez nos deux espèces d'intérêt et que ce rôle est dépendant du contexte. Chez le lézard vivipare, les signaux UV affectent le niveau d'agressivité et l'issue des interactions entre individus non familiers et ces effets persistent en partie lorsque les animaux deviennent familiers, et ceci malgré une asymétrie de résidence entre les rivaux. Ces résultats représentent autant d'indices suggérant que la composante UV agit comme un badge de statut qui communique la capacité à combattre ou l'agressivité de l'animal. Ils indiquent également que la compétition intra-sexuelle pour les partenaires joue un rôle important dans le maintien évolutif de cet ornement.

Chez le lézard des murailles, les effets du statut de résidence surpassent ceux des signaux UV probablement parce que la résolution des conflits est plus ritualisée par rapport la résidence chez cette espèce territoriale. Les signaux UV influencent uniquement les comportements de soumission des mâles et n'affectent pas l'issue des interactions. Ces résultats suggèrent que les signaux ont un rôle limité dans la résolution des conflits de cette espèce et indiquent que la compétition intra-sexuelle pour les partenaires n'est pas la force sélective majeure maintenant la variabilité de ce trait. Par ailleurs, le fait que nous ayons trouvé des effets des signaux UV après la période de reproduction sur des comportements de signalement et de monopolisation de la ressource suggère que les signaux UV pourraient arbitrer la compétition pour des ressources autres telles que la nourriture ou les abris.

Les résultats de ces expériences sont bien évidemment à considérer avec prudence parce qu'elles ont été réalisées en laboratoire. C'est particulièrement vrai pour les résultats obtenus chez le lézard des murailles car cette espèce est territoriale et il est fort probable qu'un terrarium ne soit assimilé au mieux que comme un territoire de faible valeur par les individus résidents. Cependant, réaliser de telles expériences en nature serait un vrai challenge technique notamment en raison de la petite taille de ces lézards, de l'influence des conditions environnementales fluctuantes dans le temps et l'espace, et de la difficulté à mener des observations comportementales précises.

CHAPITRE 4 - Les signaux UV ont-ils un rôle de choix de partenaire des femelles ?

Les critères de choix des femelles pour leurs partenaires sexuels ont fait l'objet d'un nombre considérable d'études (Arnqvist *et al.*, 2005; Andersson, 1994; Hill, 2006b). Malgré le fait que les colorations UV soient répandues dans le monde animal, relativement peu d'études ont testé si ce trait pouvait être un critère de choix pour les femelles. En effet, si les signaux UV communiquent la qualité génétique et/ou phénotypique des mâles alors, selon la théorie, les femelles devraient utiliser ce canal d'information dans leur choix de géniteurs pour leur descendance. La Table 4 présente une synthèse des travaux réalisés sur le choix des femelles et les signaux UV chez les vertébrés. Il a le plus souvent été observé lors de ces études que les femelles s'associent spatialement ou effectuent plus de comportements de parade face à un mâle non manipulé (ou contrôle) que face à un mâle dont la coloration UV a été supprimée ou réduite.

Toutefois, d'autres études n'ont trouvé aucun effet concluant de la coloration UV des mâles sur le choix des femelles (Table 4). De plus, comme cela a été souligné par différents auteurs (Andersson *et al.*, 1997; Siitari *et al.*, 2002; Hill, 2006b; Kurvers *et al.*, 2010), la validité d'une grande partie de ces études peut être remise en cause parce qu'elles suppriment totalement ou réduisent la réflectance UV des mâles en dehors la gamme naturelle par l'utilisation de filtres ou de crèmes absorbant les UV. De tels procédés font paraître les animaux "anormaux" et les résultats basés sur ces procédés ne peuvent alors pas être représentatifs des processus naturels de choix de partenaire. Par ailleurs, pratiquement tous ces travaux ont étudié les préférences des femelles en utilisant des tests de choix multiples qui consistent à présenter en même temps deux mâles ou plus, placés dans des cages/aquariums individuels de manière à ce qu'ils ne se voient pas, à une femelle dont ils sont séparés par un filtre de lumière dans la plupart des cas. Aucune conception expérimentale n'est parfaite bien évidemment mais je n'ai jamais été à l'aise avec ce type de dispositif en particulier parce qu'à mes yeux il dénature trop le comportement animal en interférant avec les indices chimiques et physiques et en empêchant toute interaction physique directe entre les partenaires (Shackleton, Jennions & Hunt, 2005). L'interprétation des comportements devient alors très hasardeuse. Enfin, chez de nombreuses espèces, les femelles peuvent rarement comparer directement les mâles et un choix de partenaire séquentiel devrait donc être la règle en nature (Milinski & Bakker, 1992). En résumé, malgré un nombre relativement conséquent de travaux portant sur le rôle de la réflectance UV des mâles sur le choix des femelles depuis une décennie, de nouveaux travaux expérimentaux sont nécessaires (Hill, 2006b). Les préférences sociales des femelles pour le trait UV des mâles affectent-elles réellement leur comportement des femelles lors des interactions sexuelles ? Cela se répercute-t-il de manière consistante sur le succès d'appariement et le succès reproducteur des mâles ?

Chez de nombreuses espèces, l'accouplement est plus ou moins forcé par les mâles et les femelles ont des opportunités limitées d'exercer leur choix de partenaires. C'est

Table 4. Expériences ayant testé le rôle de la composante UV dans le choix de partenaire des femelles.

Espèce	Type d'ornement	Manip. ^a	Test ^b	Proxy ^c	Préférence	Référence
Oiseaux						
<i>Cyanistes caeruleus</i>	bleu	M*	simul	assoc	non	(Kurvers <i>et al.</i> , 2010)
		F	simul	parad	oui	(Hunt <i>et al.</i> , 1999)
<i>Falco tinnunculus</i>	multiple	F	simul	assoc	oui	(Zampiga, Galbani & Csermely, 2008)
<i>Ficedula hypoleuca</i>	multiple	C*	simul	nid	oui	(Siitari <i>et al.</i> , 2002)
<i>Leiothrix lutea</i>	multiple	F	simult	assoc	oui	(Maier, 1993)
<i>Luscinia s. svecica</i>	bleu	C	simul	assoc	oui	(Andersson <i>et al.</i> , 1997)
		C	nat	appar	oui†	(Johnsen <i>et al.</i> , 1998)
<i>Melopsittacus undulatus</i>	fluo	F	simul	assoc	oui	(Pearn, Bennett & Cuthill, 2001)
<i>Passerina caerulea</i>	bleu	M*	simul	parad	non	(Ballentine & Hill, 2003)
<i>Sialia sialis</i>	bleu	M*	simul	parad	non	(Liu, Siefferman & Hill, 2007)
<i>Sturnus vulgaris</i>	iridesc	F	simul	parad	oui	(Bennett <i>et al.</i> , 1997)
<i>Taeniopygia guttata</i>	multiple	F	simul	parad	oui	(Bennett <i>et al.</i> , 1996)
Poissons						
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	multiple	F	simul	assoc	oui	(Boulcott, Walton & Braithwaite, 2005)
		F	simul	assoc	oui	(Rick, Modarressie & Bakker, 2006)
<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	multiple	F	simul	assoc	oui	(Garcia & de Perera, 2002)
<i>Poecilia reticulata</i>	UV/carot	F	simul	assoc	oui	(Smith <i>et al.</i> , 2002)
	UV/carot	F	simul	assoc	oui	(Kodric-Brown <i>et al.</i> , 2002)
	UV/carot	Non	simul	assoc	non	(White <i>et al.</i> , 2003)
<i>Xiphophorus malinche</i>	multiple	F	simul	assoc	non	(Cummings <i>et al.</i> , 2003)
<i>Xiphophorus nigrensis</i>	multiple	F	simul	assoc	oui	(Cummings <i>et al.</i> , 2003)
Amphibiens						
<i>Lissotriton helveticus</i>	jaune-orange	F	uniq	assoc	non	(Secondi <i>et al.</i> , 2012)
<i>Lissotriton vulgaris</i>	jaune-orange	F	uniq	assoc	oui	(Secondi <i>et al.</i> , 2012)
Reptiles						
<i>Ctenophorus ornatus</i>	blanc	Non	simul	assoc	non	(Lebas & Marshall, 2001)
<i>Lacerta agilis</i>	vert	C	nat	assoc	oui	(Olsson <i>et al.</i> , 2011)
<i>Lacerta viridis</i>	bleu	C*	simul	assoc	oui	(Bajer <i>et al.</i> , 2010)

a. Manipulation de la composante UV par : F = filtres ; C = crème chimique ; M = marqueur. * réduction de la réflectance UV dans la gamme naturelle

b. Conception expérimentale : simul = test à choix simultané entre 2 à 4 mâles ; uniq = test à choix séquentiel ; nat = test en nature

c. Variable d'évaluation du choix : assoc = association spatiale ; parad = nombre de comportement de parade ; nid = construction d'un nid ; appar = succès d'appariement.

particulièrement le cas chez les reptiles chez lesquels le choix femelle a été peu étudié avant récemment car initialement considéré comme inexistant (Olsson, 1994). Or, selon la théorie, les accouplements forcés favorisent l'évolution de formes de résistance de la femelle et, chez les espèces polyandres, ils encouragent également l'évolution de mécanismes post-copulatoire de sélection sexuelle (Arnqvist *et al.*, 2005; Birkhead, 2000). Si l'issue de la sélection sexuelle est censée résulter en grande partie de la compétition spermatique entre les partenaires d'une femelle, celle-ci a potentiellement l'opportunité d'exercer ses préférences de paternité pour ces jeunes en influençant, par exemple, le succès de fertilisation des mâles (Birkhead *et al.*, 2002). Si les femelles utilisent les signaux UV pour choisir un partenaire social, elles peuvent donc potentiellement biaiser l'utilisation du sperme en fonction de ce choix. A ce jour, seule une étude menée chez les mésanges bleues a poussé l'expérience de manipulation de la réflectance UV des mâles jusqu'à obtenir les descendance des mâles manipulés. Johnsen *et al.* (1998) ont montré que la réflectance UV des mâles influence positivement le choix des femelles pour des

partenaires sociaux et hors couple (partenaires génétiques). Des efforts de recherche sont donc encore nécessaires sur cette thématique.

Nous avons testé les préférences pré- et post-copulatoire des femelles pour la coloration UV des mâles chez le lézard vivipare. Chez cette espèce, la femelle est plus grande que le mâle et est donc en capacité physique de résister et de repousser les mâles. Dans un premier temps, les femelles ont interagi directement et séquentiellement avec 4 mâles les plus similaires possibles et dont la coloration UV était réduite ou non. Les morsures et flips (la femelle roule violemment sur elle-même) infligés aux mâles par les femelles ont été décomptés, et le succès et la durée d'appariement relevés. Nous avons ensuite suivi la parturition des femelles gestantes suite à leurs interactions avec les mâles manipulés ou non et déterminé les paternités de la descendance de chaque femelle. L'expérience a été répétée une deuxième fois afin d'obtenir une taille d'échantillon plus conséquente. Les résultats de ces expériences sont présentés et discutés dans le détail dans l'**Article 4** et sont encore en cours de traitement.

UV et choix de partenaire pré-copulatoire

Au cours des interactions mâle-femelle, nous avons pu observer les femelles infliger de nombreuses morsures et flips aux mâles, et les analyses comportementales révèlent que l'intensité de l'agressivité et de la résistance des femelles dépendent principalement de leur histoire de copulation, c.-à-d. du nombre de mâles avec lesquels elles ont interagi et se sont appariées avant une interaction donnée. En effet, les femelles sont généralement plutôt coopératives avec les deux premiers mâles qui leur sont présentés puis elles deviennent de plus en plus agressives et opposent de plus en plus de résistance à l'appariement avec les mâles suivants. Il en résulte une diminution significative du succès d'appariement des deux derniers mâles. La durée de l'appariement de ces mâles lorsqu'il a lieu n'est en revanche pas affecté. Ces résultats suggèrent que, chez le lézard vivipare, l'agressivité et la résistance des femelles leur permettent d'éviter l'accouplement et de limiter le nombre de partenaires sexuels et sont donc potentiellement capable d'exercer un choix pré-copulatoire de partenaire. Cela supporte également l'hypothèse selon laquelle l'accouplement est coûteux pour les femelles de cette espèce (Fitze *et al.*, 2005).

Nos résultats montrent que la manipulation de la réflectance UV des mâles influence significativement l'agressivité des femelles et ceci malgré d'importants effets de l'année d'étude et de l'histoire d'accouplement des femelles (Figure 31). Les femelles sont globalement plus agressives envers les mâles UV réduits ce qui est en accord avec une grande partie des études antérieures, y compris avec celles menées chez d'autres lézards (Table 3). De plus, les résultats de la seconde année suggèrent que les femelles sont relativement peu discriminantes envers leurs premiers partenaires, probablement pour assurer la fertilisation de leurs œufs, puis elles deviennent de plus en plus exigeantes avec leurs partenaires suivants, ce qui soutient l'hypothèse de choix de partenaire à sélectivité croissante (*'trading-up mate choice'* en anglais) déjà mise en évidence dans d'autres contextes chez les lézards vivipares (Jennions & Petrie, 2000; Fitze, Cote & Clobert, 2010; Laloi *et al.*, 2011).

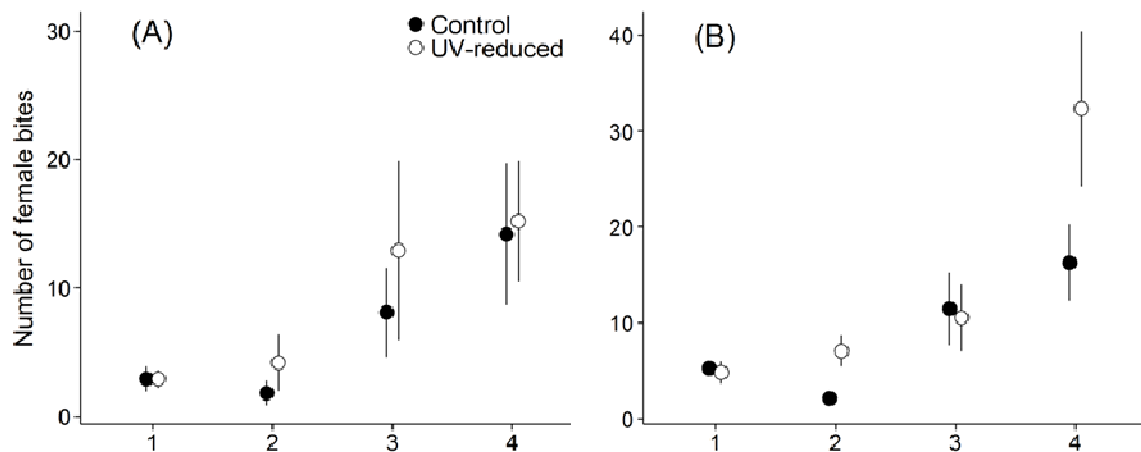


Figure 31. Nombre de morsures infligé par la femelle aux mâles (A) en 2012 et (B) en 2013 en fonction de l'ordre de présentation et du traitement des mâles. Moyennes ($\pm$ SE).

Cette agressivité accrue des femelles envers les mâles UV réduit n'induit toutefois pas de changement dans le succès d'appariement de ces mâles. Cela confirme donc que les femelles ont un contrôle limité sur le succès d'appariement chez le lézard vivipare (Fitze *et al.*, 2005; Fitze & Le Galliard, 2008). Mais dans ce cas, pourquoi les femelles sont-elles plus agressives envers les mâles UV réduit si cela ne leur permet pas d'éviter de s'accoupler avec ces derniers ? Ce comportement semble a priori incohérent car les femelles dépensent inutilement une grande quantité d'énergie. Nous avons également trouvé que la manipulation UV affecte la durée d'appariement : les appariements impliquant un mâle UV réduit durent significativement plus longtemps que ceux avec un mâle contrôle. La durée d'appariement est classiquement interprétée comme étant bénéfique pour les mâles car il est souvent supposé que cela mène à l'insémination d'une plus grande quantité de sperme et donc à un avantage dans la compétition spermatique (Parker, 1970; Simmons, 2005). Cependant, la durée d'appariement est potentiellement une variable ambiguë. En effet, cette variable pourrait également refléter une certaine forme de résistance des femelles si ces dernières empêchent d'une façon ou d'une autre les mâles de s'apparier correctement. Cependant, nous n'avons trouvé aucune relation entre le nombre de morsures ou de flip et la durée d'appariement. Si, malgré leur résistance, les femelles ne peuvent pas exercer leurs préférences avant la copulation, ces préférences s'expriment alors peut-être au travers des mécanismes post-copulatoires cryptiques.

UV et choix de partenaire post-copulatoire

Les analyses de paternité révèlent que, au moins pour année, la manipulation de la réflectance UV influence le succès de fertilisation des mâles (proportion d'œufs fertilisés) et ceci en interaction avec l'histoire d'accouplement des femelles (Figure 32). Les mâles UV- ont moins de succès de fertilisation que les mâles contrôles lorsqu'ils étaient l'un des deux derniers partenaires des femelles. Ce pattern reflète certainement en partie l'issue de la compétition spermatique entre les mâles. Cependant, étant donné les préférences pré-copulatoires des femelles pour les mâles reflétant le plus dans l'UV, ces résultats suggèrent

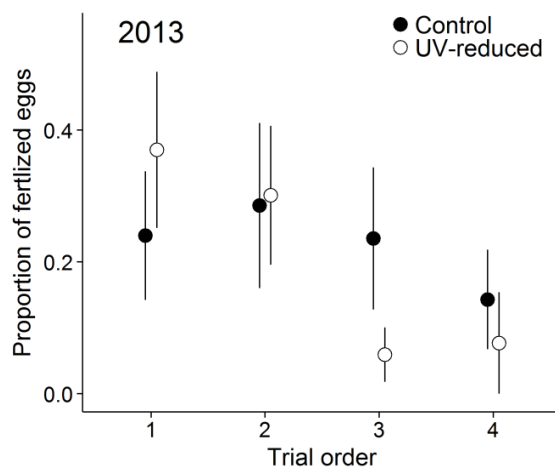


Figure 32. Proportion d'oeufs fertilisés par les mâles en 2013 en fonction de leur ordre de présentation aux femelles et de leur traitement UV. Moyennes ($\pm$ SE)

que les femelles soient capables de biaiser négativement le succès de fertilisation des mâles et de favoriser ainsi les mâles avec une réflectance UV plus forte. Ces résultats apporte donc dans une certaine mesure un support à l'hypothèse de choix cryptique directionnelle des femelles (Eberhard, 1996; Birkhead, 2000). Or, nous n'avons trouvé aucun effet de la manipulation UV sur le succès reproducteur total des mâles (nombre de jeunes viables à la naissance). Il semble

donc que, même si les femelles peuvent interférer dans le processus de fertilisation, les effets des préférences des femelles

semblent être dilués par les processus post-fertilisations.

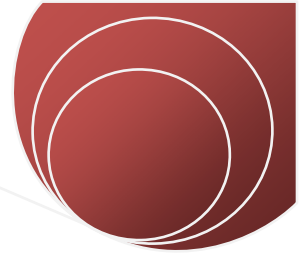
Conclusion

Notre expérience montre que, chez le lézard vivipare, la composante UV de la coloration des mâles est un signal visuel sur lequel se basent les femelles dans leur choix de partenaire pré-copulatoire et potentiellement copulatoire. De plus, les femelles pourrait potentiellement être capables de biaiser l'utilisation du sperme en faveur des mâles avec une forte réflectance UV. Globalement, nos résultats suggèrent que le critère UV est particulièrement pertinent pour les femelles lorsque les conditions de choix sont contraintes par le coût de l'accouplement et potentiellement aussi par les conditions environnementales.

Si l'on considère l'ensemble des études expérimentales menée sur la coloration UV et le choix de partenaire, 79% de ces travaux mettent en évidence un choix différentiel (Table 3). Et, quand bien même l'on se restreint seulement aux études n'ayant pas utilisé de filtres absorbant les UV (modifient l'environnement coloré mais aussi les colorations caroténoïdiennes et mélaniques de l'animal), le trait UV a été montré comme étant un critère de choix dans 67% des cas. Or, selon une large révision des études sur le rôle des colorations pigmentaires dans les préférences des femelles chez les oiseaux (Hill, 2006b), un choix a été démontré dans 57% des études expérimentales sur les colorations caroténoïdiennes et dans 50% des études sur les colorations mélaniques. Si ces résultats ne reflètent pas des biais de publication, les colorations UV semblent donc au moins aussi fréquemment utilisées que les colorations pigmentaires. Toutefois, à ma connaissance, seules cinq d'étude ont manipulé la réflectance UV dans une gamme de variation naturelle, et des travaux expérimentaux sont donc encore nécessaires pour confirmer l'importance des signaux UV dans le choix des femelles.

De plus, notre étude montre que les préférences des femelles pour le trait UV, quelles soient pré-copulatoires et/ou post-copulatoires, n'ont pas d'impact sur le succès

reproducteur des mâles. Comme le souligne Candolin (2003), un processus de choix de partenaire basé sur plusieurs critères mâles devrait être la règle en nature. La manipulation des signaux UV des mâles à elle seule pourrait donc ne pas être suffisante pour induire une réponse forte des femelles, répétable d'une année sur l'autre.



CONCLUSION GENERALE & PERSPECTIVES

Comment expliquer le maintien de la variabilité de la composante UV ?

Les travaux entrepris au cours de ma thèse ont permis de démontrer que le lézard vivipare et le lézard des murailles arborent, perçoivent et utilisent les signaux colorés dans le domaine de l'ultraviolet (UV). En effet, ces deux espèces présentent des ornements colorés reflétant de manière significative dans l'UV et, au moins chez l'une d'elles, cette coloration UV varie fortement au sein des populations en fonction de l'âge, du sexe des individus, et de la saison. Les fluctuations de réflectance UV sont particulièrement remarquables entre les mâles et les femelles adultes et un modèle de vision simple met en évidence que le système de vision du lézard leur permet de détecter de petites variations de coloration de l'ornementation colorée des mâles. Par ailleurs, des expériences comportementales montrent que la composante UV de la coloration des mâles peut jouer un rôle dans les interactions mâle-mâle et dans le choix de partenaire des femelles. En effet, la composante UV des mâles peut agir comme un badge de statut lors des interactions agressives dont les effets dépendent de la coloration UV et du statut de résidence de chacun des deux opposants ainsi que de leur familiarité. De plus, la composante UV des mâles est également un critère sur lequel les femelles peuvent baser leur choix de partenaire pré-copulatoire et potentiellement post-copulatoire, bien que cela n'influence pas le succès reproducteur des mâles. La sélection sexuelle semble donc être une force évolutive importante dans le maintien de la variabilité de la composante UV.

Nos travaux ainsi que les travaux précédemment menés chez le lézard vert *Lacerta viridis* (Bajer *et al.*, 2010; Bajer *et al.*, 2011) montrent donc que les signaux UV peuvent être adressés aussi bien aux congénères mâles que femelles. La dualité de la fonction des signaux UV a également été démontrée chez une espèce de poissons (Boulcott *et al.*, 2005; Rick *et al.*, 2006; Rick *et al.*, 2008) et potentiellement aussi chez une espèce d'oiseaux (Vedder *et al.*, 2010; Rémy *et al.*, 2010; Hunt *et al.*, 1999; Kurvers *et al.*, 2010). Plus largement, la dualité de fonction des caractères sexuels secondaires a été montré pour une variété de traits acoustiques, chimiques et visuels, y compris pour des traits colorés basés sur des pigments, comme en atteste le travail de synthèse de Berglund, Bisazza & Pilastro (1996). Selon ces mêmes auteurs, une telle dualité est évolutivement stable car l'honnêteté et la variation génétique des caractères secondaires sont plus faciles à maintenir via la compétition mâle-mâle que via le choix des femelles. La dualité de fonction apparaît donc comme étant assez répandue dans le monde animal et peut aussi évolué dans des systèmes de communication basés sur les signaux structuraux.

Du laboratoire aux conditions naturelles

La littérature expérimentale en faveur d'une fonction des signaux UV dans la communication intraspécifique est de plus en plus importante. Cependant, il est important de souligner que les difficultés liées aux méthodes de manipulation du signal UV doivent modérer l'interprétation des schémas comportementaux et les conclusions qui en découlent. Il existe trois méthodes de manipulation des UV : les filtres, les crèmes et les marqueurs. Comme expliqué précédemment, les filtres UV ne devraient plus être utilisés

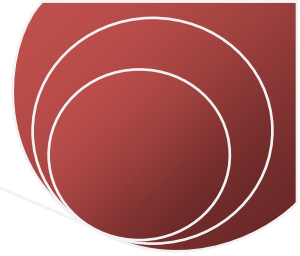
parce qu'ils modifient l'environnement et l'apparence globale de l'animal mais les autres moyens de manipulation du signal UV sont également discutables. La manipulation du signal UV consiste généralement à réduire le signal UV et il est impossible de savoir comment les animaux perçoivent cette réduction. Je ne peux m'empêcher de penser que toute manipulation du signal UV peut potentiellement faire paraître les animaux anormaux parce que le signal UV n'est plus corrélé aux autres traits colorés, ou parce que la manipulation modifie la perception de la couleur des ornements pigmentaires mélaniques et caroténoïdiens. Comment savoir alors si les schémas comportementaux reflètent une réponse naturelle des animaux et non pas un rejet face à l'anormalité ? Il est donc indispensable de confirmer nos résultats en renouvelant les expériences avec une méthode qui augmente le signal UV. Ceci n'est aujourd'hui possible qu'avec des marqueurs mais ces derniers d'une part sont bleus et ne peuvent donc pas être utilisés largement, et d'autre part ne modifient pas seulement la composante UV mais aussi la brillance du signal coloré dans son ensemble. Il serait donc pertinent de développer d'autres méthodes de manipulation du signal UV même si cela me semble difficile.

Par ailleurs, les schémas comportementaux sont en général complexes du fait de la multitude de facteurs pouvant influencer les interactions sociales. Cette complexité est souvent simplifiée dans les études comportementales. Ici, nous avons pris le parti de multiplier les sources d'asymétrie entre les mâles rivaux (asymétrie de signal UV et de résidence) et de manipuler aussi bien le signal du résident que de l'intrus. Si ce choix complique nos interprétations, il n'en demeure pas moins nécessaire dans de telles études et devrait être plus largement appliqué. De plus, la réalisation des expériences en laboratoire peut avoir altéré en partie le comportement des animaux. En particulier, l'espace réduit et la durée assez longue des interactions agressives ou de choix de partenaire peuvent avoir exacerbé les comportements agressifs des mâles comme des femelles et contraint les animaux à se battre ou à s'accoupler alors que l'évitement ou la fuite aurait pu être possible en nature. Il serait donc intéressant de renouveler ces expériences en nature ou dans des conditions plus naturelles afin de vérifier si les effets des signaux UV et les schémas comportementaux se maintiennent.

La multiplicité des ornements colorés

Il est important de garder à l'esprit que les signaux UV agissent dans un contexte de signaux multivariés. Ces signaux peuvent être évalués de façon additive ou interagir et ceci de différente façon (Candolin, 2003). Il existe plusieurs formes d'interaction de traits. Les deux formes d'interaction les plus communément démontrées sont les interactions multiplicatives et l'utilisation séquentielle des traits, formes pour lesquelles l'attention donnée à un trait dépend de l'expression d'un autre trait. Par exemple, chez l'hirondelle rustique *Hirundo rustica*, les femelles prêtent plus attention à une fréquence de chant lorsqu'elles évaluent des mâles attractifs avec une longue queue que des mâles inattractifs avec une queue courte (Møller *et al.*, 1998). Par ailleurs, les traits peuvent également être des amplificateurs qui amplifient ou améliorent la perception des autres traits (Candolin, 2003). Par exemple, chez les guppys les couleurs noires améliorent la visibilité des zones

orange (Brooks, 1996). A ma connaissance, de telles interactions impliquant des signaux UV n'ont jamais été étudiées et il serait particulièrement intéressant de déterminer de quelle manière les signaux UV interagissent avec les autres composantes des ornements colorés (forme, taille ou encore autres traits colorés). Par exemple, chez le lézard des murailles, les spots bleus présents le long de chaque flanc forment une ligne de démarcation entre les colorations latérale et ventrale. La ligne de spots bleus pourrait faciliter l'évaluation de la taille de l'animal par ses congénères. Il est alors possible que la composante UV puisse agir comme un signal amplificateur qui accentue la perception de cette ligne. Si tel est le cas alors cela pourrait expliquer par ailleurs le faible effet observé de la manipulation UV.



BIBLIOGRAPHIE

- Adams, E.S. & Mesterton-Gibbons, M. (1995) The costs of threat displays and the stability of deceptive communication. *Journal of Theoretical Biology* 175, 405-421.
- Alonso-Alvarez, C., Doutrelant, C. & Sorci, G. (2004) Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behavioral Ecology* 15, 805-809.
- Andersson, M. (1994) Sexual selection. Princeton University Press., Princeton, NJ.
- Andersson, S. & Amundsen, T. (1997) Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 264, 1587-1591.
- Andersson, S., Ornborg, J. & Andersson, M. (1998) Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 265, 445-450.
- Archer, S.N., Endler, J.A., Lythgoe, J.N. & Partridge, J.C. (1987) Visual pigment polymorphism in the guppy *Poecilia reticulata*. *Vision research* 27, 1243-1252.
- Arnold, N.E., Arribas, O. & Carranza, S. (2007) Systematics of the Palaearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae with descriptions of eight new genera. *Zootaxa* 1430, 1-86.
- Arnqvist, G. & Rowe, L. (2005) Sexual conflict. Princeton University Press, Princeton.
- Badyaev, A.V., Hill, G.E., Dunn, P.O. & Glen, J.C. (2001) Plumage color as a composite trait: Developmental and functional integration of sexual ornamentation. *The American Naturalist* 158, 221-235.
- Bajer, K., Mólnar, O., 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.
- Bajer, K., Mólnar, O., Török, J. & Herczeg, G. (2011) Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biology Letters* 7, 866-868.
- Bajer, K., Mólnar, O., Török, J. & Herczeg, G. (2012) Temperature, but Not Available Energy, Affects the Expression of a Sexually Selected Ultraviolet (UV) Colour Trait in Male European Green Lizards. *PLoS ONE* 7.
- Ballentine, B. & Hill, G.E. (2003) Female mate choice in relation to structural plumage coloration in Blue Grosbeaks. *Condor* 105, 593-598.
- Balph, M.H., Balph, D.F. & Romesburg, H.C. (1979) Social-status signaling in winter flocking birds - Examination of a current hypothesis. *Auk* 96, 78-93.
- Barbour, H.R., Archer, M.A., Hart, N.S., Thomas, N., Dunlop, S.A., Beazley, L.D. & Shand, J. (2002) Retinal characteristics of the ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Journal of Comparative Neurology* 450, 334-344.
- Bauwens, D. (1987) Sex recognition by males of the lizard *Lacerta vivipara*: an introductory study. *Amphibia - Reptilia* 8, 49-57.
- Belliure, J., Smith, L. & Sorci, G. (2004) Effect of testosterone on T cell-mediated immunity in two species of Mediterranean lacertid lizards. *Journal of Experimental Zoology Part a-Comparative Experimental Biology* 301A, 411-418.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C. & Norris, K.J. (1994) Sexual selection and the Mismeasure of color. *The American Naturalist* 144, 848-860.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Lunau, K. (1997) Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 8618-8621.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Maier, E.J. (1996) Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 380, 433-435.
- 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.
- Birkhead, T.R. (2000) Promiscuity: an evolutionary history of sperm competition. Faber & Faber, London.
- Birkhead, T.R. & Pizzari, T. (2002) Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics* 3, 262-273.
- Bleu, J., Massot, M., Haussy, C. & Meylan, S. (2012) Experimental litter size reduction reveals costs of gestation and delayed effects on offspring in a viviparous lizard. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 279, 489-498.
- Blumstein, D.T., Daniel, J.C. & Evans, C.S. (2006) JWatcher 1.0.
- Boulcott, P.D., Walton, K. & Braithwaite, V.A. (2005) The role of ultraviolet wavelengths in the mate-choice decisions of female three-spined sticklebacks. *The Journal of experimental biology* 208, 1453-1458.
- Bowmaker, J.K. (2008) Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision research* 48, 2022-2041.
- Bowmaker, J.K., Loew, E.R. & Ott, M. (2005) The cone photoreceptors and visual pigments of chameleons. *Journal of Comparative Physiology A* 191, 925-932.

- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (2011) Principles of animal communication, second edition. Sinauer Associates.
- Brenowitz, E.A. (1982) Long-range communication of species identity by song in the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10, 29-38.
- Briskie, J.V. & Montgomerie, R. (1992) Sperm size and sperm competition in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 247, 89-95.
- Brooks, R. (1996) Melanin as a visual signal amplifier in male guppies. *Naturwissenschaften* 83, 39-41.
- Candolin, U. (2003) The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews* 78, 575-595.
- Cote, J., Le Galliard, J.F., Rossi, J.M. & Fitze, P.S. (2008) Environmentally induced changes in carotenoid-based coloration of female lizards: a comment on Vercken et al. *Journal of Evolutionary Biology* 21, 1165-1172; discussion 1160-1164.
- Cronin, T.W. & Marshall, N.J. (1989) A retina with at least ten spectral types of photoreceptors in a mantis shrimp. *Nature* 339, 137-140.
- Cummings, M.E., De Leon, F.J.G., Mollaghan, D.M. & Ryan, M.J. (2006) Is UV ornamentation an amplifier in swordtails? *Zebrafish* 3, 91-100.
- Cummings, M.E., Rosenthal, G.G. & Ryan, M.J. (2003) A private ultraviolet channel in visual communication. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270, 897-904.
- Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D., Partridge, J.C. & Maier, E.J. (1999) Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *The American Naturalist* 153, 183-200.
- Dale, J. (2006) Intraspecific variation in coloration. *Bird coloration* (eds G.E. Hill & K. McGraw). Harvard University, Cambridge.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. (2008) Behavioural ecology. Oxford University Press.
- Darwin, C. (1871) The descent of man and selection in relation to sex. John Murray Dunn PO, Whittingham LA, Pitcher TE, London.
- Dawkins, M.S. & Guilford, T. (1991) The corruption of honest signaling. *Animal Behaviour* 41, 865-873.
- Dawkins, R. (1976) Selfish gene. Oxford University Press, Oxford.
- Delhey, K. (2006) Seasonal changes in blue tit crown color: do they signal individual quality? *Behavioral Ecology* 17, 790-798.
- Doucet, M. & Montgomerie, R. (2003a) Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds : ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behavioral Ecology* 14, 503-509.
- Doucet, S.M. & Montgomerie, R. (2003b) Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *Journal of Avian Biology* 34, 237-242.
- Dyck, J. (1987) Structure and light reflection of green feathers of fruit doves (*Ptilinopus* spp.) and an Imperial Pigeon (*Ducula concinna*). *Biol Skrift* 30, 2-43.
- Eberhard, W.G. (1996) Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton.
- Eberhard, W.G. & Kariko, S.J. (1996) Copulation behavior inside and outside the beetle *Macrohaltica jamaicensis* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Journal of Ethology* 14, 59-72.
- Edsman, L. (1990) Territoriality and competition in wall lizards. University of Stockholm, Sweden.
- Ellingson, J.M., Fleishman, L.J. & Loew, E.R. (1995) Visual pigments and spectral sensitivity of the diurnal gecko *Gonatodes albogularis*. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 177, 559-567.
- 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.
- Endler, J.A. (1992) Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist* 139, S125-S153.
- Endler, J.A., Westcott, D.A., Madden, J.R. & Robson, T. (2005) Animal visual systems and the evolution of color patterns: Sensory processing illuminates signal evolution. *Evolution* 59, 1795-1818.
- Enquist, M. (1985) Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behavior. *Animal Behaviour* 33, 1152-1161.
- Enquist, M. & Leimar, O. (1983) Evolution of fighting behavior - Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology* 102, 387-410.
- Enquist, M., Leimar, O., Ljungberg, T., Mallner, Y. & Segerdahl, N. (1990) A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* 40, 1-14.
- Fitze, P.S., Cote, J. & Clobert, J. (2010) Mating order-dependent female mate choice in the polygynandrous common lizard *Lacerta vivipara*. *Oecologia* 162, 331-341.
- Fitze, P.S., Cote, J., San-Jose, L.M., Meylan, S., Isaksson, C., Andersson, S., Rossi, J.-M. & Clobert, J. (2009) Carotenoid-based colours reflect the stress response in the common lizard. *PLoS ONE* 4, e5111-e5111.

- Fitze, P.S. & Le Galliard, J.F. (2008) Operational sex ratio, sexual conflict and the intensity of sexual selection. *Ecology Letters* 11, 432-439.
- Fitze, P.S., Le Galliard, J.F., Federici, P., Richard, M. & Clobert, J. (2005) Conflict over multiple-partner mating between males and females of the polygynandrous common lizards. *Evolution* 59, 2451-2459.
- Fleishman, L.J., Bowman, M., Saunders, D., Miller, W.E., Rury, M.J. & Loew, E.R. (1997) The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards: habitat light and spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A* 181, 446-460.
- 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*.
- Folstad, I. & Karter, A.J. (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist* 139, 603-622.
- Freeman-Gallant, C.R., Taff, C.C., Morin, D.F., Dunn, P.O., Whittingham, L.A. & Tsang, S.M. (2010) Sexual selection, multiple male ornaments, and age- and condition-dependent signaling in the common yellowthroat. *Evolution* 64, 1007-1017.
- Fu, J.Z. (2000) Toward the phylogeny of the family Lacertidae - Why 4708 base pairs of mtDNA sequences cannot draw the picture. *Biological Journal of the Linnean Society* 71, 203-217.
- Fugle, G.N. & Rothstein, S.I. (1987) Experiments on the control of deceptive signals of status in white-crowned sparrows. *Auk* 104, 188-197.
- Fuller, R.C., Fleishman, L.J., Leal, M., Travis, J. & Loew, E. (2003) Intraspecific variation in retinal cone distribution in the bluefin killifish, *Lucania goodei*. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 189, 609-616.
- 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, 354-363.
- Garcia, C.M. & De Perera, T.B. (2002) Ultraviolet-based female preferences in a viviparous fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52, 1-6.
- Gillam, E. (2012) An introduction to animal communication. *Nature Education Knowledge* 3, 70.
- Golinski, A., John-Alder, H. & Kratochvil, L. (2011) Male sexual behavior does not require elevated testosterone in a lizard (*Coleonyx elegans*, Eublepharidae). *Hormones and Behavior* 59, 144-150.
- Gomez, D. (2006) AVICOL, a program to analyse spectrometric data. Last update october 2011. <http://sites.google.com/site/avicolprogram/> or from the author at dodogomez@yahoo.fr, Free executable available at
- Gomez, D. & Théry, M. (2007) Simultaneous crypsis and conspicuousness in color patterns: comparative analysis of a neotropical rainforest bird community. *American Naturalist* 169, S42-S61.
- Grafen, A. (1990) Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144, 517-546.
- Griggio, M., Zanollo, V. & Hoi, H. (2010) UV plumage color is an honest signal of quality in male budgerigars. *Ecological Research* 25, 77-82.
- Guilford, T. & Dawkins, M.S. (1995) What are conventional signals. *Animal Behaviour* 49, 1689-1695.
- Hack, M.A. (1997) The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L. *Behavioral Ecology* 8, 28-36.
- Hamilton, P.S. & Sullivan, B.K. (2005) Female mate attraction in ornate tree lizards, *Urosaurus ornatus*: a multivariate analysis. *Animal Behaviour* 69, 219-224.
- Hamilton, W.D. & Zuk, M. (1982) Heritable true fitness and bright birds - A role for parasites. *Science* 218, 384-387.
- Harosi, F.I. (1994) An analysis of two spectral properties of vertebrate visual pigments. *Vision research* 34, 1359-1367.
- Hart, N.S. (2001) Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 187, 685-697.
- Hart, N.S. & Vorobyev, M. (2005) Modelling oil droplet absorption spectra and spectral sensitivities of bird cone photoreceptors. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 191, 381-392.
- Hastad, O., Victorsson, J. & Odeen, A. (2005) Differences in color vision make passerines less conspicuous in the eyes of their predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 6391-6394.

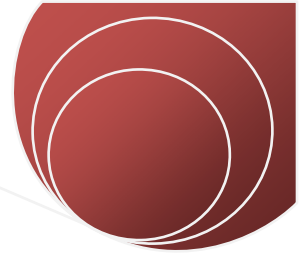
- Hews, D.K., Thompson, C.W., Moore, I.T. & Moore, M.C. (1997) Population frequencies of alternative male phenotypes in tree lizards: geographic variation and common-garden rearing studies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41, 371-380.
- Hill, G.E. (1996) Subadult plumage in the house finch and tests of models for the evolution of delayed plumage maturation. *The Auk* 113, 858-874.
- Hill, G.E. (2006a) Environmental regulation of ornamental coloration. *Bird coloration. Vol I. Mechanisms and measurements* (eds G.E. Hill & K.J. McGraw). Harvard University, Cambridge.
- Hill, G.E. (2006b) Female mate choice for ornamental coloration. *Bird coloration. Vol I. Function and evolution* (eds G.E. Hill & K. McGraw). Harvard University, Cambridge.
- Hunt, D.M., Carvalho, L.S., Cowing, J.A. & Davies, W.L. (2009) Evolution and spectral tuning of visual pigments in birds and mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364, 2941-2955.
- Hunt, D.M., Wilkie, S.E., Bowmaker, J.K. & Poopalasundaram, S. (2001) Vision in the ultraviolet. *Cellular and Molecular Life Sciences* 58, 1583-1598.
- Hunt, S., Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D. & Griffiths, R. (1999) Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour* 58, 809-815.
- Hurd, P.L. (1997) Is signalling of fighting ability costlier for weaker individuals? *Journal of Theoretical Biology* 184, 83-88.
- Hurd, P.L. & Enquist, M. (2005) A strategic taxonomy of biological communication. *Animal Behaviour* 70, 1155-1170.
- Jacobs, G.H. (2010) Recent progress in understanding mammalian color vision. *Ophthalmic and Physiological Optics* 30, 422-434.
- Jennions, M.D. & Petrie, M. (2000) Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews* 75, 21-64.
- Johnsen, A., Andersson, S., Ornborg, J. & Lifjeld, J.T. (1998) Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (*Aves* : *Luscinia s. svecica*): a field experiment. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 265, 1313-1318.
- Johnsen, A., Lifjeld, J.T., Andersson, S., Ornborg, J. & Amundsen, T. (2001) Male characteristics and fertilisation success in bluethroats. *Behaviour* 138, 1371-1390.
- Johnson, A., Cézilly, F. & Boy, V. (1993) Plumage development and maturation in the greater flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ardea*.
- Johnstone, R.A. (1995) Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle - Reviewing the evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 70, 1-65.
- Johnstone, R.A. (1997) The evolution of animal signals. *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach* (eds J.R. Krebs & N.B. Davies), pp. 155-178. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Johnstone, R.A. & Norris, K. (1993) Badges of status and the cost of aggression. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32, 127-134.
- Kelber, A. & Osorio, D. (2010) From spectral information to animal colour vision: experiments and concepts. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277, 1617-1625.
- Kelber, A., Vorobyev, M. & Osorio, D. (2003) Animal colour vision - behavioural tests and physiological concepts. *Biological Reviews* 78, 81-118.
- Kelly, C.D. & Godin, J.G.J. (2001) Predation risk reduces male-male sexual competition in the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51, 95-100.
- Keyser, A.J. & Hill, G.E. (2000) Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology* 11, 202-209.
- Kirkpatrick, M. (1982) Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36, 1-12.
- Kodric-Brown, A. & Brown, J.H. (1984) Truth in advertising - The kinds of traits favored by sexual selection. *American Naturalist* 124, 309-323.
- Kodric-Brown, A. & Johnson, S.C. (2002) Ultraviolet reflectance patterns of male guppies enhance their attractiveness to females. *Animal Behaviour* 63, 391-396.
- Kokko, H., Lopez-Sepulcre, A. & Morrell, L.J. (2006) From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. *American Naturalist* 167, 901-912.
- Krause, M., Klit, A., Jensen, M.B., Soeborg, T., Frederiksen, H., Schlumpf, M., Lichtensteiger, W., Skakkebaek, N.E. & Drzewiecki, K.T. (2012) Sunscreens: are they beneficial for health? An overview of endocrine disrupting properties of UV-filters. *International Journal of Andrology* 35, 424-436.
- Kuriyama, T., Miyaji, K., Sugimoto, M. & Hasegawa, M. (2006) Ultrastructure of the dermal chromatophores in a lizard (*Scincidae*: *Plestiodon latiscutatus*) with conspicuous body and tail coloration. *Zoological Science* 23, 793-799.

- Kurvers, R., Delhey, K., Roberts, M.L. & Peters, A. (2010) No consistent female preference for higher crown UV reflectance in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*: a mate choice experiment. *Ibis* 152, 393-396.
- Laloi, D., Eizaguirre, C., Federici, P. & Massot, M. (2011) Female choice for heterozygous mates changes along successive matings in a lizard. *Behavioural Processes* 88, 149-154.
- 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, 965-980.
- Lehrer, M. (1993) Spatial vision in the honeybee: the use of different cues in different tasks. *Vision research* 34, 2363-2385.
- Liu, M., Siefferman, L. & Hill, G.E. (2007) An experimental test of female choice relative to male structural coloration in eastern bluebirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 623-630.
- Loew, E.R. (1994) A third, ultraviolet-sensitive, visual pigment in the Tokay Gecko (*Gekko gekko*). *Vision research* 34, 1427-1431.
- 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. *The Journal of experimental biology* 205, 927-938.
- Lyon, B.E. & Montgomerie, R.D. (1986) Delayed plumage maturation in passerine birds - reliable signaling by subordinate males. *Evolution* 40, 605-615.
- Macedonia, J.M., Lappin, A.K., Loew, E.R., McGuire, J.A., Hamilton, P.S., Plasman, M., Brandt, Y., Lemos-Espinal, J.A. & Kemp, D.J. (2009) Conspicuousness of Dickerson's collared lizard (*Crotaphytus dickersonae*) through the eyes of conspecifics and predators. *Biological Journal of the Linnean Society* 97, 749-765.
- Maier, E.J. (1993) To deal with the invisible - On the biological significance of ultraviolet sensitivity in birds. *Naturwissenschaften* 80, 476-478.
- Marler, C.A., Walsberg, G., White, M.L. & Moore, M. (1995) Increased energy-expenditure due to increased territorial defense in male lizards after phenotypic manipulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37, 225-231.
- Mason, R.T. & Parker, M.R. (2010) Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *Journal of Comparative Physiology A* 196, 729-749.
- Massot, M., Clobert, J., Pilorge, T., Lecomte, J. & Barbault, R. (1992) Density dependence in the common lizard - Demographic consequences of a density manipulation. *Ecology* 73, 1742-1756.
- Maynard Smith, J. (1974) Theory of games and evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47, 209-221.
- Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (1995) Animal signals: Models and terminology. *Journal of Theoretical Biology* 177, 305-311.
- Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (2003) Animal signals. Oxford University Press, Oxford.
- Maynard Smith, J. & Parker, G.A. (1976) Logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24, 159-175.
- Mcgraw, K.J., Mackillop, E.A., Dale, J. & Hauber, M.E. (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205, 3747-3755.
- Mesterton-Gibbons, M., Marden, J.H. & Dugatkin, L.A. (1996) On wars of attrition without assessment. *Journal of Theoretical Biology* 181, 65-83.
- Milinski, M. & Bakker, T.C.M. (1992) Costs influence sequential mate choice in sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 250, 229-233.
- Møller, A.P. & Pomiankowski, A. (1993) Why have birds got multiple sexual ornaments ? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32, 167-176.
- Moller, A.P., Saino, N., Taramino, G., Galeotti, P. & Ferrario, S. (1998) Paternity and multiple signaling: Effects of a secondary sexual character and song on paternity in the barn swallow. *American Naturalist* 151, 236-242.
- Molnar, O., Bajer, K., Meszaros, B., Torok, J. & Herczeg, G. (2013) Negative correlation between nuptial throat colour and blood parasite load in male European green lizards supports the Hamilton-Zuk hypothesis. *Naturwissenschaften* 100, 551-558.
- Montgomerie, R. (2006) Analyzing colors. Bird coloration. Vol I. Mechanisms and measurements (eds G.E. Hill & K.J. McGraw). Harvard University, Cambridge.
- Moreno-Rueda, G. (2003) The capacity to escape from predators in *Passer domesticus*: an experimental study. *Journal Fur Ornithologie* 144, 438-444.
- Mou, Y.P. (1987) Ecologie comparée de deux populations de Lézards des Murailles, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1786), en France. PhD Thesis, Université Pierre et marie Curie, Paris.

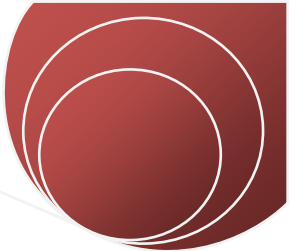
- Mougeot, F., Martínez-Padilla, J., Pérez-Rodríguez, L. & Bortolotti, G.R. (2007) Carotenoid-based colouration and ultraviolet reflectance of the sexual ornaments of grouse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 741-751.
- Murphy, T.G. & Pham, T.T. (2012) Condition and brightness of structural blue-green: motmot tail-racket brightness is related to speed of feather growth in males, but not in females. *Biological Journal of the Linnean Society* 106, 673-681.
- Nembrini, M. & Oppliger, A. (2003) Characterization of microsatellite loci in the wall lizard *Podarcis muralis* (Sauria : Lacertidae). *Molecular Ecology Notes* 3, 123-124.
- Olsson, M. (1994) Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis* - An intra-sexually selected cue to fighting ability. *Animal Behaviour* 48, 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, e19360-e19360.
- Olsson, M. & Madsen, T. (1998) Sexual selection and sperm competition in reptiles. *Sperm Competition and Sexual Selection* (eds T.R. Birkhead & A.P. Møller). Academic Press, San Diego.
- Oppliger, A., Degen, L., Bouteiller-Reuter, C. & John-Alder, H.B. (2007) Promiscuity and high level of multiple paternity in common wall lizards (*Podarcis muralis*): data from microsatellite markers. *Amphibia-Reptilia* 28, 301-303.
- Osorio, D., Vorobyev, M. & Jones, C.D. (1999) Colour vision of domestic chicks. *Journal of Experimental Biology* 202, 2951-2959.
- Parker, G.A. (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 45, 525-&.
- Partridge, J.C., Shand, J., Archer, S.N., Lythgoe, J.N. & Vangroningenluyben, W. (1989) Interspecific variation in the visual pigments of deep-sea fishes. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 164, 513-529.
- Payne, R.J.H. (1998) Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. *Animal Behaviour* 56, 651-662.
- Payne, R.J.H. & Pagel, M. (1996) Escalation and time costs in displays of endurance. *Journal of Theoretical Biology* 183, 185-193.
- Pearn, S.M., Bennett, A.T.D. & Cuthill, I.C. (2001) Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 268, 2273-2279.
- Pérez I De Lanuza, G. & Font, E. (2007) Ultraviolet reflectance of male nuptial colouration in sand lizards (*Lacerta agilis*) from the Pyrenees. *Amphibia-Reptilia* 28, 438-443.
- Pérez I De Lanuza, G. & Font, E. (2010) Lizard blues: blue body colouration and ultraviolet polychromatism in lacertids. *Rev. Esp. Herp.* 24, 67-84.
- Peters, A., Delhey, K., Johnsen, A. & Kempenaers, B. (2007) The condition-dependent development of carotenoid-based and structural plumage in nestling blue tits: Males and females differ. *American Naturalist* 169, S122-S136.
- Pizzari, T. & Birkhead, T.R. (2000) Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature* 405, 787-789.
- Prout, T. & Clark, A.G. (2000) Seminal fluid causes temporarily reduced egg hatch in previously mated females. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 267, 201-203.
- Provencio, I., Loew, E.R. & Foster, R.G. (1992) Vitamin A2-based visual pigments in fully terrestrial vertebrates. *Vision research* 32, 2201-2208.
- Prum, R.O., Torres, R.H., Williamson, S. & Dyck, J. (1998) Coherent light scattering by blue feather barbs. *Nature* 396, 28-29.
- Pryke, S.R. & Andersson, S. (2003) Carotenoid-based status signalling in red-shouldered widowbirds (*Euplectes axillaris*): epaulet size and redness affect captive and territorial competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53, 393-401.
- Pryke, S.R., Andersson, S., Lawes, M.J. & Piper, S.E. (2002) Carotenoid status signaling in captive and wild red-collared widowbirds: independent effects of badge size and color. *Behavioral Ecology* 13, 622-631.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T. & Wiens, J.J. (2013) A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *Bmc Evolutionary Biology* 13.
- 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, 1839-1847.
- Richard, M., Lecomte, J., De Fraipont, M. & Clobert, J. (2005) Age-specific mating strategies and reproductive senescence. *Molecular Ecology* 14, 3147-3155.

- Rick, I.P. & Bakker, T.C.M. (2008) Males do not see only red: UV wavelengths and male territorial aggression in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Die Naturwissenschaften* 95, 631-638.
- Rick, I.P., Modarressie, R. & Bakker, T.C.M. (2006) UV wavelengths affect female mate choice in three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour* 71, 307-313.
- Roberts, M.L., Ras, E. & Peters, A. (2009) Testosterone increases UV reflectance of sexually selected crown plumage in male blue tits. *Behavioral Ecology* 20, 535-541.
- Rohwer, S. (1975) Social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29, 593-610.
- Rohwer, S. (1982) The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *American Zoologist* 22, 531-546.
- 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, 274-283.
- San-Jose, L.M., Granado-Lorencio, F., Sinervo, B. & Fitze, P.S. (2013) Iridophores and not carotenoids account for chromatic variation of carotenoid-based coloration in common lizards (*Lacerta vivipara*). *American Naturalist* 181, 396-409.
- Schaerer, S. & Neumeyer, C. (1996) Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response in "color blind". *Vision research* 36, 4025-4034.
- Scheiner, S.M. (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, 35-68.
- Searcy, W. & Nowicki, S. (2005) The evolution of animal communication. Princeton University Press, Princeton.
- 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, e30391.
- Shackleton, M.A., Jennions, M.D. & Hunt, J. (2005) Fighting success and attractiveness as predictors of male mating success in the black field cricket, *Teleogryllus commodus*: the effectiveness of no-choice tests. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58, 1-8.
- Sheldon, B.C. (1994) Sperm competition in the chaffinch - The role of the female. *Animal Behaviour* 47, 163-173.
- Shi, Y.S. & Yokoyama, S. (2003) Molecular analysis of the evolutionary significance of ultraviolet vision in vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 8308-8313.
- Siebeck, U.E. (2004) Communication in coral reef fish: the role of ultraviolet colour patterns in damselfish territorial behaviour. *Animal Behaviour* 68, 273-282.
- Siebeck, U.E., Parker, A.N., Sprenger, D., Mäthger, L.M. & Wallis, G. (2010) A species of reef fish that uses ultraviolet patterns for covert face recognition. *Current biology* 20, 407-410.
- Siefferman, L. & Hill, G.E. (2005a) Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution* 59, 1819-1828.
- Siefferman, L., Hill, G.E. & Dobson, F.S. (2005b) Ornamental plumage coloration and condition are dependent on age in eastern bluebirds *Sialia sialis*. *Journal of Avian Biology* 36, 428-435.
- Siitari, H., Honkavaara, J., Huhta, E. & Viitala, J. (2002) Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 63, 97-102.
- Simmons, L.W. (2005) The evolution of polyandry: Sperm competition, sperm selection, and offspring viability. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, pp. 125-146.
- Smith, E.J., Partridge, J.C., Parsons, K.N., White, E.M., Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D. & Church, S.C. (2002) Ultraviolet vision and mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology* 13, 11-19.
- Solomon, S.G. & Lennie, P. (2007) The machinery of colour vision. *Nature Reviews Neuroscience* 8, 276-286.
- Stapley, J. & Whiting, M.J. (2006) Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biology Letters* 2, 169-172.
- Sullivan, M.S. (1994) Mate choice as an information gathering process under time constraint - Implications for behaviour and signal-design. *Animal Behaviour* 47, 141-151.
- Surget-Groba, Y., Heulin, B., Guillaume, G.P., Thorpe, R.S., Kupriyanova, L., Vogrin, N., Maslak, R., Mazzotti, S., Venczel, M., Ghira, I., Odierna, G., Leontyeva, O., Monney, J.C. & Smith, N. (2001) Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18, 449-459.
- Svensson, E., Sinervo, B. & Comendant, T. (2001) Density-dependent competition and selection on immune function in genetic lizard morphs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98, 12561-12565.

- Temeles, E.J. (1994) The role of neighbors in territorial systems - when are they dear enemies. *Animal Behaviour* 47, 339-350.
- Tibbetts, E.A. & Izzo, A. (2010) Social punishment of dishonest signalers caused by mismatch between signal and behavior. *Current biology* 20, 1637-1640.
- Trivers, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. *Sexual selection and the descent of man* (ed B. Campbelle), pp. 136-179. Aldin Press, Chicago.
- Vacher, J.-P. & Geniez, M. (2010) *Les reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Vedder, O., Schut, E., Magrath, M.J.L. & Komdeur, J. (2010) Ultraviolet crown colouration affects contest outcomes among male blue tits, but only in the absence of prior encounters. *Functional Ecology* 24, 417-425.
- Veiga, J.P. (1993) Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the house sparrow - A study on honest advertisement. *Evolution* 47, 1161-1170.
- Vercken, E., Massot, M., Sinervo, B. & Clobert, J. (2007) Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Evolutionary Biology* 20, 221-232.
- Vidal, N. & Hedges, S.B. (2009) The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *Comptes Rendus Biologies* 332, 129-139.
- Vinkler, M., Bainova, H. & Albrecht, T. (2010) Functional analysis of the skin-swelling response to phytohaemagglutinin. *Functional Ecology* 24, 1081-1086.
- Vorobyev, M. (2003) Coloured oil droplets enhance colour discrimination. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270, 1255-1261.
- Vorobyev, M. & Osorio, D. (1998a) Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 265, 351-358.
- Vorobyev, M., Osorio, D., Bennett, A.T.D., Marshall, N.J. & Cuthill, I.C. (1998b) Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 183, 621-633.
- Wedekind, C. & Folstad, I. (1994) Adaptive or non-adaptive immunosuppression by sex-hormones. *American Naturalist* 143, 936-938.
- White, E.M., Partridge, U.C. & Church, S.C. (2003) Ultraviolet dermal reflexion and mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour* 65, 693-700.
- Whitmore, A.V. & Bowmaker, J.K. (1989) Seasonal variation in cone sensitivity and short-wave absorbing visual pigments in the rudd *Scardinius erythrophthalmus*. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 166, 103-115.
- Wilson, J.D. (1992) A re-assessment of the significance of status signaling in populations of wild great tits, *Parus major*. *Animal Behaviour* 43, 999-1009.
- Wilson, N., Tubman, S.C., Eady, P.E. & Robertson, G.W. (1997) Female genotype affects male success in sperm competition. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 264, 1491-1495.
- Wyszecki, G. & Stiles, W.S. (1982) *Color science: concepts and methods, quantitative data and formulae*. Wiley, New York.
- Ydenberg, R.C., Giraldeau, L.A. & Falls, J.B. (1988) Neighbors, stranger, and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour* 36, 343-347.
- Yokoyama, S. (2000) Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Progress in Retinal and Eye Research* 19, 385-419.
- Zahavi, A. (1975) Mate selection - Selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53, 205-214.
- Zampiga, E., Galbani, G. & Csermely, D. (2008) Ultraviolet reflectance and female mating preferences in the common kestrel (*Falco tinnunculus*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 86, 479-483.



ANNEXES



ARTICLE 1

Ultraviolet and carotenoid-based colouration in the common lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in relation to age, sex, and morphology

Mélissa Martin¹, Sandrine Meylan^{1, 2}, Doris Gomez³ and Jean-François Le Galliard^{1, 4}

¹CNRS UMR 7625, Laboratoire Ecologie & Evolution, Université Pierre et Marie Curie, 7, quai Saint Bernard, case 237, 75005 Paris, France, ²IUFM de Paris-Université Sorbonne Paris IV, 10 rue Molitor, 75016 Paris, France, ³CNRS UMR 7179, Muséum National d'Histoire Naturelle, Département d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France, ⁴CNRS UMS 3194, CEREEP – Ecotron Ile-De-France, École Normale Supérieure, 78 rue du Château, 77140 St-Pierre-lès-Nemours, France

Published in Biological Journal of the Linnean Society

Martin, M, Meylan, S, Gomez, D & Le Galliard, J-F (2013). Ultraviolet and carotenoid-based colouration in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in relation to age, sex, and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 128-141.

SUMMARY

Lizards display structural and pigment-based colourations, and their visual system is sensitive to wavelengths of 300-700 nm. However, few studies in squamate reptiles quantified inter-individual colour variation that includes the structural UV component (300-400 nm). Here, we studied variability of a ventral UV/yellow-red ornamentation in the common lizard *Zootoca vivipara* including an analysis of spatial distribution, sex and age differences. We also investigated whether the expression of colouration is related to body size and condition. Our analyses revealed two distinct patches: a gular patch with a strong UV reflectance and a belly patch with a dominant yellow-red reflectance. Males displayed a less saturated throat colouration with higher UV chroma and UV hue, and had a redder, but duller belly colouration than females. Yearlings had less elaborate ornaments than adults, but already displayed a yellow-red sexual dichromatism on the belly. UV sexual dichromatism was only apparent in adults due to a weaker UV reflectance in females suggesting potential fitness costs of a bright UV colouration in that sex. Different colour traits were related to body size in both sexes, and to body condition in males. We discuss the potential evolutionary scenarios leading to the maintenance of this ornament in common lizards.

Key words: Age-related variation – Body size – Body condition – Carotenoid pigment – Viviparous lizard – Sexual dichromatism – Structural UV colour

INTRODUCTION

Animal colour patterns represent a compromise between thermoregulation, crypsis to avoid predation and conspicuousness for intraspecific communication (Endler, 1992; Stuart-Fox & Ord, 2004). Conspicuous colouration involves a variety of structural and pigmentary visual signals in animals. The sensory system of some vertebrate taxa demonstrates sensitivity to wavelengths outside the human-visible range (Bowmaker, 2008). In particular, ultraviolet (UV, 300-400 nm) vision occurs in some birds, fishes, amphibians and reptiles. Recent studies have demonstrated that UV visual signals are also involved in species recognition, mate choice and/or intra-sexual competition (Andersson & Amundsen, 1997; Bajer *et al.*, 2010; Rick & Bakker, 2008; Rick, Modarressie & Bakker, 2006; Secondi, Lepetz & Théry, 2012; Siebeck *et al.*, 2010; Vedder *et al.*, 2010; Whiting *et al.*, 2006). In particular, human visible and UV colours are both important in lizards because their visual capacity extends into the UV domain (Fleishman, Loew & Whiting, 2011). A description of inter-individual variation in body colouration including UV reflectance is thus an important step towards a better understanding of the function of colour variability. Social interactions, and therefore the costs and benefits of visual signalling, depend on age, sex and individual quality (Andersson, 1994; Bradbury & Vehrencamp, 2011). We therefore examined variation in ventral coloration in the common lizard *Zootoca (Lacerta) vivipara* (Squamata: Lacertidae; Von Jacquin, 1787) between age classes and sexes. We also included body size and body condition in our analyses, which are two traits potentially related to individual quality (Fitze *et al.*, 2008). In lizards, the conspicuous skin colouration results mainly from the combined properties of carotenoid and/or pteridine pigments located inside xanthophores, of crystalline platelets from iridophores that reflect light and produce structural colours, and a basal dark layer of melanophores (Macedonia *et al.*, 2000). In the common lizard, ventral colouration involves both structural (UV) and carotenoid-based (yellow-red) colours (Fitze *et al.*, 2009). The carotenoid-based colouration describes a continuum from pale yellow to dark red and is influenced by environmental factors (Cote *et al.*, 2008). This ornamentation is a sexually selected trait (Fitze *et al.*, 2009; Vercken *et al.*, 2007) and plays a role in mate recognition (Bauwens, 1987), intra-sexual competition among females (Vercken & Clobert, 2008), and female mate choice (Fitze PS, personal communication). However, previous studies in the common lizard did not account for inter-individual variability of the UV component of colouration.

Sex and age are major sources of variation in colouration among vertebrates. Males typically exhibit more elaborate colouration than females, a difference traditionally thought to result from sexual selection (Andersson, 1994). Sexual dichromatism has now been quantified taking into account the contribution of UV component in many vertebrate species, including squamate reptiles (Andersson, Örnborg & Andersson, 1998; Cuthill *et al.*, 1999; Font, Pérez I De Lanuza & Sampedro, 2009; Murphy & Pham, 2012; Stuart-Fox & Ord, 2004). Furthermore, it is often the case that colouration is less elaborate in younger or sexually immature individuals, but age differences in UV signals are rarely examined (Freeman-Gallant *et al.*, 2010; Hill, 1996; Siefferman, Hill & Dobson, 2005). In blue tits,

Parus caeruleus, older birds of both sexes display more UV, more chromatic and brighter crown colouration than yearlings (Delhey and Kempenaers 2006). According to the status-signalling hypothesis (Lyon & Montgomerie, 1986), the less elaborate colouration of yearlings might be an advantage to avoid aggression by old individuals. In lizards, even fewer studies investigated differences in colouration between age classes, apart for investigations of the anti-predatory effect of the bright tail colouration observed in juveniles of some species (Carretero, 2002; Hawlena *et al.*, 2006). Age-related variation in the UV domain has not been tested so far to our knowledge. Thus, a first aim of this article was to quantify sex- and age-related variation in ventral coloration including the UV component.

Elaborate visual signals may be costly to produce and are therefore expected to convey reliable information on the quality of the signaller (Grafen, 1990; Johnstone, 1995). Traditionally, carotenoid pigmentation was considered as an ideal model of condition-dependent signalling since carotenoids are acquired solely through the diet and allocated between colour traits and physiological functions such as the immune response and antioxidants (Endler, 1983; Hill, 2006). Our recent studies in common lizards (Cote *et al.*, 2008; Fitze *et al.*, 2009) supported this hypothesis by showing that body size was correlated with chroma and hue, measured by Endler's hue score (Endler, 1990). In addition, Fitze *et al.* (2009) found that hue was correlated with carotenoid concentration in the skin. However, available evidence now suggests that structural, UV coloration can also be costly to produce (Senar, 2006), and that structural colouration may be correlated with individual quality or health components, including nutritional condition and immune capacity (Doucet, 2002; Keyser & Hill, 2000; Martín & López, 2009; Mólnar *et al.*, 2012). When colouration involves multiple signals, however, it is important to account for potential interference and correlation between colour traits in the analysis of condition-dependence. For example, carotenoid pigmented surface of the skin can reduce skin reflectance in the UV domain (Mougeot *et al.*, 2007). Thus, our second aim here is to lead a preliminary study to evaluate condition-dependence for ventral coloration as a whole in common lizards.

MATERIAL AND METHODS

STUDY SPECIES

The common lizard, *Zootoca (Lacerta) vivipara*, is a small lacertid distributed across Eurasia. In our capture sites (southern France), females are viviparous, sexual maturity is attained at two years of age and mating takes place in May (Bauwens, 1987; Vercken *et al.*, 2007). Growth is continuous throughout life. This species is characterised by a brownish dorsal and lateral colouration, and a non-nuptial, bright ventral colouration. Males present a permanent yellow-red ventral colouration interspersed with black spots, whereas the colouration in females varies from cream to orange with few dark spots from the throat to the tail (Bauwens, 1987; Vercken *et al.*, 2007). The quantity of black spots increases with age (unpub. data). This conspicuous ventral colouration is concealed to avian and most mammalian predators but can be used as a signal during behavioural

displays (Stuart-Fox & Ord, 2004). Indeed, common lizards signal themselves by pushing up on their front legs and exposing their throat (pers. obs.), such that conspecifics can perceive the throat colour and, to a lesser extent, their abdominal colouration.

CAPTURE AND MORPHOMETRIC MEASUREMENTS

During the two first weeks of July 2008, we captured individuals from nearby habitats in the Mont Lozère area (44°30'N, 3°45'E) located in southern France (capture permit no. 2007-189-005). Animals in moult were excluded from the study. Our sample consisted of 327 individuals including 229 adults (≥ 2 years old, 141 females and 88 males) and 98 yearlings (1 year old and sexually immature, 40 females and 58 males). Sex was determined by eye and by counting the number of scales on both sides of the abdominal median line according to the method of Lecomte, Clobert and Massot (1992). Body size (snout-vent length, SVL) was measured as the distance between the tip of the nose and the posterior edge of the cloaca with a plastic ruler to the nearest mm. Sexual maturity of lizards was estimated from their SVL based on previous studies conducted in the same area (i.e. SVL > 50 mm for males and > 53 mm for females, Massot *et al.*, 1992). SVL was 62.12 ± 4.27 mm (mean $\pm$ standard deviation) for adult females (range = 53 – 73 mm) and 55.44 ± 2.67 mm for adult males (range = 50 – 63 mm). In yearlings, SVL was 46 ± 3.58 mm for females (range = 40 – 53 mm) and 43.53 ± 3.10 mm for males (range = 38 – 50 mm). Additionally, we measured body mass to the nearest mg with an electronic scale. We retained the residuals from a regression of mass versus SVL as a measure of “body condition” in adult males. Body condition was not calculated for adult females, because they were potentially pregnant and the investment in offspring production would affect the estimate of body condition.

COLOURATION ASSESSMENT

Photographic description

We first assessed the spatial distribution of UV reflectance in order to determine the relevant ventral body zones for detailed, quantitative analyses using a spectrophotometer (see next section). We selected a random subset of female and male adult lizards (N = 13 and 9 individuals, respectively). The pattern of ventral colouration of each individual was photographed by placing the animal between a white background and a quartz glass using a digital camera (Nikon D70S, ISO 400) and a prefocused macro lens (Nikon CoastalOpt® 1:4 UV-VIS-IR ApoMicro) that transmits wavelengths between 290 and 1500 nm. Illumination was provided by two incandescent bulbs (25W) and two UVB neon lights. We first took a picture in the human-visible range through a UV-blocking filter (B+W 420), which transmits only wavelengths above 400 nm. A second picture was taken in the UV range through a UV-transmitting filter (B+W 403) with peak transmittance at 360 nm and transmission range from 290 to 410 nm (exposure time of 20 s). The resulting black-and-white photographs (see Figure 1) were used to highlight qualitative differences of colouration between the sexes. Males appeared to be more colourful than females and to

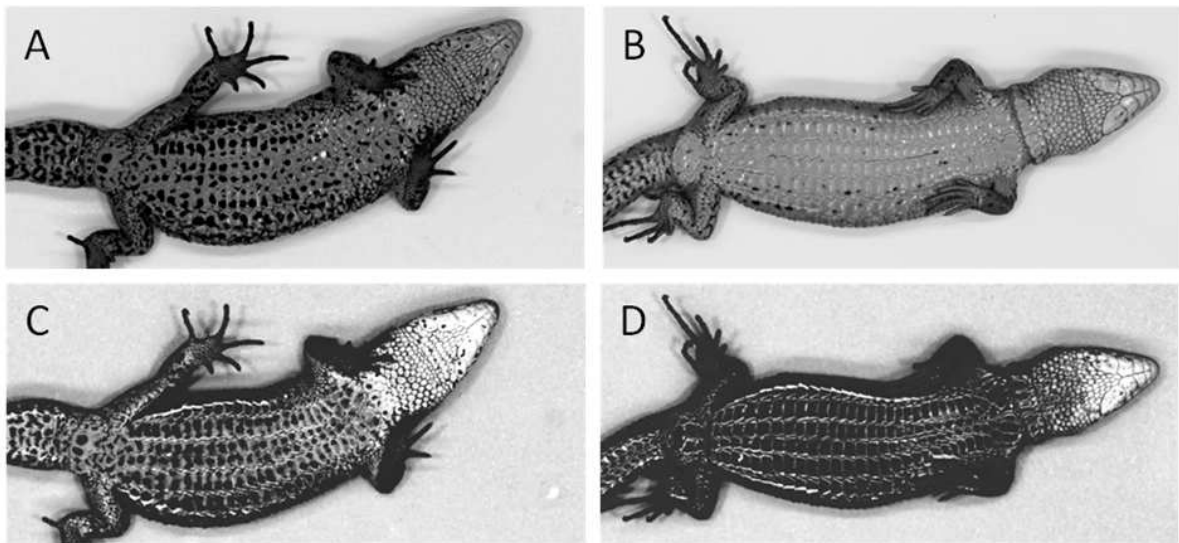


Figure 1. Black-and-white photographs of a representative adult male (A, C) and adult female (B, D) common lizard. Photographs were taken through an UV-blocking filter (A, B) to assess colour in the visible range and through a UV-transmitting filter (C, D) to provide an estimate of colour in the UV range. In the latter case, white body areas correspond to areas of higher UV reflectance.

display a stronger UV reflectance on the throat from the tip of the nose to the neck and, to a lesser extent, from the neck to the cloaca (Figure 1). In females, UV reflectance appeared to be particularly strong on the throat around the sub-maxillary area, but much lower on the chest and belly (see Figure 1). Males also appeared to have more black spots than females, especially on the chest (i.e. between the two front legs) and the belly (i.e., between the two pairs of legs). This qualitative approach revealed three body zones where spectral characteristics could potentially differ: the throat, the chest and the belly.

Spectrophotometric measurements

We measured spectral properties in the centre of the throat, chest and belly for all individuals after the breeding season. We used a spectrophotometer (USB2000; Ocean Optics Inc., Dunedin, FL, USA) calibrated between 200 and 850 nm, a Xenon light source (PX-2) covering the range 220-750 nm, and a 400- μ m fibre optic probe (R400-7-UV/VIS, Ocean Optics Inc.). Here, we restrict our analyses to the range 300-700 nm, which includes the broadest range of wavelengths known to be visible to lizards (Fleishman *et al.*, 2011). The end probe in contact with the lizard's skin was bevelled at 45° and the circular reading spot was approximately 1 mm². Reflectance was measured relative to a dark and a white diffusive standard (WS-1, Ocean Optics Inc.). For each lizard, we measured two reflectance spectra for each body zone (see Figure 2). This procedure allowed us to estimate repeatability (Lessells & Boag, 1987), which includes both measurement error and the spatial variability in colour.

Spectrophotometer measurements were performed avoiding black spots as far as possible. However, when a lizard had many ventral black spots, the reflectance measurements could be made partially on these black spots, which could impact the shape of reflectance spectra. To account for this bias, we generated an index of melanic colouration at each body zone that consisted of three levels: no spots (corresponding to 0-

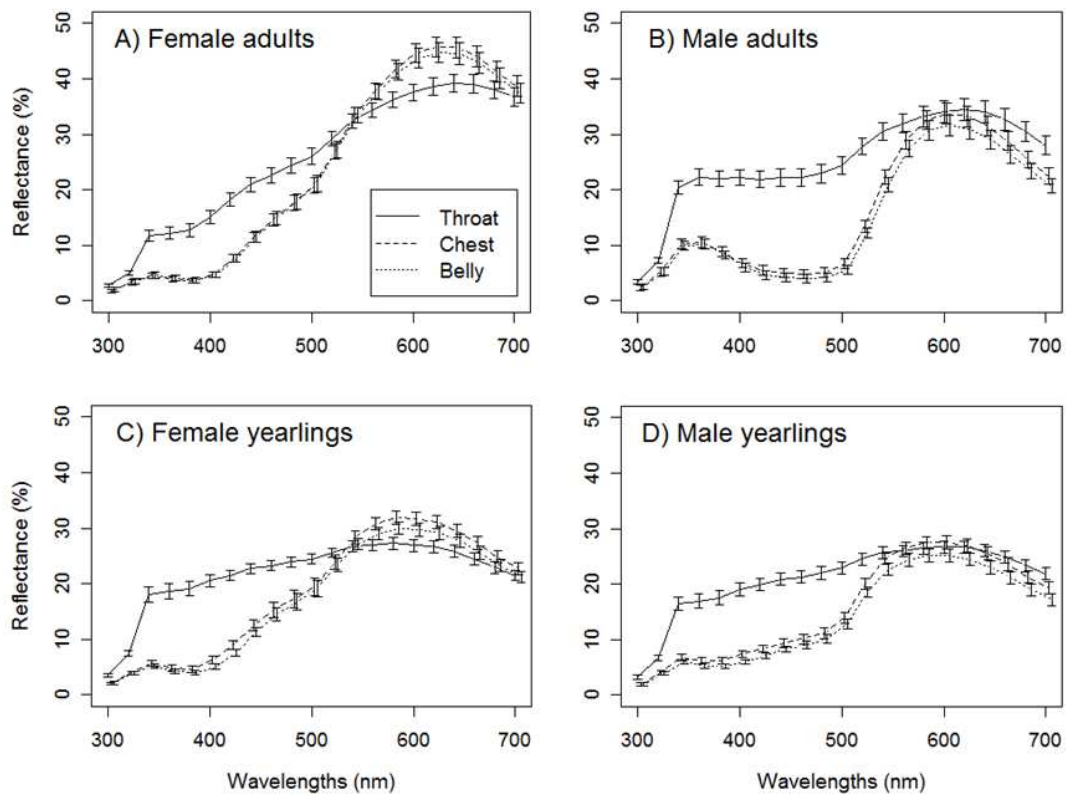


Figure 2. Mean reflectance spectra of common lizards on the throat, chest and belly zones in females and males adults (A and B with respectively $N = 141$ and 88 individuals) as well as in female and male yearlings (C and D with respectively $N = 40$ and 58 individuals). Chest and belly mean spectra were similar and different from the throat mean spectra, irrespective of sex. Errors bars represent the interval of confidence.

2% of coverage according to digital photographs, Meylan *et al.*, unpublished data), some spots (2-10% of coverage) or many spots (>10% of area coverage). We used this melanin index as a covariate in all analyses.

COLOUR DATA ANALYSIS

We imported the reflectance spectra into Avicol software for subsequent analysis (Gomez, 2006). Common lizards' spectra were bimodal with a major peak around 600 nm and a minor peak around 345 nm more or less well marked according the body location (Figure 2). Based on this overall shape and inter-individual variation of spectra (see Figure 2), we estimated one brightness parameter and two parameters describing the saturation and hue of the major peak. Brightness was calculated as the total reflectance over the range 300-700 nm (Doutrelant *et al.*, 2008). Because there is no available formula (see Montgomerie, 2006) that allows an optimal calculation of yellow-red saturation in our spectral data set, we derived a new spectral parameter we named yellow chroma. Yellow chroma was computed by

$$\text{Yellow Chroma} = \frac{R_{\text{max}450-700} - R_{450}}{R_{\text{mean}300-700}}$$

Where, $R_{\max_{450-700}}$ is the maximal reflectance over the range 450-700 nm, R_{450} is the reflectance value at 450 nm and $R_{\text{mean}_{300-700}}$ is the average reflectance over the range 300-700 nm. Hue was calculated as the wavelength at which the slope is maximal in the visible domain (hereafter called VIS hue, e.g. Andersson *et al.*, 1998), because of the lack of a true major peak for some spectra. In addition, we computed two spectral parameters to describe the secondary peak in the UV domain: UV chroma (the proportion of total reflectance in the UV range, Doutrelant *et al.*, 2008) and UV hue (the wavelength of local maximal reflectance between 300 and 400 nm). We did not compute physiological models because visual physiology remains unknown in lacertids (e.g. Fleishman *et al.*, 2011). Spectrophotometer measurements were significantly repeatable ($n = 327$ individuals with two measurements per body zone, for throat: all $r \geq 0.57$ and $p < 0.0001$; for chest: all $r \geq 0.79$ and $p < 0.0001$; and for belly: all $r \geq 0.68$ and $p < 0.000$). Consequently, we averaged the two spectra taken for each body zone. Because colouration can change over time (Delhey, 2006), we conducted a preliminary study to investigate differences in colouration during and after the breeding season in adult males ($N = 12$) and gravid females ($N = 17$). We found weak seasonal changes in colouration after mating relative to the variation observed between age and sex classes, but consistent interindividual variation during this period (see supplementary information for details).

STATISTICAL METHODS

Spectral data were analysed in two ways with R 2.13.1 software (R Development Core Team, 2011). First, in separate analyses, we assessed the variation of each spectral parameter between sexes, age classes (yearling or adult) and body zones (throat, chest or belly) using the linear mixed-effect (*lme*) procedure with measurements nested within individuals as implemented in the *nlme* package. We included the melanin index as a covariate in these analyses. Because the effect of body zone was always significant and the features of chest and belly spectra were statistically indistinguishable (see Figure 2), we analyzed a saturated model (3 body zones), a model pooling spectra from the chest and belly (2 body zones) and a null model (no differences between body zones). We found the highest support for the second model for all parameters (results not shown) and hence chest and belly data were pooled for all following analyses. We subsequently performed Student's t-tests to quantify sex and age differences on data from the throat, and from the chest and belly region (CBR) (Shapiro-Wilks test for normality, all parameters with $p > 0.1$).

Significant correlations existed between most of the spectral parameters (see Table S2 in supplementary information). Thus, we chose to summarise our spectral data using a principal component analysis (PCA, Cuthill *et al.*, 1999; Endler, 1990) with the *dudi.pca* procedure implemented in the *Ade4* package. Given the results of our independent analyses of each spectral parameter (see below) and our prime interest of dimorphism among sexually mature animals, we ran one PCA on adult spectral data for the throat, and another PCA for the CBR data (5 variables in each case). To determine how many axes represent significant variation with respect to the original data, we referred to the method proposed

Table 1 Results of univariate analyses for each colour trait

Factors	Brightness		VIS hue		Yellow chroma	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
age	7600	<0001	881	0003	502139	<0001
sex	8650	<0001	6152	<0001	17402	<0001
zone	36712	<0001	932	0001	2902	<0001
melanin	965	0002	035	055	026	061
Age × sex	760	0006	128	026	042	052
Age × zone	040	053	352	003	421	0015
Sex × zone	10832	<0001	635	001	12112	<0001
Age × sex × zone	2377	<0001	048	049	3580	<0001

Factors	UV hue		UV chroma	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
age	1040	0001	6414	<0001
sex	18110	<0001	72575	<0001
zone	87820	<0001	218480	<0001
melanin	310	008	475	003
Age × sex	2650	<0001	17978	<0001
Age × zone	240	012	14144	<0001
Sex × zone	18600	<0001	3725	<0001
Age × sex × zone	1630	<0001	1569	<0001

Best models explaining the colour traits variation after a backward procedure of factors selection from the full model ‘y ~ age*sex*zone +melanin’

by Kaiser (1960, only eigenvalues at least equal to one are retained). We then extracted the absolute contributions of the decomposition of inertia for each axe with the *inertia.pca* procedure implemented in the *Ade4* package and interpreted only spectral parameters whose contribution exceeded the average contribution. We used the PC scores in a linear model (*lm* procedure) to analyse sexual differences on the throat and CBR (Venable & Ripley, 1999) including melanin index as a covariate. In addition, a *k*-nearest classification method was used to test whether the PC scores allow sex discrimination using the *IBk* procedure implemented in *RWeka* package (Hornik, Buchta & Zeileis, 2009). Finally, to evaluate condition-dependence of total colouration in adults, we ran separate PCAs for each sex and body region. For each of these analyses, we then regressed the PC scores against SVL. In addition, we analysed the correlation between the PC scores and body condition in males. All statistical analyses started with a full model including all explanatory variables and the best model was chosen by backward elimination of non-significant terms using ANOVA procedures.

RESULTS

The amount of melanin influenced brightness and UV chroma (proportion of UV reflectance, Table 1). Four of the five spectral parameters, the exception is VIS hue, depended on a significant, three-way interaction between body zone (throat versus CBR), sex and age class (see Figure 3, Table 1). Overall, animals displayed a higher brightness, a higher UV hue (UV peak closer to 400 nm) and a higher proportion of UV reflectance on the throat than on the CBR (Figure 3). In contrast, CBR coloration was redder (higher VIS

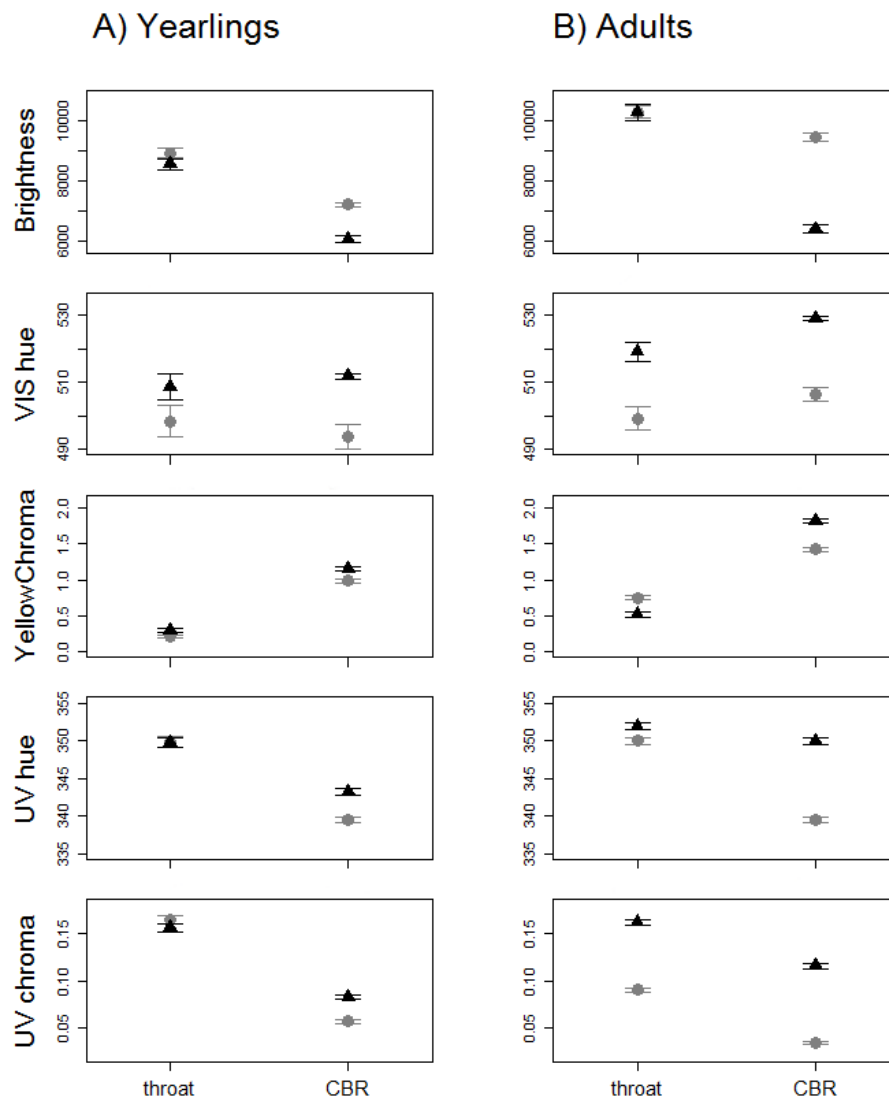


Figure 3. Average spectral parameters of A) yearlings and B) adults on the throat and chest and belly region (CBR) in females (grey circles) and males (black triangles). Errors bars represent the standard error of the mean.

hue) and more intense (higher yellow chroma) in adults. Yearlings CBR spectral parameters did not exhibit this pattern (Figure 3).

AGE EFFECTS

Age-related variation of body colouration existed between sexes and body zones (Table 1 and 2). Adults had higher values for brightness and yellow chroma relative to yearlings. This age difference is especially strong on the CBR for brightness in females and chroma in males (Table 2, Figure 3). VIS hue increased with age more strongly on the CBR than on the throat, and UV hue was significantly higher (less UV-shifted) in adults than in yearlings for males, but not for females. In addition, the proportion of UV reflectance did not change significantly with age in males on the throat, it increased with age in males on the CBR, but it decreased with age on throat and CBR for females (Table 2, Figure 2 and 3).

Table 2. Differences in spectral parameters of colour reflectance spectra between yearlings and adults for (a) the throat and (b) the CBR in females and males.

		Females			Males		
		<i>df</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
(a) Throat	Brightness	17458	-521	<0001	14021	-523	<0001
	VIS hue	8860	-014	089	11372	-211	0037
	Yellow chroma	17456	-1351	<0001	14114	-475	<0001
	UV hue	7613	-023	082	11721	-309	<0001
	UV chroma	6654	1335	<0001	11065	-129	020
(b) CBR	Brightness	17076	-1021	<0001	14229	-346	<0001
	VIS hue	6008	-234	0023	12757	-1188	<0001
	Yellow chroma	7792	-780	<0001	14098	-1467	<0001
	UV hue	8914	-024	081	12679	-726	<0001
	UV chroma	6152	1306	<0001	14014	-682	<0001

Bold positive *t*-value corresponds to a mean higher in yearlings than in adults.

SEXUAL DIFFERENCES

All spectral parameters were influenced by sex but with some differences according to age and body zone (Table 1, Figure 3). Males were duller than females on CBR but not on the throat, and this sexual difference was stronger in adults than in yearlings (Table 3, Figure 3). In yearlings, yellow chroma was significantly higher in males than in females. The relationship is the same for the adults' CBR but reversed for the adults' throat: females had a more yellow-red saturated throat colouration than males. VIS hue and UV components presented the same classical pattern; males were redder and had less UV-shifted (higher hue) and stronger proportion of UV reflectance than females, except for throat data in yearlings (Table 3, Figure 3).

Table 3. Differences in spectral parameters of colour reflectance spectra between females and males for (a) the throat and (b) the CBR in yearlings and adults.

		Yearlings			Adults		
		<i>df</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
(a) Throat	Brightness	954	161	011	1903	-008	093
	VIS hue	844	-163	011	2268	-424	<0001
	Yellow chroma	960	-263	001	2041	473	<0001
	UV hue	828	007	095	2196	-309	0002
	UV chroma	797	140	017	2186	-1875	<0001
(b) CBR	Brightness	959	516	<0001	1965	838	<0001
	VIS hue	498	-329	0002	2075	-808	<0001
	Yellow chroma	721	-301	0003	2076	-884	<0001
	UV hue	960	-366	<0001	1716	-1337	<0001
	UV chroma	870	-387	<0001	1420	-2703	<0001

Bold positive *t*-value corresponds to a mean significantly higher in females than in males.

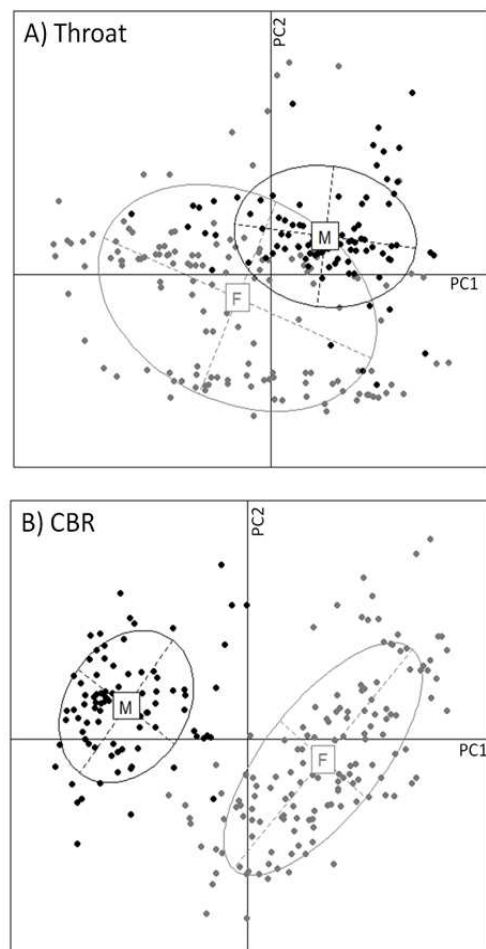
Table 4. Scores and contribution of colour traits for each axis resulting from PCA applied to throat and CBR (chest and belly region) data for (1) adult individuals of sexes, (2) adult females and (3) adult males .

	(1) Adults		(2) Adult females		(3) Adult males		
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	PC3
Throat							
Eigenvalue	206	113	243	109	148	137	1
Variance (%)	4115	2265	4855	2188	2966	2737	2001
Loadings							
Brightness	051	-003	059	-045	-074	03	-012
VIS hue	-006	096	-034	-083	-03	017	092
Yellow chroma	-086	016	-09	-011	055	063	025
UV hue	067	-014	067	026	-067	049	-019
UV chroma	078	039	084	-035	-032	-079	023
Chest and belly							
Eigenvalue	268	104	202	128	097	091	015
Variance (%)	5355	2077	4039	2558	1944	3812	2508
Loadings							
Brightness	071	001	06	057	026	-065	-051
VIS hue	-071	-047	-062	072	-014	028	-08
Yellow chroma	-077	-053	-089	03	-009	088	-01
UV hue	-074	052	032	-001	-094	027	-057
UV chroma	-073	051	062	059	-004	-075	-017

Bold values are traits with a significant loading (see Materials and Methods).

The principal component analysis of adult colouration resulted in two major axes that accounted for 63.80% of the variance in throat and 77.32% of the variation in CBR (Table 4.1). For throat data, the first principal component (PC1) had strong positive loadings for UV chroma and UV hue, and negative loadings for yellow chroma. The second principal component (PC2) was associated with variation in VIS hue. The mean PC score for males and females differed along PC axes 1 and 2 (PC1: $F_{1,227} = 61.66$, $p < 0.001$; PC2: $F_{1,227} = 46.31$, $p < 0.001$). Males and females exhibited substantial overlap along PC axes 1

Figure 4. Representation of A) throat and B) CBR spectral parameters of adult individuals in a plot of the two first principal components (PC1 and PC2). Grey and black ellipses correspond to the female and male inertia ellipses centred on the means, respectively. Their width and height are given by the variances, and the covariance sets the slope of the main axis of the ellipse. Loadings for each PC are described in Table 4.



and 2, which suggests low discrimination between the sexes (Figure 4A). Indeed, the k-means cluster analysis of throat data resulted in males and females being misclassified with an error rate of $20.52 \pm 0.23\%$ ($k = 6$). The throat colouration of males was, on average, paler but redder, richer in UV and less UV-shifted (high hue) than those of females (Figure 4A).

The PC analysis based on the CBR data resulted in the first axis with positive loadings for brightness but negative loadings for VIS hue, yellow chroma, UV hue and UV chroma (Table 4.1). In contrast, PC2 had positive loadings for UV hue and UV chroma, and negative loadings for VIS hue and yellow chroma. Both PC scores were significantly different between the sexes (PC1: $F_{1, 227} = 595.9$, $p < 0.001$; PC2: $F_{1, 227} = 31.47$, $p < 0.001$). The sexes were clearly separated in a plot of the PC 1 versus PC 2 (Figure 4B). This is highlighted by the results from the k-means cluster analysis, in which the proportion of individuals misclassified was only $0.44 \pm 0.02\%$ ($k=5$). Males had a duller, less UV-shift (higher hue) and more UV-chromatic CBR colouration than females (Figure 4B).

BODY SIZE AND CONDITION EFFECTS

The analyses of intra-sexual variation in adults highlighted significant relationships between coloration and morphological traits. In females, a principal component analysis on female throat colouration resulted in two axes accounting for 70.43% of the total variance (Table 4.2). PC2, associated with variation in VIS hue, showed a significant negative correlation with SVL, but not PC1 (regression, PC1: $F_{1, 139} = 0.76$, $p = 0.38$; PC2: $slope = -0.047 \pm 0.02$, $F_{1, 139} = 5.38$, $p = 0.022$). Three principal components axes accounted for 85.41% of the total variation in female CBR colouration. PC1 described variation in yellow chroma and was positively correlated with SVL, but not the two other axes (PC1: $slope = 0.097 \pm 0.027$, $F_{1, 139} = 12.76$, $p < 0.001$; PC2: $F_{1, 139} = 1.17$, $p = 0.28$; PC3: $F_{1, 139} = 2.62$, $p = 0.11$). Large females had a yellower throat (spectral peak in shorter wavelengths) and a more intense yellow-red belly coloration than small females.

In males, the principal component analysis performed on data from the throat required three axes to explain 77.04% of the variation (Table 4.3). No relationships were found between PC1 or PC3 and SVL or body condition (regression between PC1 and SVL: $F_{1, 85} = 0.06$, $p = 0.80$; PC1 and body condition: $F_{1, 85} = 0.23$, $p = 0.64$; PC3 and SVL: $F_{1, 85} = 1.03$, $p = 0.31$; PC3 and body condition: $F_{1, 85} = 0.08$, $p = 0.77$). However, PC2, which had large positive loadings for yellow chroma and negative loadings for UV chroma, was negatively correlated with SVL ($slope = -0.12 \pm 0.05$; $F_{1, 86} = 6.45$, $p = 0.013$), but not with body condition ($F_{1, 85} = 3.17$, $p = 0.08$). In other words, the throats of large males reflected more UV, but displayed a paler yellow-red colouration. For the CBR, the two first principal components accounted for 63.20% of the variation in male colouration (Table 4.3). PC1 had a large positive loading for yellow chroma and negative loadings for brightness and UV chroma. This axis is significantly negatively correlated with body condition ($slope = -2.85 \pm 1.28$, $F_{1, 86} = 4.94$, $p = 0.029$), but not with SVL ($F_{1, 85} = 0.81$, $p = 0.37$). PC2, which had large, negative loadings associated with variation in brightness, VIS

hue and UV hue, was positively correlated with body condition ($slope = 2.13 \pm 1.05$, $F_{1, 86} = 4.15$, $p = 0.045$), but not with SVL ($F_{1, 85} = 0.30$, $p = 0.58$). Thus, males with a higher condition index had brighter, paler red, more UV rich and less UV shifted (high hue) ventral spectra.

DISCUSSION

In addition to previous investigations of inter-individual variation in a carotenoid-based component of colouration (Cote *et al.*, 2008; Fitze *et al.*, 2009), our study demonstrates that ultraviolet components also contribute to generate substantial intra-specific variation in ventral colouration. Based on photographs and spectrophotometric analyses, we found two distinct ventral patches with contrasted spectral characteristics. The throat area was characterised by a brighter, paler and yellower colouration with a strong UV component (up to 20% of the total reflectance). The chest and belly region (CBR) was characterised by a more intense and redder colouration with lower UV reflectance. These differences between the throat and CBR colouration, especially in adults, suggest that these ventral regions are affected by different selective pressures. During behaviours such as push-up displays (pers. obs.), the throat is the most visible ventral surface for conspecifics as well as for certain predators like snakes and terrestrial mammals. Thus, the throat might be subjected to stronger natural and sexual selection than the CBR (Cooper & Greenberg, 1992; Stuart-Fox & Ord, 2004), and both regions might be involved in different social contexts.

In adult common lizards, the hue of the skin as measured by Endler's hue score (Endler, 1990), is an index of the total carotenoid concentration (Fitze *et al.* 2009). Here, we found significant correlations between UV and human visible components of ventral colouration, which suggests the difficulty to tease apart structural and pigmentary components. The proportion of UV reflectance (UV chroma) was negatively correlated with yellow chroma (colour purity), especially on the throat, where this relationship explained most of the variation in spectral shape parameters (in females: PC1, 48.55%; in males: PC2, 27.37%). On the CBR, UV chroma also negatively correlated with brightness and VIS hue. Experimental removal of the red epidermis of the combs in male grouse *Lagopus lagopus scoticus*, revealed that carotenoid pigmentation in the epidermis absorbs light between 300-500 nm and thus decreases UV reflectance by the dermis (Mougeot *et al.* 2007). In our study on the common lizard, absorption of light by carotenoid pigments of superficial skin layers may also interfere with UV reflectance by platelets of iridophores located in lower skin layers.

AGE-RELATED VARIATION

Our analyses revealed significant age differences in colouration. Adult common lizards displayed more chromatic (i.e. higher VIS hue and yellow chroma) and less bright colours, especially on chest and belly, than yearlings. These results may indicate stronger selection for crypsis in yearlings in order to decrease predation risk and to avoid harassment by adult

(reviewed in Hawkins, Hill & Mercadante, 2012); dull colouration may be a reliable signal of subordination in younger individuals (Lyon & Montgomerie, 1986). In this line, previous works in birds found that older individuals displayed more UV (lower hue, higher UV chroma) coloration than yearlings (Delhey & Kempenaers, 2006; Johnsen *et al.*, 2001). In contrast, in the common lizard, a bright UV component of colouration occurred in yearlings of both sexes and UV chroma remained similarly high in adult males, while it decreased significantly in adult females. The significant UV reflectance in yearlings indicates that structural components of colouration could play a signalling role prior to reproduction as may occur during competition for space and food (Tringali & Bowman, 2012). The loss of UV reflectance in adult females is, to our knowledge, the first report of such a phenomenon of colour development in vertebrates.

Different scenarios could explain why and how age-related variation in UV components of colour occurs. First, sexual maturity in females involves a substantial energetic investment in gonad development and vitellogenesis (Bleu *et al.*, 2012), that may occur at the expense of maintenance of structural components. Repeated colour measurements performed after mating until oviposition indicated a slight, yet significant decrease of the proportion of UV reflectance throughout gestation (mean decrease of 1% for UV chroma). This could contribute to the observed difference between yearlings and adult females measured after egg laying (mean difference of 7.4%). Second, because bright colouration is potentially costly in terms of survival (Johnstone, 1995), a low UV reflectance in adult females could also be a strategy to avoid detection by predators. Third, the maintenance of a strong UV component in males could be promoted by sexual selection if UV components act as a marker of social aggressiveness or fighting ability against other males (Bajer *et al.*, 2011; Stapley & Whiting, 2006). These hypotheses can be evaluated by collecting repeated colouration data during the reproductive lifespan of adults and by testing for the relationship between UV colouration and sexual behaviours.

SEXUAL DICHROMATISM

Our results demonstrate further that male and female common lizards significantly differed in their spectral characteristics on the throat and chest and belly. In yearlings, sexual differences occurred on the CBR with males having more chromatic colouration, but a lower brightness. In adults, differences between the sexes increased on the CBR; some sexual differences also appeared on the throat where colouration was paler, but redder, richer in UV and less UV-shifted (high UV hue) in males. These results suggest a difference in the onset of sexual dichromatism on different regions of the body. Sexual dichromatism develops precociously on the chest and belly (before the age of one year) and later on the throat. In adults, differences in the colour features of the throat did not allow to discriminate males from females, whereas sexes were clearly distinguishable by the spectral characteristics of the chest and belly, as found in water dragons (Cuervo & Shine, 2007). Altogether, these data suggest that carotenoid-based and UV components of colouration could play a role in sexual selection. Previous studies have already shown that yellow-red ventral ornament is involved in female contest competition and mate choice in

the common lizard (Vercken & Clobert, 2008; Fitze PS, pers. comm.). Moreover, previous works in other lizards demonstrated that UV components can play a role during mate choice and male-male contests (Lebas & Marshall, 2001; Martín & López, 2009; Stapley & Whiting, 2006). For instance, male green lizards, *Lacerta viridis*, with reduced UV components are less preferred by females (Bajer *et al.*, 2010) and have a higher likelihood to lose a fight against another male (Bajer *et al.*, 2011). Such a link between UV components of colour and sexual behaviours remains to be established in the common lizard.

BODY SIZE AND CONDITION EFFECTS

We finally tested whether differences in colouration among adults could be explained by differences in body size within each sex or by differences in body condition in males. Large body size in adults is indicative of both older age and faster growth early in life (Le Galliard, Marquis & Massot, 2010), whereas a higher body condition for males is indicative of greater body reserves and a larger head size (Le Galliard, unpublished data). Body size is also an important determinant of social dominance and mate choice in the common lizard (Richard *et al.*, 2005). In females, we found that larger individuals had a yellower throat (lower VIS hue) and a more saturated CBR coloration (higher yellow chroma) as found by Cote *et al.* (2008), even though spectral purity was calculated differently. In males, we found that larger lizards had a less saturated (weaker yellow chroma), but relatively richer UV (stronger UV chroma) and less UV-shifted (higher UV hue) throat coloration. In addition, body condition in males correlated with colour parameters of the chest and belly: males with a higher condition index had brighter, paler red (lower yellow chroma and higher VIS hue), more UV rich and less UV-shifted ventral spectra. Thus, colouration of males on the throat and colouration of females was related to body size even if different spectral parameters and relationships were involved (see also Calsbeek, Hasselquist & Clobert, 2010; Runemark & Svensson, 2012; Stuart-Fox & Ord, 2004). Moreover, colouration on the chest and belly was related to body condition in males. This suggests that colouration may provide different cues depending on the body location and that the same cue can be conveyed by different colour traits depending on the sex of the signaller. These results can be interpreted in the light of the multiple signals hypothesis where different visual signals indicate individual quality in males and females and thus, reinforce the reliability of signals in social context (Hamilton & Sullivan, 2005; Møller & Pomiankowski, 1993; Rowe, 1999).

In summary, we found that structural and pigmentary components of ventral colouration contribute to sexual dimorphism in the common lizard *Zootoca vivipara*, and vary according to age, body size and condition of the signaller as well as the body location. Given the strong age-dependent variation observed here but our limited understanding of ontogenic mechanisms, our results emphasize the need for studies of the development of structural components of colouration and for investigations of visual communication in immature animals.

ACKNOWLEDGMENTS

We are very grateful to Marianne Mugabo who kindly shared data and to Donald Miles for the linguistic revision of the manuscript. We also thank the three anonymous reviewers for their helpful comments on a previous version. This research was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and an Agence National de la Recherche (ANR) grant (07-JCJC-0120) to J.F.L.G. Authorization no. 2007-189-005 allowed us to capture wild animals for this study.

REFERENCES

- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press.: Princeton, NJ.
- Andersson S, Amundsen T. 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 264: 1587-1591.
- Andersson S, Örnborg J, Andersson M. 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 265: 445-450.
- Bajer K, Mólnar O, 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.
- Bajer K, Mólnar O, Török J, Herczeg G. 2011. Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biology Letters* 7: 866-868.
- Bauwens D. 1987. Sex recognition by males of the lizard *Lacerta vivipara*: an introductory study. *Amphibia - Reptilia* 8: 49-57.
- Bleu J, Massot M, Haussy C, Meylan S. 2012. Experimental litter size reduction reveals costs of gestation and delayed effects on offspring in a viviparous lizard. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 279: 489-498.
- Bowmaker JK. 2008. Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision research* 48: 2022-2041.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL. 2011. Principles of animal communication, second edition. Sinauer Associates.
- Calsbeek B, Hasselquist D, Clobert J. 2010. Multivariate phenotypes and the potential for alternative phenotypic optima in wall lizard (*Podarcis muralis*) ventral colour morphs. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1138-1147.
- Carretero MA. 2002. Sources of colour pattern variation in Mediterranean *Psammmodromus algirus*. *Netherlands Journal of Zoology* 52: 43-60.
- Cooper WEJ, Greenberg N. 1992. Reptilian coloration and behavior. In: Gans C and Crews D, eds. *Biology of the Reptilia*. Chicago: Univ. of Chicago Press. 298-422.
- Cote J, Le Galliard JF, Rossi JM, Fitze PS. 2008. Environmentally induced changes in carotenoid-based coloration of female lizards: a comment on Vercken et al. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1165-1172; discussion 1160-1164.
- Cuervo JJ, Shine R. 2007. Hues of a dragon's belly: morphological correlates of ventral coloration in water dragons. *Journal of Zoology* 273: 298-304.
- Cuthill IC, Bennett ATD, Partridge JC, Maier EJ. 1999. Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *The American Naturalist* 153: 183-200.

- Delhey K. 2006. Seasonal changes in blue tit crown color: do they signal individual quality? *Behavioral Ecology* 17: 790-798.
- Delhey K, Kempenaers B. 2006. Age differences in blue tit *Parus caeruleus* plumage colour: within-individual changes or colour-biased survival? *Journal of Avian Biology* 37: 339-348.
- Doucet SM. 2002. Structural plumage coloration, male body size, and condition in the blue-black grassquit. *The condor* 104: 30-38.
- Doutrelant C, Grégoire a, Grnac N, Gomez D, Lambrechts MM, Perret P. 2008. Female coloration indicates female reproductive capacity in blue tits. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 226-233.
- Endler JA. 1983. Natural and sexual selection on color patterns in Poeciliid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 9: 173-190.
- Endler JA. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 315-352.
- Endler JA. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist* 139: S125-S153.
- Fitze PS, Cote J, Martinez-Rica JP, Clobert J. 2008. Determinants of male fitness: disentangling intra- and inter-sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 246-255.
- Fitze PS, Cote J, San-Jose LM, Meylan S, Isaksson C, Andersson S, Rossi J-M, Clobert J. 2009. Carotenoid-based colours reflect the stress response in the common lizard. *PloS one* 4: e5111-e5111.
- Fleishman LJ, Loew ER, Whiting MJ. 2011. High sensitivity to short wavelengths in a lizard and implications for understanding the evolution of visual systems in lizards. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 278: 2891-2899.
- 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: 766-780.
- Freeman-Gallant CR, Taff CC, Morin DF, Dunn PO, Whittingham LA, Tsang SM. 2010. Sexual selection, multiple male ornaments, and age- and condition-dependent signaling in the common yellowthroat. *Evolution* 64: 1007-1017.
- Gomez D. 2006. AVICOL, a program to analyse spectrometric data. Last update October 2011. Free executable available at <http://sites.google.com/site/avicolprogram/> or from the author at dodogomez@yahoo.fr.
- Grafen A. 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144: 517-546.
- Hamilton PS, Sullivan BK. 2005. Female mate attraction in ornate tree lizards, *Urosaurus ornatus*: a multivariate analysis. *Animal behaviour* 69: 219-224.
- Hawkins GL, Hill GE, Mercadante A. 2012. Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*: 257-274.
- Hawlana D, Bochnick R, Abramsky Z, Bouskila A. 2006. Blue tail and striped body: why do lizards change their infant costume when growing up? *Behavioral Ecology* 17: 889-896.
- Hill GE. 1996. Subadult plumage in the house finch and tests of models for the evolution of delayed plumage maturation. *The Auk* 113: 858-874.
- Hill GE. 2006. Environmental regulation of ornamental coloration. In: Hill GE and McGraw KJ, eds. *Bird coloration. Vol I. Mechanisms and measurements*. Cambridge: Harvard University.
- Hornik K, Buchta C, Zeileis A. 2009. Open-source machine learning: R meets Weka. *Computational Statistics* 24: 225-232.

- Johnsen A, Lifjeld JT, Andersson S, Ornborg J, Amundsen T. 2001. Male characteristics and fertilisation success in bluethroats. *Behaviour* 138: 1371-1390.
- Johnstone RA. 1995. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle - Reviewing the evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 70: 1-65.
- Kaiser HF. 1960. The application of electronic-computers to factor-analysis. *Educational and Psychological Measurement* 20: 141-151.
- Keyser AJ, Hill GE. 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology* 11: 202-209.
- Le Galliard J-F, Marquis O, Massot M. 2010. Cohort variation, climate effects and population dynamics in a short-lived lizard. *The Journal of Animal Ecology* 79: 1296-1307.
- Lebas NR, Marshall NJ. 2001. No evidence of female choice for a condition-dependent trait in the agamid lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Behaviour* 138: 965-980.
- Lecomte J, Clobert J, Massot M. 1992. Sex identification in juveniles of *Lacerta vivipara*. *Amphibia-Reptilia*: 21-25.
- Lessells CM, Boag PT. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk* 104: 116-121.
- Lyon BE, Montgomerie RD. 1986. Delayed plumage maturation in passerine birds - reliable signaling by subordinate males. *Evolution* 40: 605-615.
- Macedonia JM, James S, Wittle LW, Clark DL. 2000. Skin pigments and coloration in the jamaican radiation of *Anolis* lizards. *Journal of Herpetology* 34: 99-109.
- 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: 1743-1755.
- Massot M, Clobert J, Pilorge T, Lecomte J, Barbault R. 1992. Density dependence in the common lizard - Demographic consequences of a density manipulation. *Ecology* 73: 1742-1756.
- Møller AP, Pomiankowski A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 167-176.
- Mólnar O, Bajer K, Török J, Herczeg G. 2012. Individual quality and nuptial throat colour in male European green lizards. *Journal of Zoology* 287: 233-239.
- Montgomerie R. 2006. Analyzing colors. In: Hill GE and McGraw KJ, eds. *Bird coloration. Vol I. Mechanisms and measurements*. Cambridge: Harvard University.
- Mougeot F, Martínez-Padilla J, Pérez-Rodríguez L, Bortolotti GR. 2007. Carotenoid-based colouration and ultraviolet reflectance of the sexual ornaments of grouse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 741-751.
- Murphy TG, Pham TT. 2012. Condition and brightness of structural blue-green: motmot tail-racket brightness is related to speed of feather growth in males, but not in females. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 673-681.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (<http://www.R-project.org>).
- Richard M, Lecomte J, De Fraipont M, Clobert J. 2005. Age-specific mating strategies and reproductive senescence. *Molecular Ecology* 14: 3147-3155.
- Rick IP, Bakker TCM. 2008. Males do not see only red: UV wavelengths and male territorial aggression in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Die Naturwissenschaften* 95: 631-638.

- Rick IP, Modarressie R, Bakker TCM. 2006. UV wavelengths affect female mate choice in three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour* 71: 307-313.
- Rowe C. 1999. Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals. *Animal behaviour* 58: 921-931.
- Runemark A, Svensson EI. 2012. Sexual selection as a promoter of population divergence in male phenotypic characters: a study on mainland and islet lizard populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 374-389.
- 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: e30391.
- Senar JC. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. In: E. HG and J. MK, eds. *Bird coloration (volume II): function and evolution*. Cambridge: Harvard University Press. 87–136.
- Siebeck UE, Parker AN, Sprenger D, Mäthger LM, Wallis G. 2010. A species of reef fish that uses ultraviolet patterns for covert face recognition. *Current Biology* 20: 407-410.
- Siefferman L, Hill GE, Dobson FS. 2005. Ornamental plumage coloration and condition are dependent on age in eastern bluebirds *Sialia sialis*. *Journal of Avian Biology* 36: 428-435.
- Stapley J, Whiting MJ. 2006. Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biology Letters* 2: 169-172.
- Stuart-Fox DM, Ord TJ. 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 271: 2249-2255.
- Tringali A, Bowman R. 2012. Plumage reflectance signals dominance in Florida scrub-jay, *Aphelocoma coerulescens*, juveniles. *Animal Behaviour* 84: 1517-1522.
- Vedder O, Schut E, Magrath MJL, Komdeur J. 2010. Ultraviolet crown colouration affects contest outcomes among male blue tits, but only in the absence of prior encounters. *Functional Ecology* 24: 417-425.
- Venable WN, Ripley BD. 1999. *Modern Applied Statistics with S-PLUS*. Springer-Verlag: New York.
- Vercken E, Clobert J. 2008. The role of colour polymorphism in social encounters among female common lizards. *Herpetological Journal* 1: 223-230.
- Vercken E, Massot M, Sinervo B, Clobert J. 2007. Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 221-232.

SUPPLEMENTARY INFORMATION

Tests for seasonal changes over time

We quantified temporal changes in colouration of adults through the breeding season. We excluded moulting individuals from the analysis. Colouration parameters from the throat and chest of 12 adult males were calculated during (April 2007) and after (May 2007) the breeding season and analysed with paired Student's *t*-tests. We also tested if female colouration was altered during the gestation by comparing spectral data from 17 females before copulation (April 2012) and after oviposition (June 2012). To do this, we first captured virgin females and measured their ventral colouration. Each female was presented to several males in the laboratory to ensure mating, and all females were then released in outdoor enclosures. At the end of gestation, females were recaptured and their ventral colouration was quantified again after egg laying. We found that spectral parameter values from the chest were stable over time in both sexes (see Table S1 below), except for females' UV hue that showed very little variation among individuals (Table S1, Figure S1). This was not the case for spectral parameters from the throat. In females, brightness, VIS hue and yellow chroma on the throat did not change significantly through time, but UV hue and chroma were lower after gestation (Figure S1). Yet, inter-individual variation for UV components in females was consistent through time (Table1, Figure S1). In males, brightness, yellow chroma and UV chroma on the throat changed significantly between periods (Table S1). Brightness increased and yellow chroma decreased during spring, and interindividual differences in these two parameters were not consistent (Figure S1), maybe as a result of improved nutritional status of males after mating. UV chroma was higher after the breeding and variation for UV chroma in males was consistent through time. Altogether, these analyses suggest weak seasonal changes in colouration shortly after mating relative to the variation observed between age and sex classes (see below), and mostly consistent interindividual variation during this period.

Table S1. Intra-individual variability in colouration during the breeding season in males and females.

		Throat			Chest		
		<i>r</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Gravid females N=17	Brightness	0.57	0.29	0.78	0.36	1.83	0.08
	VIS hue	0.36	2.03	0.06	0.77	0.69	0.5
	Yellow chroma	0.87	0.34	0.74	0.75	2.14	0.06
	UV hue	0.64	3.96	<0.001	0.38	-4.46	<0.001
	UV chroma	0.81	2.83	0.01	-0.001	0.08	0.94
Males N=12	Brightness	0.15	-4.54	<0.001	0.64	-0.62	0.55
	VIS hue	0.61	0.99	0.35	0.72	0.82	0.43
	Yellow chroma	0.57	2.86	0.02	0.55	0.57	0.58
	UV hue	0.65	0.96	0.35	-0.01	-0.65	0.53
	UV chroma	0.7	-3.02	0.01	0.38	-0.93	0.37

The correlation coefficient (*r*) measures the correlation between measurements taken on the same individual during and after mating, and significant terms are bolded. The significance of the intra-individual change is tested with paired Student *t* tests (*t* value and associated *p* value) against the null hypothesis.

Table S2. Matrix of Pearson correlations between spectral parameters on the throat (in the lower left triangle) and on the CBR (in the upper right triangle) in adult common lizards.

Correlated with	Brightness	VIS hue	Yellow chroma	UV hue	UV chroma
Brightness	1	-0.25*	-0.56*	-0.43*	-0.38*
VIS hue	-0.01*	1	-0.68*	-0.30*	-0.37*
Yellow chroma	-0.30*	0.20*	1	0.32*	0.26*
UV hue	0.18*	-0.08*	-0.41*	1	0.65*
UV chroma	0.20*	0.21*	-0.60*	0.34*	1

Stars represent significant correlations with *p*-value < 0.05.

Manipulation of UV colour reveals context-dependent effects on male-male interactions in lizards

Mélissa Martin^a, Sandrine Meylan^{a, b}, Samuel Perret^c and Jean-François Le Galliard^{a, c}

^a CNRS UMR 7625, Laboratoire Ecologie & Evolution, Université Pierre et Marie Curie, 75005 Paris, France ; ^b ESPE de Paris, Université Sorbonne Paris IV, 75016 Paris, France, ^c CNRS UMS 3194, CEREAP-Ecotron IleDeFrance, Ecole Normale Supérieure, 77140 St Pierre les Nemours, France

Submitted in Behavioral Ecology

SUMMARY

The bright ultraviolet (UV) colouration of males may signal individual quality and thus determine the outcome of male-male contest. However, the role of UV colouration in settling conflicts is still controversial relative to factors such as resident status, familiarity and seasonality. Here, we investigated experimentally whether UV reflectance of the lateral blue spots of male wall lizards (*Podarcis muralis*) interacts with residency and familiarity to influence conflict resolution during and after the breeding season. The UV manipulation did not predict contest outcomes. During the breeding season, the residency status had a dominant effect on agonistic behaviors while UV manipulation influenced submissive behaviors of unfamiliar rivals. After the breeding season, the residency status and the UV manipulation interacted and affected behaviors of both unfamiliar and familiar rivals. In both seasons, the behavioral response of an individual depended on its UV treatment and that of its rival. These results demonstrate that UV colouration acts as a visual signal during the mutual assessment process. However, the limited effects seen during the breeding season and the absence of a correlation with contest outcome indicate that competition for mates play little role in the evolutionary maintenance of this ornament.

Key words: Sexual selection – Male contest – Territorial conflict – Seasonality – Structural colouration – Lizard.

INTRODUCTION

Behavioral conflicts of interest occur when animals attempt to secure access to limited resources such as food, mates, and territories. Theory predicts that selection should favour strategies accurately assessing the probability to win the fight such that opponents may solve conflicts without paying the costs of an escalated fight (see Maynard Smith and Harper, 2003; Searcy and Nowicki, 2005). Thus, contestants could adopt a mutual assessment strategy where rivals assess the opponent's fighting ability (i.e., resource-holding potential, RHP) or aggressiveness (i.e., willingness to escalate) relative to their own in a sequence involving stepwise increase in the intensity and costs of behavioral interactions and increased reliability of information (sequential assessment game, Enquist and Leimar, 1983). In many species, reliable information about the RHP comes first from direct phenotypic cues such as body size (e.g., Olsson, 1992; López and Martín, 2001b; Reichert and Gerhardt, 2011), but coloration and badge of status may also signal RHP (Hurd, 1997; Johnstone and Norris, 1993). Accordingly, fight should be more likely to escalate between individuals with similar intensity of a badge of status (Maynard Smith and Harper, 2003).

Many bird, reptile, and fish species exhibit and perceive structurally-based ultraviolet components of colouration (Siebeck, 2004; Cuthill, 2006; Senar, 2006; Rick and Bakker, 2008; Fleishman et al., 2011). Recent studies suggest that the expression of these structural components may be condition-dependent and may honestly signal the quality of the bearer (McGraw et al., 2002; Hill et al., 2005; Doutrelant et al., 2012). As a matter of fact, there is growing evidence that UV components of colouration signal fighting ability or aggressiveness during male-male competition in birds (Keyser and Hill, 2000; Pryke and Griffith, 2006, and references therein), in lizards (Stapley and Whiting, 2006; Whiting et al., 2006; Bajer et al., 2011) and in fishes (Siebeck, 2004; Rick and Bakker, 2008). In the well studied blue tit (*Cyanistes caeruleus*), recent studies showed that UV crown colouration influences differently contest outcome or aggressive responses depending on the familiarity and on the degree of asymmetry in fighting ability or aggressiveness between opponents (Alonso-Alvarez et al., 2004; Rémy et al., 2010; Vedder et al., 2010), as expected under the badge of status hypothesis (Rohwer, 1975; Maynard Smith and Harper, 2003). However, it is still unclear whether UV signals play a different role during male-male interactions associated with competition for mate during the breeding season, or with competition for food after the breeding season. Appropriate experimental studies that test the role of UV colouration in different social contexts in the same species are therefore needed.

In territorial species, prior residency (automatic owner status of individuals who arrived first in an area) is a major determinant of the outcome of aggressive interactions during territorial intrusions (reviewed in Kokko et al., 2006), including in three species of lizards (López and Martín, 2001b and references therein). Prior residency implied a strong difference in initial motivation to fight and may be used as an arbitrary rule during territorial contests (the prior-resident effect or "bourgeois strategy", see Maynard Smith and Parker, 1976). Alternatively, territory ownership may confer a larger RHP (Hardy, 1998). For example, resident speckled wood butterflies (*Pararge aegeria*) that defend sun spots

territories can reach higher body temperatures than intruders and win contests due to increased fighting ability (Stutt and Willmer, 1998). To date how badge of status interact with residency to influence rival assessment and contest outcome has however been poorly investigated. For instance, none of the previous studies that examined the role of UV coloration in animal contests have controlled for the effects of resident-intruder status.

We investigated the relationship between UV colouration and aggressive interactions in the European wall lizard *Podarcis muralis*, a small diurnal lacertid lizard species commonly found in central and southern Europe. During mating season, it is known that, in this species, there are 2-3 peaks of breeding between April and July (Mou, 1987; Nembrini and Oppliger, 2003), which corresponds to our observations in our study site. Females are polyandrous (Oppliger et al., 2007) and animals of two years old produce 2 clutches per year (middle May and middle June) while, beyond 3 years old, they can produce a third clutch (end of May – middle of July, Barbault and Mou, 1986). These reproductive characteristics should be similar in our study site. Large aggressive males defend territories that do not overlap whereas small males are subordinate and may also defend small territories unoccupied by large males. Home range of females is twice as small as that of males, Edsman, 1990). In our population, we observed male-male pursuits until the middle of September (M Martin and JF Le Galliard, personal observations) suggesting that males maintain territories during the non-breeding season and thus, that the value of a territory is not only related to access to females but also to access to a shelter and food.

Adults (>2 years) of both sexes exhibit three main ventral colour morphs (white, yellow and orange, Sacchi et al., 2007; Galeotti et al., 2010) that are associated with differences in body size and immune defences (Sacchi et al., 2007; Calsbeek et al., 2010), but not with aggressiveness or fighting success (Sacchi et al., 2009). Adult individuals also have blue marginal ventral scales, called blue spots here, which are involved in all intraspecific social interactions (intra- and inter-sexual interactions in all age classes) when lizards present their flanks and perform push-up displays. At our study site, adult males have more blue spots with larger size and brighter colour than

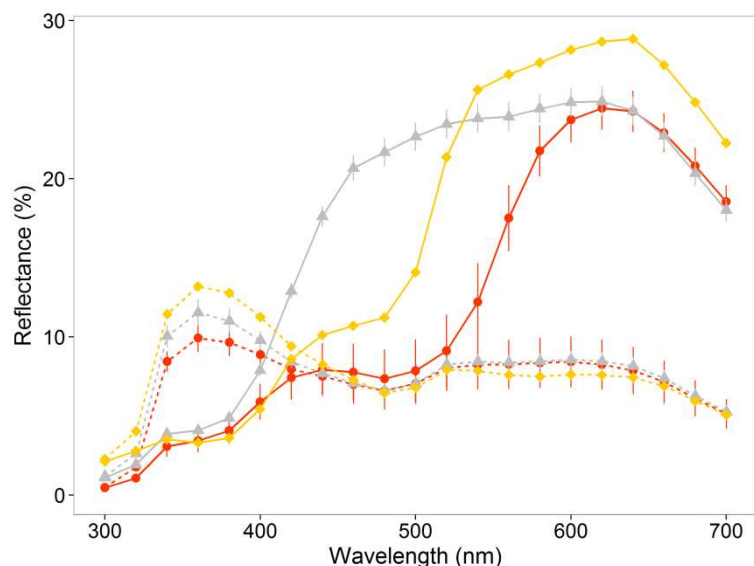


Figure 1. Mean reflectance spectra during the breeding season of orange (orange circle, N=8), white (grey triangle, N=33) and yellow (yellow diamond, N=1) male wall lizards on the belly (solid line) and on blue spots (dashed line) located around the flanks. The standard error around the mean is indicated for orange and white males. Note that the UV reflectance of males during the breeding season is smaller than after the breeding season (see Figure 2).

females and sub-adults (Beatriz Decenci re Ferrandi re, personal observation) suggesting that blue spots are important for males. In our study population, male wall lizards had 3-15 blue spots on each flank that reflect in the UV range (300-400 nm, see Figure 1), and we recently demonstrated that wall lizards possess UV-sensitive cones (Martin, Loew *et al.*, unpublished data). In closely related species, it has been shown that the total number of blue spots (on the two flanks) is positively correlated with the animal's body size and condition (L pez, Mart n and Cuadrado, 2004; Cabido *et al.*, 2008) and the relative proportion of some chemical compounds of femoral secretion (L pez, Amo and Mart n, 2006). In addition, L pez, Mart n and Cuadrado (2004) found that the presence but not the number of blue spots may elicit aggressiveness in *Iberolacerta monticola*.

We investigated whether UV blue spots colouration interacts with residency and familiarity to influence conflict resolution in male-male pairs, during and after the breeding season. To do so, while controlling for direct phenotypic cues known to influence RHP, we staged repeated encounters between resident and intruder males. In the line with the design of previous experiments, we reduced or not the UV reflectance of the intruder in order to test its effect on the resident's behavior. Plus, contrary to earlier experiments, we also manipulated the UV reflectance of the resident in order to investigate the impact of the perception of the resident on the intruder's behaviour and therefore the potential for mutual assessment. We quantified contest outcomes and behavioral strategies to gain insights into fighting abilities and motivation to fight. If UV colouration signals fighting ability or aggressiveness, we expect experimental reduction of UV reflectance to influence contest outcome, agonistic interactions and spatial dominance. If UV signalling is strongly involved in mate competition and is modulated by familiarity, we expect stronger effects during the breeding season and during the first encounters. Finally, if conflict resolution is mediated by an arbitrary convention of prior residency, the residency status of individuals should override the effects of other factors.

MATERIAL AND METHODS

SAMPLING AND MEASUREMENTS

Capture sessions took place in March 2012 and August 2011, i.e. during the breeding and the non-breeding season, respectively. All captured individuals originated from a wild population (CEREEP-Ecotron IleDeFrance , France, 60 m a.s.l, 48 17'N, 2 41'E). Adult males were brought to the laboratory where we measured body size (snout-vent length SVL; ± 1 mm), body mass (± 1 mg) and total number of blue spots on each flank. The animals' number of blue spots was positively correlated with their SVL ($N = 35$, Pearson's correlation test, $r = 0.50$, $S = 3592.2$, $p = 0.002$). We also quantified the reflectance on the three first blue spots of the right flank starting from the front legs using a spectrophotometer as described in Martin *et al.* (2013). Three reflectance spectra were recorded and imported into Avicol software v5 (Gomez, 2006) and where we calculated brightness (the total reflectance over the range 300-700 nm), chroma (the difference between maximal and minimal reflectance divided by the average reflectance), UV hue (the wavelength of the maximal reflectance in the UV range) and UV chroma (the proportion of the UV reflectance relative to the total reflectance). To

disentangle relationships between colour variations on blue spots and belly, we also performed spectral measurements on the animals' belly in 42 males during the breeding season (Figure 1). We extracted total brightness and chroma from these spectra and we found that inter-individual variation of UV components of blue spots was independent of spectral characteristics of ventral colouration (Pearson's correlation tests, all $p > 0.11$).

When choosing individuals to form a pair for the experiment (see below), we ensured that the two competing males were similar in their ventral colour morph, in SVL (± 2 mm), in body mass (± 500 mg) as well as in total number of blue spots ($n = 17$ pairs per season). For each pair, one lizard was attributed to the resident group and the other to the intruder group. No differences were detected between residents and intruders regarding these traits (Student's paired t -tests, all $p > 0.18$). Residents were housed in individual terraria (45×29×22 cm) where took place all behavioral tests after 5-6 days of acclimation, which is a sufficient time for males to develop territory ownership. Intruders were transferred to the resident terrarium prior to each test. All terraria were layered with sand, equipped with a small water dish, two hides and a black PVC plate for basking (4×9 cm). Heat was provided by means of an incandescent bulb (25 W) and light was provided by UVB neon (Reptisun 10.0 UVB, Zoomed) 8 hours per day. Food (*Acheta domesticus*) and water was provided *ad libitum*.

COLOUR MANIPULATION

To temporarily reduce the UV skin reflectance, we designed a new protocol based on two UV-blocking (290-400 nm) inorganic agents (zinc oxide and titan dioxide) that do not penetrate the epidermis (particles of 200-500 nm), and that are mixed with a combination of petroleum jelly and liquid paraffin (6:4:50:40 for 100 g). The combination was applied on all blue spots with a soft paintbrush. To validate our protocol, we measured the reflectance of

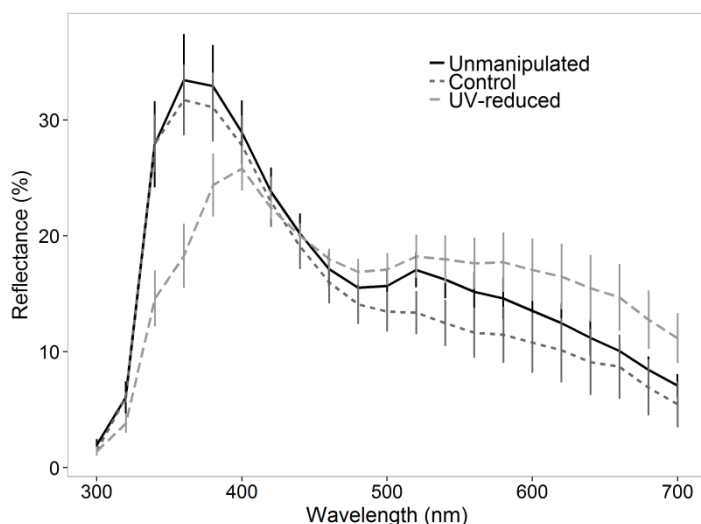


Figure 2. Experimental manipulation of UV colouration during the non-breeding season. Mean reflectance ($\pm$ SE) in the 300-700 nm range on blue spots of male wall lizards from an unmanipulated group, a control group treated with a fat cream and a UV reduced group treated with a UV reducing cream. Data was obtained 10 min after application (N=7 per group).

blue spots from randomly selected male lizards belonging to a non-manipulated group, a control group treated with fat only, or a treatment group ($n=7$ per group). After 10 min, the treatment shifted up the maximal peak of reflectance by 23.67 ± 8.66 nm towards the visible domain (Student's t -test between control and UV reduced groups, UV hue, $t_{5.34} = -3.66$, $p = 0.013$), and reduced UV chroma by $12 \pm 2.5\%$ ($t_{3.61} = 3.19$, $p = 0.038$), but it did not change the other spectral parameters (brightness: $t_{5.5} = -0.86$, $p = 0.43$; chroma: $t_{3.08} = 1.26$, $p = 0.29$; Figure 2). The treatment was efficient during at least 2 hours and reduced

UV reflectance within the natural range after less than half an hour (Martin et al., unpublished data).

EXPERIMENT

Each pair was tested four times with different combinations of UV treatments of the resident and the intruder in a full factorial design (i.e., for resident-intruder pair: “Control – Control”, “Control – UV reduced”, “UV reduced – Control”, and “UV reduced – UV reduced”). The sequence of trials was random, and trials of a pair occurred at the same hour every other day. This design allowed testing for effects of UV colouration while controlling for variation between pairs and among individuals within pairs. Prior to each trial and during treatment application on all blue spots, internal equipments were removed from the resident’s terrarium, which was separated into two compartments by a removable opaque wall. Light was provided by two UVB neon located 70 cm above the ground and heat was provided by two incandescent bulbs of 20 W located above each compartment. The room temperature was maintained at 20-21°C. After the treatment application, the resident was introduced in one of the compartments of its terrarium, and the intruder was placed in the other one. Both compartments were equipped with a black plastic plate for basking. After 20 min of acclimation, heat was turned off, an incandescent bulb of 40 W was turned on above the resident’s compartment only, the opaque wall and black plate of the intruder compartment were removed gently and observations begun. This protocol ensured that the intruder was encouraged to move towards the resident to bask.

All trials of a pair were observed by the same experimenter placed behind a plexiglass plate with a film-glass. For each trial, behaviors of both individuals were recorded during 20 min using Jwatcher V 1.0 (Blumstein et al., 2006). Pairwise interactions rarely escalated into physical fights (Table S1), as previously observed in lizards (López and Martín, 2001b; Sacchi et al., 2009), and behavioral interactions did not systematically follow a typical sequential assessment procedure (Enquist and Leimar, 1983). Thus, it was impossible to classify objectively lizards into losers or winners, and interactions into peaceful or aggressive. Instead, we recorded the number of agonistic behaviors, including aggression (rapid approach towards the opponent or touch the opponent without bite), approach, bite, demonstration (push-up, wide sustained opening of jaws or display one flank towards the opponent), escape, surveillance, and tail movement (see statistics and full descriptions of these behaviors in Table S1). We also quantified the total time spent basking and scratching the wall of the terrarium (Table S1). Basking behavior can be interpreted as a monopolisation of the heat resource (i.e., spatial dominance) while the scratching behavior may be interpreted as a stress or avoidance behavior (De Fraipont et al., 2000; Le Galliard and Ferrière, 2008). Finally, we extracted the latency to first physical contact (i.e., the observation time of rivals) for each trial. After all trials, all animals were released back at their point of capture.

STATISTICAL ANALYSES

We used the R 2.13.1 software (R Development Core Team, 2011) to separately analyse variation in behaviors during and after the breeding season. First, we analysed the effects of the UV treatment of the focal individual (thereafter called *T_{focal}*) and of the UV treatment of the rival (*T_{rival}*) on two pair-level variables, the latency to first contact and the contest score.

Table 1. Results of multivariate analyses for each PC resulting from PCA applied to agonistic behaviors and for each non-agonistic behavior during and after the breeding season for (A) all data, and (B) data from the first encounter of each male pair.

(A) All data	During the breeding season				After the breeding season				
	PC1 ^o	PC2 ^o	Bask.	Scratch.	PC1 ^o	PC2 ^o	PC3 ^o	Bask.	Scratch.
Observer	7.86**	2.35	1.13	0.06	7.96*	0.76	21.81***	<0.01	0.16
Sequence	6.53***	0.55	0.49	8.13**	33.44***	0.22	0.68	0.30	8.30**
Status	7.20*	5.28*	5.48*	4.38	0.06	0.34	0.02	<0.01	0.21
Tfocal	0.02	3.25	1.91	1.56	0.10	1.03	0.01	0.51	1.57
Trival	0.01	0.01	0.16	0.02	0.37	<0.01	0.24	1.50	1.60
Status×Tfocal	0.11	0.35	0.02	1.66	0.20	0.90	<0.01	0.59	0.09
Status×Trival	0.02	0.74	0.29	0.36	0.33	0.25	2.24	1.19	1.56
Tfocal×Trival	3.37	0.28	0.69	0.58	0.65	2.78	1.63	0.47	1.25
Status×Tfocal ×Trival	0.16	<0.01	0.32	0.03	0.79	0.73	3.32	4.91*	8.20**
(B) First encounter									
Effect	PC1 ^o	PC2 ^o	Bask.	Scratch.	PC1	PC2 ^o	PC3	Bask.	Scratch.
Observer	0.02	5.90*	1.45	0.007	0.15	30.10***	0.01	0.72	1.47
Status	5.73*	0.01	4.93*	3.12	0.17	0.71	0.75	0.29	2.28
Tfocal	0.02	0.02	2.20	3.51	0.71	0.01	2.56	0.52	0.16
Trival	2.74	0.07	0.93	0.47	0.01	0.43	0.09	0.02	0.02
Status×Tfocal	0.14	0.71	0.15	0.45	0.89	1.90	0.25	1.12	<0.01
Status×Trival	1.68	1.55	0.44	0.45	0.14	0.07	5.39*	0.47	0.02
Tfocal×Trival	0.33	10.08**	0.09	<0.01	2.01	0.07	0.90	0.01	0.80
Status×Tfocal ×Trival	0.06	0.01	0.55	1.92	0.78	0.06	0.85	0.06	0.07

The effects are expressed by the F-ratio for each explanatory variable. ^oRank-transformed principal component (PC); Tfocal, UV treatment of the focal individuals; Trival, UV treatment of the rival individuals. Bold values are significant values with * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

The latency to the first contact was log-transformed. For each trial of male pairs, we computed a contest score by measuring the difference between the aggression scores of the resident and of the intruder, individual aggression score being calculated for each individual by subtracting the number of submissive behaviors (escapes and tail movements) from the number of aggressive behaviors (aggressions, approaches and bites). The contest score gives a quantitative measure of the contest outcome, where positive values of contest score denote the superiority of the resident over the intruder (López and Martín, 2001b; Sacchi et al., 2009). Contest scores ($N = 68$) were rank-transformed.

Second, we analysed the effects of residency status (resident vs. intruder), Tfocal, Trival, and their interactions on basking time, scratching time and the number of agonistic behaviors at the individual level. Given that preliminary analyses had shown significant correlations among several agonistic behaviors, individual values of aggression, approach, escape, tail movement, demonstration, and surveillance behaviors were centred and scaled, and a principal component analysis (PCA) was used to obtain individual PC scores. Data for number of bites was excluded from the PCA because only two pairs displayed this behavior during the breeding season. To determine how many axes represent significant variation with respect to the original data, we used the broken-stick model (Jackson, 1993).

We then extracted the absolute contributions of the decomposition of inertia for each axis with the *inertia.pca* procedure implemented in the *Ade4* package and interpreted only spectral parameters whose contribution exceeded the average contribution. PC scores were rank-transformed in order to fulfil assumptions of normality and variance homogeneity of the statistical analyses. For all our analyses, we used linear mixed-effect models in the *lme* procedure, with pair identity as random factor when studying pair-level variables, and with pair and individual identities when studying individual-level variables. In addition, observer name (two persons per season) and sequence number (trial 1 to 4, categorical factor) were included in the models. Analyses started with a full model including all effects and the best model was chosen by backward elimination of non-significant terms.

RESULTS

DURING THE BREEDING SEASON

Latency to first contact, and contest score were not influenced by UV treatments or their interaction (all $p > 0.11$; effects of observer identity and sequence number: all $p > 0.09$). The PCA summarised behavioral variation into two major axes. The first principal component (PC1, 31.21% of variation) was positively associated with aggression and approach behaviors, while the second principal component (PC2, 26.28%) was positively correlated with escape and tail movements. We observed an influence of residency status on the time spent basking as well as on individual scores for PC1 and PC2, but not on the time spent scratching (Table 1A). On average, residents spent more time basking, and they aggressed and approached more (higher scores for PC1) and displayed less escape and tail movement behaviors (lower scores for PC2) than intruders. However, none of these variables were influenced by the UV treatments (Table 1A). Results also showed that PC1 scores and scratching time changed significantly through trials (i.e., sequence effect; Table 1A): Tukey post-hoc tests indicated that trial 1 significantly differed from the next trials regarding these variables. Because familiarity can affect the outcome and aggressiveness of male interactions (Senar, 2006; Rémy et al., 2010), we thus run a second analysis for data from the trial 1 only.

The PCA on behavioral data from the trial 1 revealed two major axes of variation including a first component (PC1, 39.42% of variation) positively correlated with approach and surveillance behaviors and a second component (PC2, 29.33%) positively associated with escape and tail movement behaviors. We found prior-resident effects on PC1 scores and basking time (Table 1B),

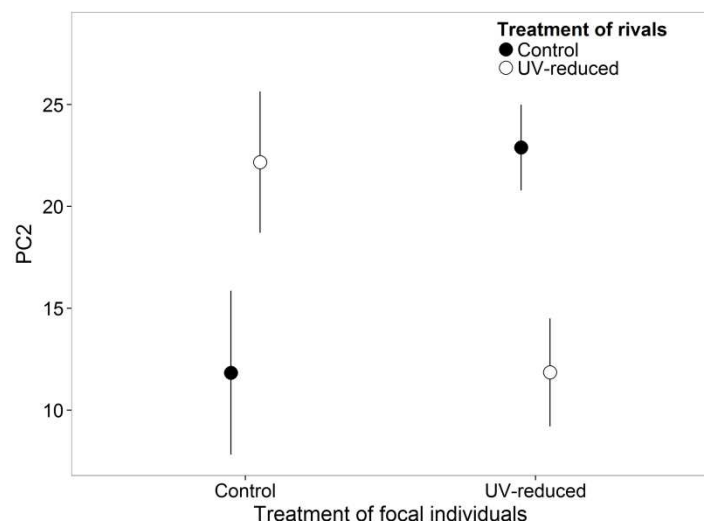


Figure 3. Effect of the UV manipulation during the first encounter in the breeding season on PC2 scores of focal individuals. High scores for PC2 indicate a high number

of escape behaviors and tail movements during the contest. Data are mean PC2 score ($\pm$ SE).

with higher values for intruders in the first case and for resident in the second case. Thus, during the trial 1, intruders approached and watched more their rival, but spent less time basking than residents. Furthermore, PC2 score was significantly influenced by an interaction between the UV treatment of the focal (thereafter called Tfocal) and that of the rival (Trival), irrespective of the resident status. Focal, control individuals escaped more and made more tail movements when exposed to a UV reduced rival than to a control male, while an opposite pattern is observed when we consider focal, UV reduced males (Figure 3).

AFTER THE BREEDING SEASON

Brightness, chroma and UV chroma were significantly higher in animals captured after the breeding season than in those captured during the breeding season (Welch's t-test for brightness: $t_{52.5} = -17.77$, $p < 0.001$; for chroma: $t_{68.63} = -4.80$, $p < 0.001$; for UV chroma: $t_{62.9} = -5.72$, $p < 0.001$) whereas UV hue did not change ($t_{69} = 1.45$, $p = 0.28$). Generally, we also detected more agonistic behaviors after the breeding season (Mann-Whitney test, $n = 264$, $U = 12160$, $p < 0.001$; see Table S1).

Latency to first contact and contest score were not influenced by UV treatments or other factors (all $p > 0.09$). The PCA summarised agonistic behavioral data into three major axes. The first component (PC1, 27.81% of variation) was positively associated

with approach and demonstration behaviors. The second component (PC2, 20.05%) was negatively correlated with aggression and positively correlated with surveillance behaviors, while scores for the third component (PC3, 16.57%) increased with increasing number of tail movements and with decreasing number of escape and surveillance behaviors. Neither the residency

status nor the UV treatments significantly influenced the PC1, PC2 and PC3 scores (Table 1A). However, the basking and scratching times were significantly affected by a three-way interaction between residency status, Tfocal and Trival (Table 1A). We observed opposite pattern for these two

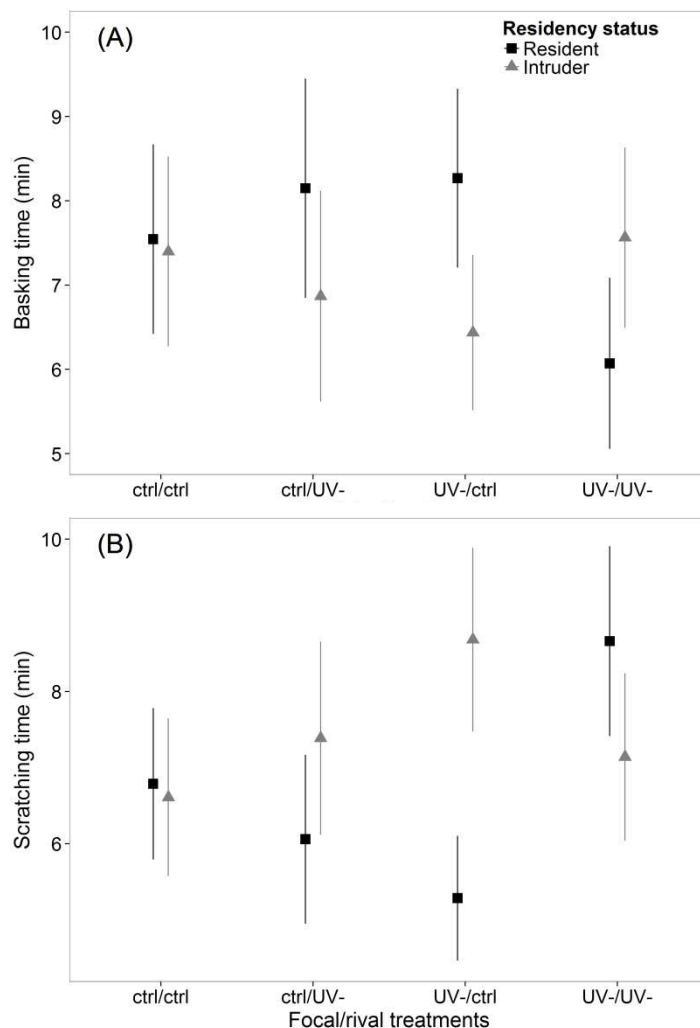


Figure 4. Effect of the UV manipulation after the breeding season on (A) basking

time and (B) scratching time of residents (black squares) and intruders (grey triangle) depending on their UV treatment and the UV treatment of their rival. Data are mean duration ($\pm$ SE).

behaviors such that a decrease in basking time was associated with an increase in scratching time (Figure 4). In the “Control – Control”, residents and intruders had similar scratching and basking times. Furthermore, resident males tend to spend more time basking and less time scratching than the intruder males when the two opponents had a different UV treatment (i.e., “Control – UV reduced” pairs and “UV reduced – Control” pairs), while an opposite trend was observed when both opponents were UV reduced (Figure 4). Last, we observed a sequence effect on PC1 scores and scratching time (Table 1A), with difference between the first and the other trials (Tukey post-hoc tests).

We re-analysed agonistic and non-agonistic behaviors of the first trial when opponents were not familiar. Three PCs were retained. PC1 (26.24% of variation) had strong negative loadings for aggression and approach, PC2 (22.53%) had positive loadings for escape and surveillance, and PC3 (20.26%) was positively associated with demonstration behaviors and tail movements. No significant effects of residency status and UV treatments were found for PC1 and PC2 scores, and for the duration of non-agonistic behaviors (Table 1B). However, the UV treatment of the focal individual significantly influenced PC3 scores through a two-way interaction with residency status (Table 1B). Residents were more demonstrative and made more tail movements when confronted with a UV reduced rival than with a control rival, but intruders showed a reverse pattern (Figure 5).

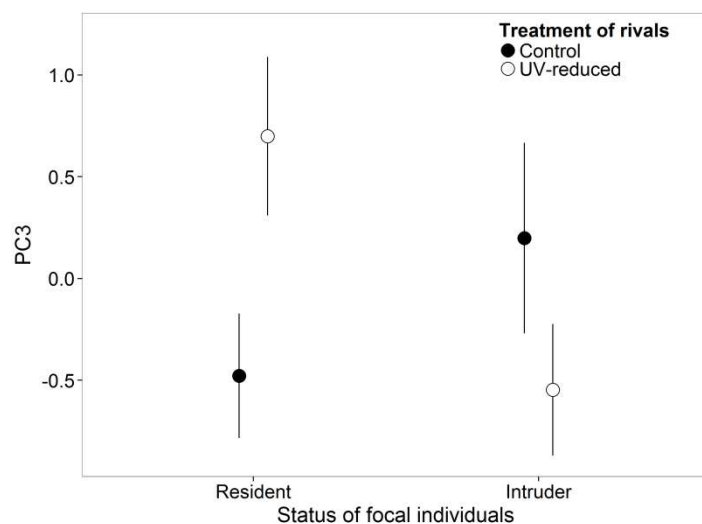


Figure 5. Effect of the UV manipulation after the breeding season on PC3 scores of focal individuals confronted to a rival from the control group (solid circle) or the UV reduced group (empty circle) during the first encounter. High scores for PC3 indicate more numerous demonstration behaviors and tail movements. Data are mean PC3 score ($\pm$ SE).

DISCUSSION

Our experiments demonstrate seasonally changing and state-dependent effects of UV colouration on agonistic and non-agonistic territorial behaviors in adult male wall lizards. The UV chroma of the blue spot colouration varied importantly among males (UV chroma: range 10-40%, CV = 0.24) and we observed a higher UV chroma after than during the breeding season. This latter result is in line with findings of Örnborg *et al.* (2002) who showed that males exhibit a higher UV chroma during winter than during the chick-feeding period in blue

tits. A longitudinal study should however be performed to confirm that the observed difference reflects seasonal plasticity in the colouration. According to the findings of Whiting *et al.* (2006), UV signals should predict the outcome of competitive interactions in lizards. Our results are inconsistent with this prediction because contest scores did not differ between UV treatments, in agreement with data reported for flat lizards (*Platysaurus broadleyi*) by Stapley and Whiting (2006) and with one study in blue tits by Vedder *et al.* (2008). Furthermore, we found no effect of UV-treatment on aggressiveness in contrast with some previous studies in blue tits, sticklebacks, or damselfishes (Alonso-Alvarez *et al.*, 2004; Siebeck, 2004; Rick and Bakker, 2008; Rémy *et al.*, 2010). According to the sequential assessment model (Enquist and Leimar, 1983; Enquist *et al.*, 1990), we would also predict that obvious differences in the UV reflectance of opponents would facilitate conflict resolution and reduce escalation risks, thus affecting the start and duration of physical contacts. Against this, we found no effect of the UV treatment on latency to first contact between rivals. Yet, some non-aggressive agonistic (i.e., submission and signalling) and some non-agonistic behaviors (i.e., basking and scratching) were affected by the UV treatments, which indicates that wall lizards discriminate UV colouration and use UV signals as part of the assessment process of rivals during territorial displays.

During the breeding season, the residency status had a significant effect on behavioral strategies. Resident males were on average more aggressive and approached more often the intruder (see PC1 scores in Table 1), were less submissive (PC2 score associated with escape and tail movement behaviors), and spent also more time basking. This result joins the plethora of studies demonstrating that residency status is a structuring factor of behavioural dominance and motivation to fight in animal contests (e.g., Olsson, 1992; López and Martín, 2001a; Takeuchi, 2006). In addition, the UV treatment influenced significantly agonistic behaviors irrespective of resident status and only during the first encounter. According to the model of sequential assessment (Enquist and Leimar, 1983), we would expect less agonistic behaviors in situations where UV signals of opponents differed. Here, we found the reverse pattern because the number of submissive behaviors (PC2 score) was lower when opponents belong to the same UV treatment than when opponents belong to different UV treatments. Alternatively, Rémy *et al.* (2010) suggested that it may be more prudent for a resident to attack a lower-quality intruder. In this case, we would predict more aggression and less submissive behaviors when a focal individual faces a UV reduced individual. Indeed, when we examined the reaction of UV reduced focal individuals, we validated this prediction. But when the focal individual was a control, it performed more submissive behaviors when faced with a UV-reduced individual in disagreement with Rémy *et al.* (2010). This state-dependent effect of experimental UV reduction points towards a mutual assessment process where opponents assess each other motivation and strength relative to their own (Arnott and Elwood, 2009). Altogether, these results indicate a relatively weak and inconsistent influence of UV reduction on male territoriality and fighting success during the breeding season. In the light of the lower UV reflectance seen at that time of the year, these results suggest that UV reflectance of lateral blue spots play a more limited role in male-male communication than we anticipated.

After the breeding season, we found no direct effect of resident status, but uncovered that an interaction between resident status and UV treatment influenced the number of signalling behaviors during the first encounter (PC3 score associated with demonstration and tail movements). Intruders tended to be more demonstrative when faced to a control resident than when confronted with a UV-reduced resident, in line with the hypothesis that UV colouration could help rival assessment (Stapley and Whiting, 2006). Surprisingly, residents behaved in an opposite manner since they were significantly more demonstrative in front of a UV reduced intruder. In addition, we found that the basking and scratching times varied in opposite directions in residents and intruders in response to change in the UV treatment of focal individuals and rivals. In lizards, basking behavior can be interpreted as a monopolisation of the heat resource, while the scratching behavior may be interpreted as a stress or avoidance behavior (De Fraipont et al., 2000; Le Galliard and Ferrière, 2008). Thus, intruders and UV reduced individuals competing for a prized resource against residents and against control individuals, respectively, should spend less time basking and more time scratching. Against this, residents and intruders had similar basking and scratching times in control groups, perhaps because of the weak value of the resource after the breeding season. When faced with a UV reduced rival, the resident tended to respond by an increase in basking and a decrease in scratching duration as expected, while intruder responded in an opposite way. This trend strengthened when the focal individual was UV reduced itself. However, if both opponents were UV reduced, the reversed pattern was observed: residents responded by a decrease in basking and an increase in scratching duration, while intruders responded in the opposite direction. Overall, these state-dependent effects of UV colouration on signalling behaviors during the first interaction and on non-agonistic behaviors suggest that an asymmetry between residents and intruders existed in the mutual assessment process based on UV signals.

To summarise, during the breeding season, when territory ownership is related to access to females and the value of the territory is probably high, a resident effect was observed with more aggression and dominance in space use in residents in line with evolutionary game theory (Kokko et al., 2006). Little escalation and agonistic behaviors were observed and UV signals had little effects during this period, perhaps because the resolution of conflicts is more strongly ritualised according to the ownership status of contestants. There was no clear competitive advantage towards males with control UV colouration on their blue spots pointing out that intra-sexual competition for mates is unlikely to be a major selective factor for the maintenance of that trait in the population. During both seasons, but especially during the non-breeding period, UV colouration influenced territorial displays, basking and scratching behaviors of a focal individual differently depending on its resident status, the familiarity with the rival, and the UV coloration of the rival. Thus, UV signals are involved in the mutual assessment process between males even if they are not critical for fighting success. Ornamental traits in males can have dual signalling functions in both intra-sexual contests and mate choice by females (Berglund et al., 1996). Future works should test whether the maintenance of UV colouration can be explained by female mate choice in wall lizards.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Elodie Zrak and Beatriz Decenci re Ferrand re for help in the laboratory, and Julia Saravia for providing us with lizards used during the non-breeding season. We are also grateful to Claire Doutrelant and Alice R my who kindly accepted to advise us for this manuscript. This research was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and an Agence National de la Recherche (ANR) grant (07-JCJC-0120) to J.F.L.G. Authorization no. 2007-189-005 allowed us to capture wild animals for this study. All procedures comply with all laws on animal experimentation in France and Europe.

REFERENCES

- Alonso-Alvarez C, Doutrelant C, Sorci G, 2004. Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behavioral Ecology* 15:805-809.
- Andersson M, 1994. Sexual selection. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Arnott G, Elwood RW, 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour* 77:991-1004.
- Bajer K, M lnar O, T r k J, Herczeg G, 2011. Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biology Letters* 7:866-868.
- Barbault, R. & Mou, Y.P. (1986) A population analysis of the common wall lizard *Podarcis muralis* in Southwestern France. *Studies in Herpetology* (ed Z. Rocek), pp. 513-518. Pragues.
- 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.
- Blumstein DT, Daniel JC, Evans CS, 2006. JWatcher 1.0 (<http://www.jwatcher.ucla.edu/>).
- Cabido C, G lan P, L pez P, Mart n, 2009. Conspicuousness-dependent antipredatory behavior may counteract coloration differences in Iberian rock lizards. *Behavioral Ecology* 20:362-370.
- Calsbeek B, Hasselquist D, Clobert J, 2010. Multivariate phenotypes and the potential for alternative phenotypic optima in wall lizard (*Podarcis muralis*) ventral colour morphs. *Journal of Evolutionary Biology* 23:1138-1147.
- Cuthill IC, 2006. Color perception. In: *Bird coloration, vol I: mechanisms and measurements* (Hill G, McGraw K, eds). Cambridge: Harvard University Press; 3-40.
- De Fraipont M, Clobert J, John H, Alder S, 2000. Increased pre-natal maternal corticosterone promotes philopatry of offspring in common lizards *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology* 69:404-413.
- Doutrelant C, Gr goire A, Midamegbe A, Lambrechts M, Perret P, 2012. Female plumage coloration is sensitive to the cost of reproduction. An experiment in blue tits. *Journal of Animal Ecology* 81:87-96.
- Edsman L, 1990. Territoriality and competition in wall lizards. PhD Thesis, University of Stockholm, Sweden.
- Enquist M, Leimar O, 1983. Evolution of fighting behavior - Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology* 102:387-410.
- Enquist M, Leimar O, Ljungberg T, Mallner Y, Segerdahl N, 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* 40:1-14.
- Fleishman LJ, Loew ER, Whiting MJ, 2011. High sensitivity to short wavelengths in a lizard and implications for understanding the evolution of visual systems in lizards. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*.
- 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

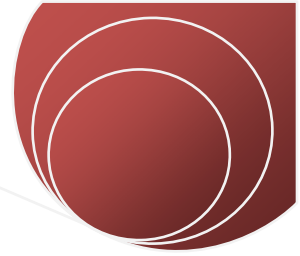
- Podarcis muralis*. Comparative biochemistry and physiology Part A, Molecular & integrative physiology 157:354-363.
- Gomez D, 2006. AVICOL, a program to analyse spectrometric data. Last update october 2011. Free executable available at <http://sites.google.com/site/avicolprogram/> or from the author at dodogomez@yahoo.fr.
- Hardy ICW, 1998. Butterfly battles: on conventional contests and hot property. Trends in Ecology & Evolution 13:385-386.
- Hill GE, Doucet SM, Buchholz R, 2005. The effect of coccidial infection on iridescent plumage coloration in wild turkeys. Animal Behaviour 69:387-394.
- Hurd PL, 1997. Is signalling fighting ability costlier for weaker individuals? Journal of Theoretical Biology 184:83-88.
- Jackson DA, 1993. Stopping rules in principal components analysis - A comparison of heuristic and statistical approaches. Ecology 74:2204-2214.
- Johnstone RA, Norris K, 1993. Badges of status and the cost of aggression. Behavioral Ecology and Sociobiology 32:127-134.
- Keyser AJ, Hill GE, 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. Behavioral Ecology 11:202-209.
- Kokko H, Lopez-Sepulcre A, Morrell LJ, 2006. From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. American Naturalist 167:901-912.
- Korsten P, Dijkstra TH, Komdeur J, 2007. Is UV signalling involved in male-male territorial conflict in the blue tit (*Cyanistes caeruleus*)? A new experimental approach. Behaviour 144:447-470.
- Le Galliard JF, Ferrière R, 2008. Evolution of maximal endurance capacity: natural and sexual selection across age classes in a lizard. Evolutionary Ecology Research 10:157-176.
- López P, Amo L, Martín J, 2006. Reliable signaling by chemical cues of male traits and health state in male lizards, *Lacerta monticola*. Journal of Chemical Ecology 32: 473-488.
- López P, Martín J, 2001a. Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. Behavioral Ecology and Sociobiology 49:111-116.
- López P, Martín J, 2001b. Pheromonal recognition of females takes precedence over the chromatic cue in male Iberian wall lizards *Podarcis hispanica*. Ethology 107:901-912.
- Martin M, Meylan S, Gomez D, Le Galliard JF, 2013. Ultraviolet and carotenoid-based colouration in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in relation to age, sex, and morphology. Biological Journal of the Linnean Society 110: 128-141.
- Maynard Smith J, Harper DGC, 2003. Animal signals. Oxford: Oxford University Press.
- Maynard Smith J, Parker GA, 1976. Logic of asymmetric contests. Animal Behaviour 24:159-175.
- McGraw KJ, Mackillop EA, Dale J, Hauber ME, 2002. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. Journal of Experimental Biology 205:3747-3755.
- Mou, Y.P. (1987) Ecologie comparée de deux populations de Lézards des Murailles, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1786), en France. PhD Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Olsson M, 1992. Contest success in relation to size and residency in male sand lizards, *Lacerta agilis*. Animal Behaviour 44:386-388.
- Oppliger A, Degen L, Bouteiller-Reuter C, John-Alder HB, 2007. Promiscuity and high level of multiple paternity in common wall lizards (*Podarcis muralis*): data from microsatellite markers. Amphibia-Reptilia 28:301-303.

- Örnborg J, Andersson S, Griffith SC, Sheldon BC, 2002. Seasonal changes in a ultraviolet structural colour signal in blue tits, *Parus caeruleus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 76:237-245.
- Pryke SR, Griffith SC, 2006. Red dominates black: agonistic signalling among head morphs in the colour polymorphic Gouldian finch. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:949-957.
- R Development Core Team, 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reichert MS, Gerhardt HC, 2011. The role of body size on the outcome, escalation and duration of contests in the grey treefrog, *Hyla versicolor*. *Animal Behaviour* 82:1357-1366.
- 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* 64:1839-1847.
- Rick IP, Bakker TCM, 2008. Males do not see only red: UV wavelengths and male territorial aggression in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Naturwissenschaften* 95:631-638.
- Rohwer S, 1975. Social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29:593-610.
- 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* 35:274-283.
- Sacchi R, Scali S, Pupin F, Gentili a, Galeotti P, Fasola M, 2007. Microgeographic variation of colour morph frequency and biometry of common wall lizards. *Journal of Zoology* 273:389-396.
- Searcy W, Nowicki S, 2005. The evolution of animal communication. Princeton: Princeton University Press.
- Senar JC, 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. In: *Bird coloration (volume II): function and evolution* (E. HG, J. MK, eds). Cambridge: Harvard University Press; 87–136.
- Siebeck UE, 2004. Communication in coral reef fish: the role of ultraviolet colour patterns in damselfish territorial behavior. *Animal Behaviour* 68:273-282.
- Stapley J, Whiting MJ, 2006. Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biology letters* 2:169-172.
- Stutt AD, Willmer P, 1998. Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behaviour* 55:1341-1347.
- Takeuchi T, 2006. Matter of size or matter of residency experience? Territorial contest in a green hairstreak, *Chrysozephyrus smaragdinus* (Lepidoptera : Lycaenidae). *Ethology* 112:293-299.
- Vedder O, Korsten P, Magrath MJL, Komdeur J, 2008. Ultraviolet plumage does not signal social status in free-living blue tits; an experimental test. *Behavioral Ecology* 19:410-416.
- Vedder O, Schut E, Magrath MJL, Komdeur J, 2010. Ultraviolet crown colouration affects contest outcomes among male blue tits, but only in the absence of prior encounters. *Functional Ecology* 24:417-425.
- Whiting M, Stuartfox D, Oconnor D, Firth D, Bennett N, Blomberg S, 2006. Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Animal Behaviour* 72:353-363.

SUPPLEMENTARY INFORMATION

Table S1. Description of agonistic and non-agonistic behaviours display by the common wall lizard during male encounters, measured in number of occurrences and total duration (min), respectively.

Behaviors	Description	During the breeding		After the breeding	
		Mean	Range	Mean	Range
Agonistic	Aggression	1.71±2.54	0 - 14	2.60±2.93	0 - 16
	Approach	2.26±2.36	0 - 12	5.16±3.71	0 - 16
	Bite	0.01±0.17	0 - 2	0.16±0.57	0 - 4
	Demonstration	0.29±0.63	0 - 3	0.63±1.32	0 - 7
	Escape	2.13±2.67	0 - 17	2.28±3.17	0 - 16
	Surveillance	0.39±0.71	0 - 4	1.23±2.07	0 - 18
	Tail movement	0.70±1.76	0 - 12	0.77±1.75	0 - 12
Non-ago.	Basking	9.44±4.92	0 - 17.48	7.28±4.39	0 - 18.72
	Scratching	5.85±5.01	0 - 19.55	7.1±4.46	0 - 19.94



Throat UV reflectance plays the role of a conventional badge of status during male-male interactions in a non-territorial lizard

Mélissa Martin^a, Sandrine Meylan^{a, b}, Claudy Haussy^a, Beatriz Decencièr
Ferrandière^c, Samuel Perret^c and Jean-François Le Galliard^{a, c}

^a CNRS UMR 7625, Laboratoire Ecologie & Evolution, Université Pierre et Marie Curie, 75005 Paris, France ; ^b
ESPE de Paris, Université Sorbonne Paris IV, 75016 Paris, France, ^c CNRS UMS 3194, CEREAP-Ecotron
IleDeFrance, Ecole Normale Supérieure, 77140 St Pierre les Nemours, France.

Submitted in Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences

SUMMARY

Birds, fishes and reptiles use ultraviolet (UV) visual signals to communicate with conspecifics. However, the role of UV signals in conflict resolution remains unclear relative to prior resident and familiarity effects and the reliability of such signals is still controversial. During the mating season, we manipulated UV colours of both residents and intruders male common lizards *Zootoca vivipara* and staged repeated conflicts in the laboratory. We further tested whether UV reflectance was related to body size, body condition, PHA skin swelling response, plasma testosterone levels and blood parasite infection. In the absence of prior encounter, UV signals acted as a badge of status: intruders were dominated when they were UV-reduced, or they were punished by UV-reduced resident. During the subsequent encounters, when opponents were familiar, UV signals were unexpectedly involved in the process of mutual assessment of males in line with predictions of the sequential assessment model: fighting was more aggressive when opponents were similar in UV signal. We also found that the expression of UV colours is not condition-dependent. These results suggest that UV signalling is strongly involved in male-male competition in common lizards and that UV signals act as a conventional badge of status whose effects persist between familiar opponents.

Key-words: Sexual selection – Male-male competition – Immunocompetence – Blood parasites – Testosterone – Body size and condition – Structural colouration – *Zootoca vivipara*.

INTRODUCTION

Colour ornaments constitute some of the best-studied secondary sexual characters in vertebrates. Most previous work has focused on pigment-based ornaments such as those involving carotenoid and melanin (reviewed in Svensson & Wong, 2011; Ducrest, Keller & Roulin, 2008), but numerous non-mammalian taxa also bear structural colours independent from pigmentation, notably in the ultraviolet (UV, 300-400 nm) spectral range (e.g., amphibians: Secondi, Lepetz & Théry, 2012; birds: Andersson & Amundsen, 1997; fishes: Siebeck *et al.*, 2010; reptiles: Whiting *et al.*, 2006). The feathers and skin nanostructure of vertebrates can reflect incident light in the UV range (Bradbury & Vehrencamp, 2011) and it has been shown that, contrary to humans, many vertebrate species are sensitive to UV light (review by Bowmaker, 2008). Yet, the role played by UV colour ornaments as well as the selective mechanisms that maintain UV coloration remain poorly understood in vertebrates (Vedder *et al.*, 2010 and references therein).

In many vertebrate species, sexual dichromatism involving UV colour patches has been observed, such that males have usually brighter UV coloration than females (e.g., Andersson, Örnborg & Andersson, 1998; Martin *et al.*, 2013; Cuthill *et al.*, 1999; Stuart-Fox & Ord, 2004). The existence of a bright UV coloration in males suggests a potential role in intra-sexual communication and therefore sexual competition among males. During competition for resources, males assess the success of a potential fight through the use of phenotypic signals honestly conveying information about the rival's fighting ability, which allows them to avoid some of the costs of fighting (Searcy & Nowicki, 2005; Maynard Smith & Harper, 2003; Hurd, 2006). When the size and characteristics of a colour patch vary among individuals, Rohwer (1975) proposed that the colour patch plays the role of a “badge of status” determining the contest outcome. Under his hypothesis, a difference in colour signal between two opponents signals a difference in fighting ability; thus, individuals should fight with opponents with a similar badge of status, avoid conflict with opponents with a greater badge of status and, fight with opponents with a smaller badge of status (Hurd, 1997; Johnstone & Norris, 1993). In line with this “badge of status” hypothesis, colour patches extending into the UV range seem to signal strength and dominance during male-male competition in several species of fishes, lizards and birds (Bajer *et al.*, 2011; Alonso-Alvarez, Doutrelant & Sorci, 2004; Stapley & Whiting, 2006; Rick & Bakker, 2008; Vedder *et al.*, 2010; Siebeck, 2004; Rémy *et al.*, 2010).

Though status signalling offers a potential framework to explain the role of UV colour patches, the role of UV coloration in conflict resolution remains unclear relative to prior resident and familiarity effects. Recognition of conspecifics based on UV signals may facilitate reduction of aggression towards unfamiliar individuals but have little effects when rivals are familiar (i.e. 'dear enemy' phenomenon, Temeles, 1994; Ydenberg, Giraldeau & Falls, 1988; Trigosso-Venario, Labra & Niemeyer, 2002; Poesel *et al.*, 2007). Indeed, experiments in male blue tits *Cyanistes caeruleus* demonstrated that UV crown reflectance influences contest outcome and aggressive response only when contestants are unfamiliar (Vedder *et al.*, 2010; Rémy *et al.*, 2010). Furthermore, the outcome of aggressive interactions during territorial intrusions is also strongly dependent on the prior residency status (reviewed

in Kokko, Lopez-Sepulcre & Morrell, 2006). Generally, territory owners are more likely to be winners than intruders because of a strong initial motivation to fight or a larger fighting ability conferred by ownership of the resources (Maynard Smith & Parker, 1976; Hardy, 1998). Yet, the role of UV colour patches in settling conflicts between residents and intruders remain poorly understood.

For a badge of status to be reliable, its size and characteristics (e.g., brightness) must entail socially-mediated costs (Rohwer, 1977) and/or production or maintenance costs for the bearers (Andersson, 1994; Kodric-Brown & Brown, 1984). Originally, Rohwer (1975) proposed that plumage traits of birds play the role of reliable badge of status because large, colourful badges provoke attacks by strong individuals and dishonest signallers are punished (reviewed in Maynard Smith *et al.*, 2003; Senar, 1999). Such signals are called “conventional” since they have no logical a priori connection with their message and their maintenance can be solely explained by frequency-dependent social selection (Searcy *et al.*, 2005; Senar, 2006). For example, vertical bar darkening is a signal of aggressive intent in northern swordtail fish species (*Xiphophorus*), with stronger expression of the signal arbitrarily increasing aggression by conspecifics in some species and decreasing it in others (Moretz & Morris, 2006). Structural UV colourations are produced by coherent light-reflecting and light-scattering microstructures of feathers or dermis (see Bradbury *et al.*, 2011), and were initially considered cheap to produce and ideal candidates for conventional signals (Gray, 1996). However, more recent studies identified potential production and maintenance costs of UV colour ornaments in birds (Griggio, Zanollo & Hoi, 2010; Keyser & Hill, 1999; McGraw *et al.*, 2002). In addition, the expression of UV colour patches could be dependent on testosterone (T) secretion (Roberts, Ras & Peters, 2009), which is physiologically costly by decreasing immunity and increasing metabolism (Folstad & Karter, 1992). When UV colour patches are costly to produce, only high quality individuals could afford to maintain high levels of colouration and the expression of the signal should be condition-dependent, thus providing an evolutionary explanation for its maintenance (Zahavi, 1975; Hamilton & Zuk, 1982). In line with this prediction, UV colouration can predict body size, body condition, immune performances or parasite load in birds and lizards (Mólnar *et al.*, 2012; Doucet & Montgomerie, 2003; Peters *et al.*, 2007).

We tested the badge of status hypothesis for the gular and ventral UV colouration in male common lizards *Zootoca vivipara*. This lizard species is non-territorial since males have overlapping home ranges but adult males compete actively within their ranges for access to foraging and basking sites as well as for females (Fitze *et al.*, 2008; Lecomte *et al.*, 1994). Adult males display a large and bright UV throat colour patch that they expose to conspecifics during behavioural conflicts (Martin *et al.*, 2013). We experimentally tested whether UV throat interacts with residency and familiarity to influence conflict resolution in male-male pairs during the mating season. To do so, we staged repeated encounters between resident and intruder males in which UV reflectance was alternatively reduced or not in a full factorial design while controlling for other phenotypic cues known to influence fighting ability. In the line with the design of previous experiments, we reduced UV reflectance of the intruder in order to test its effect on the resident's behaviour. In addition, we also reduced the UV reflectance of the resident in order to investigate how resident's status influences the

intruder's behaviour and therefore the potential for mutual assessment. We quantified contest outcomes and behavioural strategies to gain insights into fighting abilities and motivation to fight. If UV colouration signals fighting ability or aggressiveness, we expect experimental reduction of UV reflectance to influence contest outcome and aggressive behaviours. If UV signalling is strongly modulated by familiarity, we expect stronger effects during the first encounters. Alternatively, if conflict resolution is solely mediated by an ownership effect, the residency status of individuals should override the effects of other factors.

Because relatively little attention has been paid to investigate the role of condition-dependence in the maintenance of the variability of structural colours in lizards, we further asked whether UV reflectance on the throat correlates with morphological and physiological traits. To do so, we evaluated body size and condition, testosterone level, T-cell mediated immune response and blood parasites load. We expect a correlation between UV chroma and at least one of the condition traits, and predicted that lizards in good body condition, with few parasites, with strong immune defences and/or high testosterone levels are more likely to behave aggressively and win fight.

MATERIALS AND METHODS

STUDY SPECIES

The common lizard, *Zootoca (Lacerta) vivipara*, is a small lacertid (45-70 mm) distributed across Eurasia. This species is characterised by a brownish dorsal and lateral colouration, and a non-nuptial, bright ventral colouration. For the human eye, males bear a whitish throat and a yellow-red belly interspersed with black spots (Bauwens, 1987). In addition, the ventral area reflects in the UV range, especially on the throat (Martin *et al.*, 2013; Fitze *et al.*, 2009). The yellow-red colouration is based on carotenoids, describes a continuum from yellow to dark red in males and is influenced by environmental factors (Fitze *et al.*, 2009; Cote *et al.*, 2008). It is a sexually selected trait (Fitze *et al.*, 2009; Vercken *et al.*, 2007) and plays a role in mate recognition (Bauwens, 1987), intra-sexual competition among females (Vercken & Clobert, 2008), and female mate choice (Fitze PS, personal communication). The ventral colouration is concealed to most predators but can be used as a signal during behavioural displays (Stuart-Fox *et al.*, 2004). Indeed, common lizards signal themselves by pushing up on their front legs and exposing their throat (pers. obs.), such that conspecifics can perceive the throat and, to a lesser extent, the abdominal colouration.

SAMPLING AND MEASUREMENTS

Capture session took place in outdoor enclosures at the Centre de Recherche en Ecologie Expérimentale et Prédictive (CEREEP, 48°17'N, 2°41'E) during the mating season in March 2011. Adult males (N = 91) raised in enclosures without females were brought to the laboratory where we recorded body size (snout-vent length, SVL; ± 1 mm) and body mass (± 1 mg). In this study, males measured 57.97 ± 2.39 mm (mean $\pm$ SD, range = 55 – 64 mm) and were all sexually mature. For each individual, we quantified the reflectance on the throat and the belly (3 measures per location) using a spectrophotometer (see Martin *et al.*, 2013 for material details). For each spectrum, we extracted brightness (total reflectance), yellow-red hue (wavelength of maximal reflectance), yellow-red saturation (difference between maximal

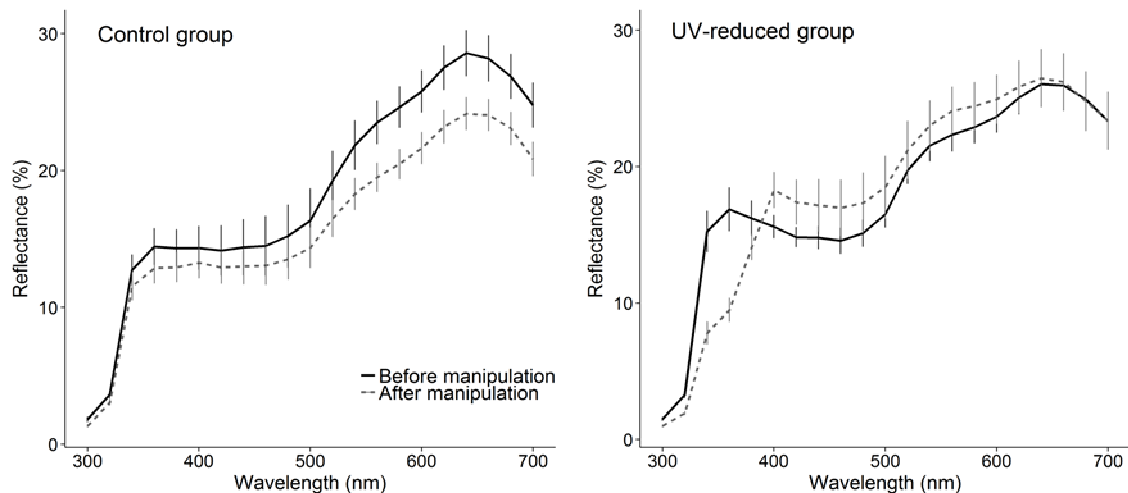


Figure 1. Experimental manipulation of throat colouration. Mean throat reflectance ($\pm$ SE) of male common lizards from a control group treated with a fat cream and a UV reduced group treated with a UV reducing cream, before and 30 min after application ($N=7$ per group).

reflectance over the range 450-700 nm and reflectance value at 450 nm divided by average reflectance over the range 300-700 nm), UV hue (wavelength of maximal reflectance in the UV) and UV chroma (proportion of the UV reflectance relative to the total reflectance). For more details on the interpretation of these scores, see Martin et al. (2013).

COLOUR MANIPULATION

To reduce temporarily the UV skin reflectance, we used UV blocking (290-400 nm) inorganic agents (zinc oxide and titan dioxide) mixed with a fat combination of petroleum jelly and liquid paraffin (respectively, 6:4:50:40 for 100 g). The combination was applied on the animals' gular and ventral skin with a soft paintbrush, from the tip of the nose to the posterior edge of the cloaca. To validate our protocol, we measured the gular reflectance of randomly selected male lizards ($N = 7$ per group) before and after application of fat (control group), or of the UV reducing treatment (UV reduced group). After 30 min, the application of pure fat did not change significantly spectral parameters (Wilcoxon paired test between measurements performed before and 30 min after application, $p > 0.16$), except for a slight increase in brightness ($V = 25$, $p = 0.078$, Fig. 2). The UV reducing treatment significantly shifted the maximal peak of reflectance up 4.35 ± 2.86 nm ($V = 0$, $p = 0.036$) and reduced UV chroma by 4.54 ± 1.69 % ($V = 28$, $p = 0.016$) but did not change the other spectral parameters (all $p > 0.30$, Figure 1). The treatment was efficient during 2 hours and half (Wilcoxon test on UV chroma differences before and after treatment application between control and UV reduced groups, after 2h30: $W = 43$, $p = 0.017$; after 6h: $W = 35$, $p = 0.21$).

BEHAVIOURAL TRIALS

Lizards were matched pairwise by SVL (± 2 mm), body mass (± 600 mg), and gular and ventral colour features to ensure that individuals of a same pair were as similar as possible ($N = 36$ pairs). For each pair, one lizard was attributed to the resident group and the other to the intruder group. No differences were detected between residents and intruders individuals regarding phenotypic traits (Wilcoxon paired tests, all $p > 0.072$). The resident lizard was housed in individual terraria ($45 \times 29 \times 22$ cm) after more than 5 days of acclimation, which

is a sufficient time for males to establish their “territory”. The intruder was placed in another similar terrarium and transferred to the resident terrarium prior to each test. All terraria were layered with sand, equipped with a small water dish, two hides and a black plastic plate for basking. Heat was provided by means of an incandescent bulb (25 W) and white light was provided by UV-B neon (Reptisun 10.0 UVB, Zoomed) during 8 hours per day. Food (*Acheta domesticus*) and water was provided *ad libitum*.

Each pair was tested four times with different combinations of UV treatments of the resident and the intruder in a full factorial design (i.e., for resident-intruder pair: “Control – Control” trial, “Control – UV reduced” trial, “UV reduced – Control” trial, and UV reduced – UV reduced” trial). The sequence of trials was random, and trials of a pair occurred at the same hour every other day. Such an experimental design allowed testing for effects of UV colouration while controlling for variation between pairs and among individuals within pairs. Immediately before each trial, internal equipments were removed from the resident’s terrarium, which was separated into two compartments by a removable opaque wall. Light was provided by two UV-B neon located 70 cm above the ground and heat was provided by two incandescent bulbs located above each compartment. The room temperature was maintained at 20-21°C.

After the treatment application, the resident was introduced in one of the compartments, and the intruder was placed in the other one. Both compartments were equipped with a black plastic plate for basking. After 20 min of acclimation, heat was turned off, an incandescent bulb of 40 W was turned on above the resident’s compartment only, the opaque wall was removed gently and observations begun. This ensured that the intruder was encouraged to move towards the resident to bask (thermal gradient from 26°C to 42°C). All trials of a pair were observed by the same experimenter placed behind a plexiglass plate with a film-glass. For each trial, the number of agonistic behaviours of both individuals was recorded during 20 min using Jwatcher V 1.0 (Blumstein, Daniel & Evans, 2006). We observed aggressions (attack towards the opponent or touch the opponent without bite), approaches, bites, demonstrative behaviours (push-up or display throat towards the opponent), escapes, surveillance, and tail movements (see Martin *et al.* 2013 for an interpretation of these behaviors).

PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS

For each male, we calculated body condition as the residual of the linear regression of body mass over SVL. In addition, immunocompetence was estimated through the ability of individuals to raise a cell-mediated immune response to phytohaemagglutinin (PHA). This test reflects the combines responses of T-cells, cytokines and inflammatory cells (Svensson, Sinervo & Comendant, 2001; Vinkler, Bainova & Albrecht, 2010; Martín, Amo & López, 2008). One day after the end of all behavioural trials, we injected subcutaneously 0.04 ml of a solution of phosphate-buffered saline (Sigma-Aldrich, St Louis, MO; reference D5773) containing 2.5 mg.ml⁻¹ of PHA (Sigma-Aldrich; reference L8754) in the right posterior leg. Before and 12 h after the injection, we measured thickness of the leg to the nearest 0.01 mm with a spessimeter (ID-C Absolute Digimatic, Mitutoyo, France; reference 547-301). PHA

swelling response was calculated as the change in thickness of the leg between the two measurements.

One day after PHA injection, we collected blood samples (60 μl / individual) from the post-orbital sinus using 2-3 microhematocrit tubes of 20 μl and we isolated plasmas by centrifugation for subsequent storage at -30°C until assayed. We later determined circulating testosterone (T) using colorimetric competitive enzyme immunoassays with Testosterone EIA kits (Cayman Chemical, Cat. No. 582701). All standards were diluted to 1/400th. Testosterone concentrations calculated from standard curves were therefore corrected by multiplying the calculated concentration by the dilution factor. For analysis, only one assay was used. T level averaged $32.72 \pm 4.84 \text{ pg.ml}^{-1}$ (mean $\pm$ SE) and ranged from 1.57 to 217.98 pg.ml^{-1} in line with data in other lizard species (Golinski, John-Alder & Kratochvil, 2011; Belliure, Smith & Sorci, 2004). Intra-assay coefficient of variation was 9.8%. The T level was not correlated with the PHA swelling response ($r = -0.08$, $p = 0.50$). When collecting blood, we also smeared a blood droplet on a microscope slide, which was later fixed in methanol and stained in Giemsa. We counted on mounted slides the number of haemogregarinid intraerythrocytic parasites: mean ($\pm$ SE) load of parasites was 26.13 ± 5.06 infected cells/10,000 erythrocytes (range = 0 – 247) and prevalence averaged 73%. The blood parasite load was not correlated with the PHA swelling response ($r = -0.14$, $p = 0.25$) or with the T level ($r = 0.05$, $p = 0.65$).

DATA ANALYSES

We used R 2.13.1 software (R Development Core Team, 2011) to conduct all our analyses. We first analysed the effects of physiological characteristics (body condition, PHA swelling response, T level, blood parasite load) and SVL on initial UV components of colouration of the throat and the belly using a linear model (*lm*) procedure ($N = 72$ individuals). UV chroma varied importantly among individuals (throat CV = 0.15, belly CV = 0.26), but not UV hue (throat CV = 0.02, belly CV = 0.01). Consequently, only UV chroma was considered.

We then tested for effects of treatments on behavioural contests. Because correlations existed among agonistic behaviours, individual values of bite, aggression, approach, escape, tail movement, demonstration, and surveillance behaviours were centred and scaled, and a principal component analysis (PCA) was used to summarise behavioural information into most relevant principal component (PC) scores. We then used the broken-stick method (Jackson, 1993) to determine how many axes represented significant variation with respect to the original data. We extracted the absolute contributions of the decomposition of inertia for each axis with *ade4* package and interpreted only spectral parameters whose contribution exceeded the average contribution. PC scores ($N = 272$ per PC) were rank-transformed in order to fulfil assumptions of normality and variance homogeneity, and analysed using linear mixed-effect models with pair and individuals identities as random factors (Pinheiro & Bates, 2000). All analyses started with a full model including all experimental effects (see below) and the best model was chosen by backward elimination of non-significant terms.

A PCA on whole behavioural data revealed three major axes explaining 77.44 % of variation (see Table 1A hereafter). None of the three retained axes was significantly influenced by physiological variables (all $p > 0.18$), although testosterone level marginally

decreased with PC1 score ($\beta = -0.18 \pm 0.10$, $F_{1, 35} = 3.20$, $p = 0.081$) and increased with PC3 score ($\beta = 0.19 \pm 0.10$, $F_{1, 35} = 3.37$, $p = 0.075$). Preliminary tests revealed that agonistic behaviours changed significantly between the first encounter and each of the subsequent trials but not after trial 2, thus suggesting an effect of familiarity. In addition, previous studies in blue tits demonstrated that familiarity can affect aggressiveness of male interactions and sensitivity to UV signals (Rémy *et al.*, 2010; Vedder *et al.*, 2010). Consequently, PC scores for data from the first trial and for data from subsequent trials were calculated and analysed separately. We tested the effect of the residency status, of the UV treatment of the focal individual (thereafter called Tfocal) and of the UV treatment of the rival individual (Trival) and of their interactions on the retained PC scores. The observer name was also included as factor in each model.

Second, we analysed the effects of Tfocal, of Trival and of their interaction on a measure of the contest outcome with a linear mixed-effect model including random variation among pairs. For each trial of each pair, we computed the contest score by measuring the difference between the aggression scores of the resident and of the intruder, where aggression score was calculated by subtracting the number of submissive behaviours (escapes and tail movements) from the number of aggressive behaviours (aggressions, approaches and bites) (Sacchi *et al.*, 2009; López & Martín, 2001). These contest scores ($N = 136$) were ranked relative to 0 such that positive values would denote the superiority of the resident over the intruder (Sacchi *et al.*, 2009; López *et al.*, 2001). Because contests scores differed between the first and the subsequent trials, these two data sets were also analysed separately.

RESULTS

UV CHROMA IN RELATION TO INDIVIDUAL TRAITS

PC1 scores were significantly increased with the initial belly UV chroma of individuals ($\beta = 653.42 \pm 299.31$, $F_{1, 35} = 4.77$, $p = 0.036$), but not with throat UV chroma or UV hue (all $p > 0.39$). PC2 scores were not related to UV hue and chroma (all $p > 0.45$). PC3 scores were marginally increased with initial throat UV hue ($\beta = 4.03 \pm 2.03$, $F_{1, 32} = 3.86$, $p = 0.057$), but not with belly UV hue or UV chroma (all $p > 0.45$). Furthermore, we found that initial UV chroma of males on the belly decreased marginally with their body size ($\beta = -0.0022 \pm 0.0012$, $F_{1, 69} = 3.39$, $p = 0.070$) and increased marginally with their body condition ($\beta = 0.048 \pm 0.026$, $F_{1, 69} = 3.51$, $p = 0.065$), but did not change with other individual traits (all $p > 0.13$). Neither physiological variables (PHA swelling response, T level and blood parasite load) nor body size and condition was significantly correlated with UV chroma on the throat (all $p > 0.14$).

EFFECTS OF UV REDUCTION ON BEHAVIOURAL CONFLICTS

For the first trial, the PCA summarised 79.57 % of variation of behavioural data into three major axes (Table 1B). The first principal component (PC1) was positively associated with aggression, approach and surveillance behaviours, and contrasted individuals with low versus high levels of aggressiveness and investigation. The second principal component (PC2) was positively correlated with bites, escapes and tail movements meaning that this axis contrasted individual responding weakly versus strongly to the rival's behaviour. The third axis (PC3) had positive loading for bites and negative loading for tail movements, thus distinguishing

Table 1. Contribution and score of agonistic behaviours for each PC resulting from PCA applied to (A) all data, (B) data of the first trial and (C) data of the subsequent trials of each male pair.

Loadings	(A) All data			(B) Trial 1			(C) Trial 2 - 3 - 4		
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
Aggression	0.87	0.03	-0.28	0.85	0.27	0.14	0.81	0.08	-0.41
Approach	0.81	0.20	0.25	0.80	-0.02	-0.34	0.80	-0.35	-0.02
Bite	0.48	-0.35	-0.73	0.48	0.47	0.69	0.42	0.74	-0.39
Escape	-0.04	-0.89	-0.03	-0.55	0.67	0.12	0.13	0.73	0.50
Tail	0.19	-0.63	0.57	-0.23	0.67	-0.60	0.32	0.07	0.77
Surveillance	0.65	0.08	0.44	0.72	0.13	-0.35	0.66	-0.33	0.30
Eigenvalue	2.09	1.35	1.20	2.46	1.21	1.11	2.03	1.32	1.26
Variance (%)	34.91	22.57	19.96	40.93	20.17	18.47	33.76	22.07	21.02

Bold values are behaviours with a significant contribution in the associated principal component (PC).

among individuals responding aggressively versus those signalling to the rival. Interestingly, the residency status interacted with the UV treatment of the focal individual (Tfocal) and the UV treatment of the rival individual (Trival) to affect PC1 ($F_{1,28} = 8.39$, $p = 0.007$). Residents and intruders had similar PC1 scores in the “Control – Control” pairs and the “UV reduced – UV reduced” pairs (Figure 2). In the “Control – UV reduced” pairs and “UV reduced – Control” pairs, PC1 scores increased for resident males while it tended to decrease for intruders (Figure 2). PC1 scores were also influenced by the observer identity ($F_{1,31} = 4.90$, $p = 0.034$) but other factors had no significant effects (all $p > 0.38$). None of the experimental factors affected PC2 (all $p > 0.11$) while PC3 scores were influenced only by the observer identity ($F_{1,32} = 8.10$, $p = 0.008$, other factors: all $p > 0.15$). For the subsequent trials, we retained three axes that explained 76.85 % of the behavioural variability (Table 1C). PC1 had the same loading pattern and interpretation than in the previous analysis. PC2 was positively correlated with bite and escape behaviours and contrasted individuals performing more attacks and flights than others. PC3 had positive loadings for escape behaviours and tail movements and thus could indicate a more submissive behaviour. PC1 scores were significantly affected by the interaction between Tfocal and Trival ($F_{1,129} = 10.11$, $p = 0.002$).

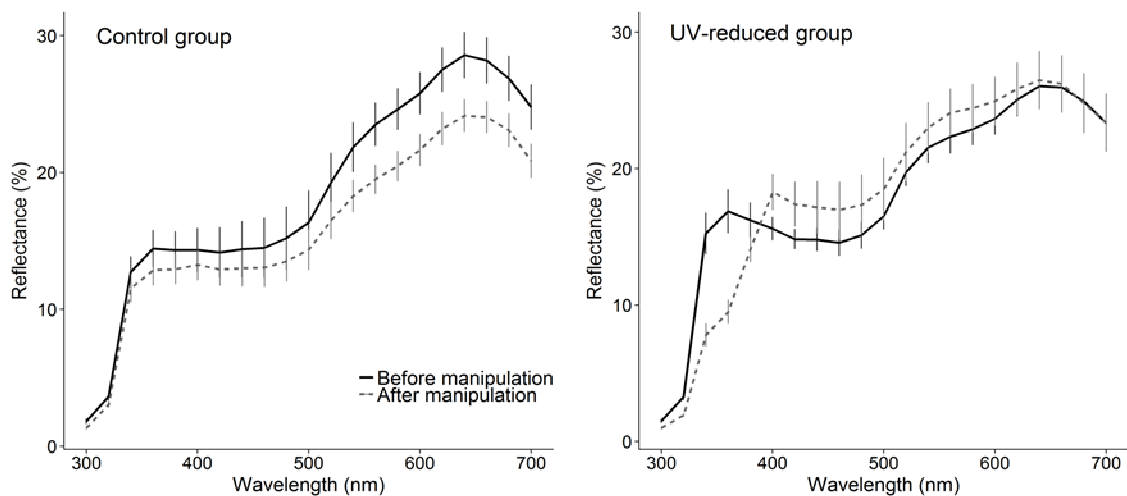


Figure 2. Effect of the UV manipulation on PC1 scores during trial 1 and subsequent trials for residents and intruders depending on their UV treatment and the UV treatment of their rival. Data are mean score ($\pm$ SE). High PC1 scores indicate a high number of aggression, approach and surveillance behaviours during the interaction.

On average, the two opponents tended to have higher scores for PC1 in the “Control – Control” pairs and the “UV reduced – UV reduced” pairs (Figure 2). The observer identity also influenced PC1 scores ($F_{1, 34} = 16.42$, $p < 0.001$), but not the other factors (all $p > 0.22$). The PC2 scores were affected by the observer identity only ($F_{1, 34} = 14.23$, $p < 0.001$; other factors: all $p > 0.20$). The PC3 scores were influenced by a residency effect ($F_{1, 35} = 8.08$, $p = 0.007$), a sequence effect ($F_{2, 130} = 4.20$, $p = 0.017$) and the observer identity ($F_{1, 34} = 6.16$, $p = 0.02$). Intruders had higher scores for PC3 than residents, and post-hoc test showed that males had lower values for PC3 during trial 4 compared to trials 2 and 3.

The contest score of male pairs during the first trial was influenced by an interaction between Tfocal and Trival ($F_{1, 29} = 8.27$, $p = 0.008$). Contest scores were higher in the “Control – UV reduced” and “UV reduced – Control” pairs than in the “Control – Control” and the “UV reduced – UV reduced” pairs (Figure 3). Other factors had no influence on contest scores (all $p > 0.44$). For the subsequent trials, the contest score depended on sequence number ($F_{2, 64} = 5.88$, $p = 0.005$), but not on the UV treatments (all $p > 0.25$).

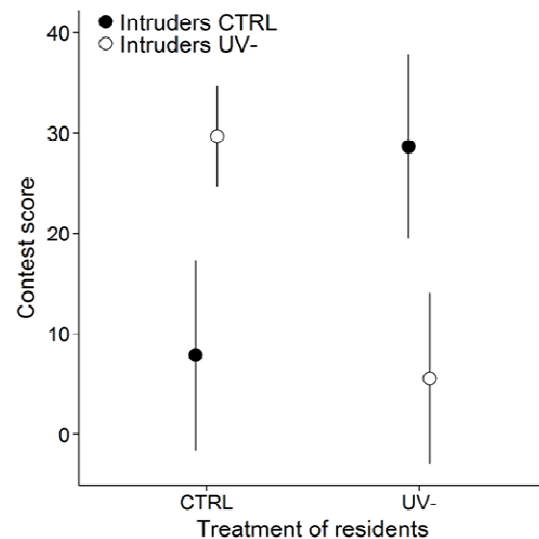


Figure 3. Effect of the UV manipulation during trial 1 on contest scores of focal individuals relative to their UV treatment in the context of a contest with a rival from the control group and the UV reduced group. Data are mean score ($\pm$ SE). High positive contest scores indicate a high aggression score for the resident than for the intruder.

DISCUSSION

Our detailed behavioural measurements of male-male conflicts for space in common lizards revealed that the conflict was strongly modulated by familiarity since males behaved on average more aggressively when they were confronted to an unfamiliar individual (contest score = 17.9 ± 25.3) compared to when they were faced to a familiar rival (contest score = 4.99 ± 17.86). In addition, contest scores were always positive on average indicating that residents invested more in aggressive than in submissive behaviours relative to intruders, like in other species of lizards (e.g., Sacchi *et al.*, 2009; López *et al.*, 2001) and many other animal species investigated so far (Kokko *et al.*, 2006). Despite that, UV manipulation had distinct effects on the principal component explaining most of the variation in behavioural strategies and contrasting lizards displaying more or less aggression and investigation behaviours. In addition, the UV manipulation influenced the contest outcome, a measure of the degree of behavioural dominance of residents over intruders (Sacchi *et al.*, 2009; López *et al.*, 2001), but only during the first encounter. The natural variation in ventral UV reflectance was not condition-dependent.

In line with our expectations, a temporary reduction of UV reflectance within the natural range demonstrated that UV coloration was used as signal during conflicts for space, though the signal was used differently depending on the degree of familiarity between

opponents and the prior resident status. Similar context-dependents effects of UV colouration have been demonstrated in male blue tits (Vedder *et al.*, 2010) and in male wall lizards (Martin *et al.* submitted). In situations of conflicts among animals, context-dependence is expected when conflict resolution is influenced by a variety of factors such as individual quality, resource ownership, prior experience and mutual assessment processes (van Staaden, Searcy & Hanlon, 2013). Previous studies of the role of UV colour patches in male-male competition staged encounters between unfamiliar individuals owing to the common assumption that the influence of badges of status on dominance relations is lower when individuals have prior experience (Searcy *et al.*, 2005). Indeed, we found that contest outcome and aggressive-investigation behaviours (PC1 score) were both strongly affected by the UV manipulation when opponents were not familiar. We further expected that effects of badge manipulation would disappear once individuals have experienced a first conflict, in the same manner as in territorial male blue tits (Vedder *et al.*, 2010; Rémy *et al.*, 2010). Yet, our results clearly demonstrated that effects of the badge manipulation persisted from the second to the fourth male encounters though in a different manner than during the first trial (see below). To our knowledge, this is the first demonstration that a UV-based colour patch can be used in conflict resolution between familiar rivals.

During the first interaction, the effects of experimental UV reduction on aggression-investigation behaviours depended on the prior resident status of males. In situations of signal symmetry (UV-reduced male pairs and control pairs), residents invested similarly on average than intruders in aggression-investigation behaviours and the contest score were close to zero. In sharp contrast, in situations of signal asymmetry when only one opponent was UV reduced, residents performed much more aggression-investigation behaviours than intruders and contest scores were high, implying a strong prior resident advantage. These findings contradict the sequential assessment model, which would predict that contests would escalate more often when the two opponents signal equal strength (Enquist & Leimar, 1983; Payne, 1998; Maynard Smith *et al.*, 2003). A stronger behavioural aggression of residents over UV reduced intruders has also been observed in male blue tits (Rémy *et al.*, 2010) and in male Augrabies flat lizards *Platysaurus broadleyi* (Stapley *et al.*, 2006). This result is in line with the badge of status hypothesis (Rémy *et al.*, 2010; Pryke *et al.*, 2002; Hurd, 1997; Searcy *et al.*, 2005): intruders displaying less in the UV on their throat may be more often challenged by residents since they represent a lower potential threat and throat UV is the primary signal in the assessment of strength. However, by manipulating the signal in residents, we also found that residents were more aggressive and performed more investigation towards control intruders when they were UV reduced themselves. This unexpected result points to a mutual assessment process where a resident would adjust its behaviour based on the perception of a mismatch between private information on his status and public information derived from the behaviour of the intruder. For example, confronted to an intruder who assesses to be faced to a weaker resident and behave accordingly, the resident could evaluate the intruder as a bluffer and could punish him (Rohwer, 1977; Maynard Smith *et al.*, 2003).

Under the badge of status hypothesis, the effects of the badge are expected to disappear once the individuals gain direct experience with each other's abilities. However, Pryke *et al.* (2002) and Pryke and Anderson (2003) observed that these effects can persist

even among familiar individuals. Here, we found that, during the subsequent interactions, the prior resident status had little effects on behavioural strategies and that aggression-investigation behaviours were influenced by an interaction between the UV treatment of the focal and that of the rival. Irrespective of their residency status, males behaved more aggressively in situation of signal symmetry than in situation of signal asymmetry. Thus, the effects of UV throat colouration on male-male interactions persisted among familiar individuals, but the behavioural pattern no longer supported the badge of status hypothesis since (1) the outcome of contest was not affected by the UV manipulation and (2) signal asymmetry did not increase aggression and dominance hierarchy. Instead, results were consistent with the predictions of the sequential assessment model.

Altogether, our behavioural experiments indicate that UV-based throat colour patch in common lizards constitute an important visual signal during male-male competition in line with previous experimental studies in birds (Alonso-Alvarez *et al.*, 2004; Vedder *et al.*, 2010 and reference thereafter), fishes (Siebeck, 2004; Rick *et al.*, 2008) and three species of lizards (Bajer *et al.*, 2011; Stapley *et al.*, 2006, Martin *et al.*, submitted). It remains to be checked how this UV-based badge of status could provide reliable information about dominance and fighting ability of a male. A first possibility is that cheating is socially controlled by aggression from dominant individuals towards individuals with exaggerated badges of status. Even though we did not increase UV reflectance to test this hypothesis, the fact that intruders with UV-reduced coloration were more often challenged by control residents indicate the absence of status signal costs for intruders (see Pryke *et al.*, 2003). A second possibility is that honesty is explained by production and maintenance costs, and maintained by condition-dependence whereby the badge of status correlates with traits indicative of individual quality. For example, UV chroma is negatively correlated to the amount of blood parasites in satin bowerbirds (Doucet *et al.*, 2003), is related to the PHA swelling response in rock sparrows (positive correlation, Griggio *et al.*, 2010) and increases with testosterone levels and plasma concentration of proteins in blue tits (Peters *et al.*, 2007; Roberts *et al.*, 2009). In addition, some experimental works found that structural colouration is dependent on nutritional condition in birds (McGraw *et al.*, 2002; Siefferman & Hill, 2005). In green lizards *Lacerta viridis*, the expression of nuptial UV colours co-varies with body size and condition and with the time at elevated temperature, but was not affected by food deprivation and blood parasite infection (Mólnar *et al.*, 2013; Bajer *et al.*, 2012). Contrary to these studies, evidences for a condition-dependence of UV colours in lizards remain limited and unclear. We found no relationship between UV chroma on one hand and body size, body condition, PHA skin swelling response, plasma testosterone levels and blood parasite infection. The production and/or maintenance of the throat UV reflectance, if any, are therefore independent of the morphology, immune abilities and parasite infection of males. These results strongly suggest that UV reflectance may act as an arbitrary or conventional signal, but not as a condition-dependent signal.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Amandine Boniface and Florent Duprat for help in the laboratory. This research was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and an Agence

National de la Recherche (ANR) grant (07-JCJC-0120) to J.F.L.G. All procedures comply with all laws on animal experimentation in France and Europe, and protocols were approved by authorisation Ce5/2011/024.

REFERENCES

- Alonso-Alvarez, C., Doutrelant, C. & Sorci, G. (2004) Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behavioral Ecology* 15, 805-809.
- Andersson, M. (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press., Princeton, NJ.
- Andersson, S. & Amundsen, T. (1997) Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 264, 1587-1591.
- Andersson, S., Örnborg, J. & Andersson, M. (1998) Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 265, 445-450.
- Bajer, K., Mólár, O., Török, J. & Herczeg, G. (2011) Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biology Letters* 7, 866-868.
- Bajer, K., Mólár, O., Török, J. & Herczeg, G. (2012) Temperature, but Not Available Energy, Affects the Expression of a Sexually Selected Ultraviolet (UV) Colour Trait in Male European Green Lizards. *PloS one* 7.
- Bauwens, D. (1987) Sex recognition by males of the lizard *Lacerta vivipara*: an introductory study. *Amphibia - Reptilia* 8, 49–57.
- Belliure, J., Smith, L. & Sorci, G. (2004) Effect of testosterone on T cell-mediated immunity in two species of Mediterranean lacertid lizards. *Journal of Experimental Zoology Part a-Comparative Experimental Biology* 301A, 411-418.
- Blumstein, D.T., Daniel, J.C. & Evans, C.S. (2006) *JWatcher* 1.0.
- Bowmaker, J.K. (2008) Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision research* 48, 2022-2041.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (2011) *Principles of animal communication*, second edition. Sinauer Associates.
- Cote, J., Le Galliard, J.F., Rossi, J.M. & Fitze, P.S. (2008) Environmentally induced changes in carotenoid-based coloration of female lizards: a comment on Vercken et al. *Journal of evolutionary biology* 21, 1165-1172; discussion 1160-1164.
- Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D., Partridge, J.C. & Maier, E.J. (1999) Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *The American naturalist* 153, 183-200.
- Doucet, S.M. & Montgomerie, R. (2003) Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *Journal of Avian Biology* 34, 237-242.
- Ducrest, A.L., Keller, L. & Roulin, A. (2008) Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 502-510.
- Enquist, M. & Leimar, O. (1983) Evolution of fighting behavior - Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology* 102, 387-410.
- Fitze, P.S., Cote, J., Martinez-Rica, J.P. & Clobert, J. (2008) Determinants of male fitness: disentangling intra- and inter-sexual selection. *Journal of evolutionary biology* 21, 246-255.
- Fitze, P.S., Cote, J., San-Jose, L.M., Meylan, S., Isaksson, C., Andersson, S., Rossi, J.-M. & Clobert, J. (2009) Carotenoid-based colours reflect the stress response in the common lizard. *PloS one* 4, e5111-e5111.
- Folstad, I. & Karter, A.J. (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist* 139, 603-622.

- Golinski, A., John-Alder, H. & Kratochvil, L. (2011) Male sexual behavior does not require elevated testosterone in a lizard (*Coleonyx elegans*, Eublepharidae). *Hormones and Behavior* 59, 144-150.
- Gray, D.A. (1996) Carotenoids and sexual dichromatism in north american passerine birds. *The American naturalist* 148, 453-480.
- Griggio, M., Zanollo, V. & Hoi, H. (2010) UV plumage color is an honest signal of quality in male budgerigars. *Ecological Research* 25, 77-82.
- Hamilton, W.D. & Zuk, M. (1982) Heritable true fitness and bright birds - A role for parasites. *Science* 218, 384-387.
- Hardy, I.C.W. (1998) Butterfly battles: on conventional contests and hot property. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 385-386.
- Hurd, P.L. (1997) Is signalling of fighting ability costlier for weaker individuals? *Journal of Theoretical Biology* 184, 83-88.
- Hurd, P.L. (2006) Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signalling. *Journal of Theoretical Biology* 241, 639-648.
- Jackson, D.A. (1993) Stopping rules in principal components analysis - A comparison of heuristic and statistical approaches. *Ecology* 74, 2204-2214.
- Johnstone, R.A. & Norris, K. (1993) Badges of status and the cost of aggression. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32, 127-134.
- Keyser, A.J. & Hill, G.E. (1999) Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 266, 771-777.
- Kodric-Brown, A. & Brown, J.H. (1984) Truth in advertising - The kinds of traits favored by sexual selection. *American Naturalist* 124, 309-323.
- Kokko, H., Lopez-Sepulcre, A. & Morrell, L.J. (2006) From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. *American Naturalist* 167, 901-912.
- Lecomte, J., Clobert, J., Massot, M. & Barbault, R. (1994) Spatial and behavioural consequences of a density manipulation in the common lizard. *Ecoscience* 1, 300-310.
- López, P. & Martín, J. (2001) Pheromonal recognition of females takes precedence over the chromatic cue in male iberian wall lizards *Podarcis hispanica*. *Ethology* 107, 901-912.
- Martín, J., Amo, L. & López, P. (2008) Parasites and health affect multiple sexual signals in male common wall lizards, *Podarcis muralis*. *Naturwissenschaften* 95, 293-300.
- Martin, M., Meylan, S., Gomez, D. & Le Galliard, J.F. (2013) Ultraviolet and carotenoid-based colouration in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in relation to age, sex, and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society*, (in press).
- Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (2003) *Animal signals*. Oxford University Press, Oxford.
- Maynard Smith, J. & Parker, G.A. (1976) Logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24, 159-175.
- Mcgraw, K.J., Mackillop, E.A., Dale, J. & Hauber, M.E. (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205, 3747-3755.
- Mólnar, O., Bajer, K., Meszaros, B., Török, J. & Herczeg, G. (2013) Negative correlation between nuptial throat colour and blood parasite load in male European green lizards supports the Hamilton-Zuk hypothesis. *Naturwissenschaften* 100, 551-558.

- Mólnar, O., Bajer, K., Török, J. & Herczeg, G. (2012) Individual quality and nuptial throat colour in male European green lizards. *Journal of Zoology* 287, 233-239.
- Moretz, J.A. & Morris, M.R. (2006) Phylogenetic analysis of the evolution of a signal of aggressive intent in northern swordtail fishes. *American Naturalist* 168, 336-349.
- Payne, R.J.H. (1998) Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. *Animal Behaviour* 56, 651-662.
- Peters, A., Delhey, K., Johnsen, A. & Kempenaers, B. (2007) The condition-dependent development of carotenoid-based and structural plumage in nestling blue tits: Males and females differ. *American Naturalist* 169, S122-S136.
- Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. (2000) *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer Verlag, New York.
- Poesel, A., Dabelsteen, T., Darden, S.K., Delhey, K. & Peters, A. (2007) Territorial responses of male blue tits, *Cyanistes caeruleus*, to UV-manipulated neighbours. *Journal of Ornithology* 148, 179-187.
- Pryke, S.R. & Andersson, S. (2003) Carotenoid-based status signalling in red-shouldered widowbirds (*Euplectes axillaris*): Epaulet size and redness affect captive and territorial competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53, 393-401.
- Pryke, S.R., Andersson, S., Lawes, M.J. & Piper, S.E. (2002) Carotenoid status signaling in captive and wild red-collared widowbirds: independent effects of badge size and color. *Behavioral Ecology* 13, 622-631.
- R Development Core Team (2011) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 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, 1839-1847.
- Rick, I.P. & Bakker, T.C.M. (2008) Males do not see only red: UV wavelengths and male territorial aggression in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Die Naturwissenschaften* 95, 631-638.
- Roberts, M.L., Ras, E. & Peters, A. (2009) Testosterone increases UV reflectance of sexually selected crown plumage in male blue tits. *Behavioral Ecology* 20, 535-541.
- Rohwer, S. (1975) Social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29, 593-610.
- Rohwer, S. (1977) Status signaling in harris sparrows: some experiments in deception. *Behaviour* 61, 106-8.
- 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, 274-283.
- Searcy, W. & Nowicki, S. (2005) *The evolution of animal communication*. Princeton University Press, Princeton.
- Secondi, J., Lepetz, V. & Théry, M. (2012) Male attractiveness is influenced by UV wavelengths in a new species but not in its close relative. *PloS one* 7, e30391.
- Senar, J.C. (1999) Plumage coloration as a signal of social status. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 22, 1669-1686.
- Senar, J.C. (2006) Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. *Bird coloration (volume II): function and evolution* (eds H.G. E. & M.K. J.), pp. 87–136. Harvard University Press, Cambridge.
- Siebeck, U.E. (2004) Communication in coral reef fish: the role of ultraviolet colour patterns in damselfish territorial behaviour. *Animal Behaviour* 68, 273-282.
- Siebeck, U.E., Parker, A.N., Sprenger, D., Mäthger, L.M. & Wallis, G. (2010) A species of reef fish that uses ultraviolet patterns for covert face recognition. *Current biology* 20, 407-410.

- Siefferman, L. & Hill, G.E. (2005) Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution* 59, 1819-1828.
- Stapley, J. & Whiting, M.J. (2006) Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biology Letters* 2, 169-172.
- Stuart-Fox, D.M. & Ord, T.J. (2004) Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 271, 2249-2255.
- Svensson, E., Sinervo, B. & Comendant, T. (2001) Density-dependent competition and selection on immune function in genetic lizard morphs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98, 12561-12565.
- Svensson, P.A. & Wong, B.B.M. (2011) Carotenoid-based signals in behavioural ecology: a review. *Behaviour* 148, 131-189.
- Temeles, E.J. (1994) The role of neighbors in territorial systems - when are they dear enemies. *Animal Behaviour* 47, 339-350.
- Trigoso-Venarito, R., Labra, A. & Niemeyer, H.M. (2002) Interactions between males of the lizard *Liolaemus tenuis*: Roles of familiarity and memory. *Ethology* 108, 1057-1064.
- Van Staaden, M.J., Searcy, W.A. & Hanlon, R.T. (2013) Signaling Aggression. *Aggression*, pp. 23-49.
- Vedder, O., Schut, E., Magrath, M.J.L. & Komdeur, J. (2010) Ultraviolet crown colouration affects contest outcomes among male blue tits, but only in the absence of prior encounters. *Functional Ecology* 24, 417-425.
- Vercken, E. & Clobert, J. (2008) The role of colour polymorphism in social encounters among female common lizards. *Herpetological Journal* 1, 223-230.
- Vercken, E., Massot, M., Sinervo, B. & Clobert, J. (2007) Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of evolutionary biology* 20, 221-232.
- Vinkler, M., Bainova, H. & Albrecht, T. (2010) Functional analysis of the skin-swelling response to phytohaemagglutinin. *Functional Ecology* 24, 1081-1086.
- Whiting, M., Stuartfox, D., Oconnor, D., Firth, D., Bennett, N. & Blomberg, S. (2006) Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Animal Behaviour* 72, 353-363.
- Ydenberg, R.C., Giraldeau, L.A. & Falls, J.B. (1988) Neighbors, stranger, and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour* 36, 343-347.
- Zahavi, A. (1975) Mate selection - Selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53, 205-214.

Male ultraviolet reflectance and female mating history affect female mate choice and male mating success in a polyandrous lizard

M. Martin * ^a, S. Meylan ^{a, b}, M. Richard ^{c, b}, Decencière Ferrandière ^d and J.-F. Le Galliard ^{a, d}

^a CNRS UMR 7625, Laboratoire Ecologie & Evolution, Université Pierre et Marie Curie, 7 quai Saint Bernard, case 237, 75005 Paris, France ; ^b ESPE de Paris, Université Sorbonne Paris IV, 10 rue Molitor, 75016 Paris, France ; ^c CNRS USR 2936, Station d'Ecologie Expérimentale de Moulis, Route du CNRS, 09200 Saint-Girons, France ; ^d CNRS UMS 3194, CEREEP-Ecotron IleDeFrance, Ecole Normale Supérieure, 78 rue du château, 77140 St Pierre les Nemours, France.

In preparation for Animal Behaviour

SUMMARY

Pre-copulatory female mate choice based on the ultraviolet (UV) coloration of males has been demonstrated in several birds, fishes and squamate reptiles, but there is limited evidence for post-copulatory mechanisms. Here, we investigated female mate choice for male UV coloration in the common lizard *Zootoca vivipara*, where males display conspicuous throat UV coloration. During two successive years, we staged sequential mating trials between females and four different males with UV-reduced or control belly and throat coloration. We recorded pre-copulatory female behaviour, copulation behaviour and assigned paternity to all offspring from mated females. On average, females were more aggressive towards UV-reduced males and, at least for one year, copulation lasted longer with UV-reduced males. In one year, UV-reduced males had a lower proportion of fertilised eggs during the last mating trials. Altogether, our results demonstrate that females exert pre-copulatory and potentially post-copulatory preferences for brighter UV coloration in males. Yet, the UV manipulation did not influence male fitness suggesting that female preferences had limited consequences on the outcome of sexual selection.

Key-words: UV coloration – Sexual selection – Post-copulatory selection – Female choice – Fertilisation – Paternity – *Zootoca vivipara*

INTRODUCTION

Female mate choice for males can have important fitness consequences for females because high quality males may increase the reproductive success of females and of their offspring (Andersson, 1994). High quality males can provide females with material resources essential for their survival or fecundity (direct benefit) or with alleles increasing the viability and/or the attractiveness of their offspring (indirect benefits, reviewed in Andersson, 1994; Johnstone, 1995). Females can use visual, acoustic or chemical cues to assess male quality (e.g., Cooper & Vitt, 1993; Welch, Semlitsch & Gerhardt, 1998; López, Amo & Martín, 2006). Many vertebrate species have conspicuous color patterns, and considerable attention has been given to the function of pigmentary coloration during mating. It is now well accepted that melanin and carotenoid-based colors can be used as indicator of male age, phenotypic condition, or genotypic quality during female mate choice (Senar, 2006).

The coloration of feathers and the dermis can also be produced by coherent light-reflecting and light-scattering microstructures that do not depend directly on pigments (reviewed in Bradbury & Vehrencamp, 2011). In particular, many birds, fishes, amphibians and lizards bear structural colorations in the ultraviolet (UV) range (300-400 nm) and possess a visual system sensitive to UV light (reviewed in Bowmaker, 2008). Data on UV sexual dichromatism and condition-dependent variation in UV reflectance of males point out to the fact that male UV coloration could convey information about male quality (Keyser & Hill, 2000; Griggio, Zanollo & Hoi, 2010). Indeed, behavioural preference of females for males with brighter UV coloration has been demonstrated in several species of birds and fishes, and in a few species of amphibians and lizards (e.g., Bennett *et al.*, 1996; Kodric-Brown & Johnson, 2002; Secondi, Lepetz & Théry, 2012 and references therein). Yet, Andersson & Amundsen (1997), Siitari *et al.* (2002) and Kurvers *et al.* (2010) questioned the validity of several mate choice studies since they completely removed male UV reflectance and may not be representative of natural mate choice processes. In addition, the effects of UV coloration on post-copulatory mechanisms of sexual selection remain rarely tested. To our knowledge, only Johnsen *et al.* (1998) investigated social and genetic female mate choice for cryptic UV male coloration. They found that the UV reflectance of the blue throat of free-ranging males *Luscinia s. svecica* influenced positively social as well as extra-pair mate choice. In other species, we have no clear picture of the interplay between social and genetic female mate choice processes for male UV coloration.

Although less thoroughly investigated than birds, several species of lizards present patches of conspicuous UV colorations that play an important role in sex recognition (e.g., Thorpe & Richard, 2001; Font & Molina-Borja, 2004; Martin *et al.*, 2013). Male UV coloration influences aggressiveness and dominance during competition for mates in *Lacerta viridis* and *Platysaurus broadleyi* (Stapley & Whiting, 2006; Bajer *et al.*, 2011). Thorpe and Richard (2001) and Martin and Lopez (2009) further suggested that UV coloration should also play a role in female mate choice because traits involved in male-male competition often function as female preference cues in lizards. A behavioural preference of females for bright UV coloration in males was recently demonstrated in two lizard species characterised by

conspicuous, nuptial UV coloration in males and male mate guarding of females (Bajer *et al.*, 2010; Olsson, Andersson & Wapstra, 2011). However, these studies did not test if UV signalling influences male mating success.

Here, we investigated whether male UV coloration influences behavioural preferences of females, mating behaviour and male mating success in the common lizard *Zootoca vivipara*. Contrary to other territorial lizard species investigated so far, common lizards occupy overlapping home ranges (Massot *et al.*, 1992) and have a promiscuous mating system characterised by frequent multiple mating in females (Laloi *et al.*, 2004). During the spring mating season, males perform long distance movements, aggressively chase away rivals to ensure access to females (Heulin, 1988), and signal by exposing their whitish throat that strongly reflects in UV (Martin *et al.*, 2013). Mating has been shown to be under partial male control in common lizards (Fitze *et al.*, 2005; Fitze & Le Galliard, 2008), but females can also select males by resistance and by multiple mating to promote sperm competition among males (Laloi *et al.*, 2004; Fitze *et al.*, 2005; Fitze, Cote & Clobert, 2010; Laloi *et al.*, 2011). In the laboratory, we presented females sequentially with four different males with a control or a reduced UV reflectance on their throat and belly, while controlling for other traits important for female mate choice. We quantified female resistance behaviour as well as pairing success and copulation duration to gain insights into pre-copulatory mechanisms of choice. To investigate post-copulatory mechanisms and quantify male mating success, we assigned offspring to potential males from both UV treatments. Our results demonstrate that the UV coloration of males influences female mate choice and male mating success.

MATERIALS AND METHODS

STUDY SPECIES

The common lizard, *Zootoca (Lacerta) vivipara*, is a small lacertid species (45-70 mm) distributed across Eurasia and characterised by continuous growth through life. In our study site, animals reach sexual maturity at two years of age and mating takes place in May (Fitze *et al.*, 2005). Females are ovoviviparous and, after 2-3 months of gestation, give birth to 1-12 eggs depending on female age and body size (Massot *et al.*, 1992). Eggs hatch within a couple of minutes after oviposition and offspring are autonomous at birth. A strong sexual dichromatism is seen in adults. Adult males bear a whitish throat and a bright belly ranging from yellow to dark red and interspersed with numerous black spots, while females display a duller ventral coloration ranging from cream to orange with fewer black spots than males (Bauwens, 1987; Cote *et al.*, 2008). In addition, the ventral area reflects light in the UV range, especially on the throat of males (Martin *et al.*, 2013). The UV reflectance (UV chroma) is negatively correlated to yellow-red saturation of the skin (Martin *et al.*, 2013).

SAMPLING AND MORPHOMETRIC MEASUREMENTS

In March 2012 and 2013, a total of 183 adult males (51-62 mm) and 52 adult females (57-71 mm) were captured at the Centre de Recherche en Ecologie Expérimentale et Prédictive (CEREEP, 48°17'N, 2°41'E), where males and females were maintained in separate enclosures (96 m²) since 2011. Males were captured before their last moult before sexual

activity starts and females were captured later once they started to emerge from wintering and mating began in nearby enclosures. This was done in different times of the year in 2012 and 2013 because of difference in climate conditions. After animals were brought to the laboratory, they were measured for snout-vent length (SVL; ± 1 mm) and weighed (± 1 mg). We found no differences in female SVL (ANOVA, $F_{1, 50} = 2.00$, $p = 0.16$) and body mass ($F_{1, 50} = 3.23$, $p = 0.078$) and in male body mass ($F_{1, 181} = 1.66$, $p = 0.20$) between the two study years, but males captured in 2012 were larger than in 2013 ($F_{1, 181} = 8.88$, $p = 0.003$, $\beta = 0.93$). For each male, we also measured the reflectance on the throat and the belly (3 measures per location) using a spectrophotometer (see Martin *et al.*, 2013 for material details). For each spectrum, we calculated brightness (total reflectance), yellow-red hue (wavelength of maximal reflectance), yellow-red saturation (difference between maximal reflectance over the range 450-700 nm and reflectance value at 450 nm divided by average reflectance over the range 300-700 nm), UV hue (wavelength of maximal reflectance in the UV) and UV chroma (proportion of the UV reflectance relative to the total reflectance, see Martin *et al.*, 2013 for more details). Males displayed higher UV hue (ANOVA, $F_{1, 197} = 5.04$, $p = 0.026$, $\beta = 1.27$) and lower yellow-red hue and yellow-red saturation in 2013 than in 2012 (yellow-red hue: $F_{1, 197} = 8.72$, $p = 0.003$, $\beta = -0.93$; yellow-red saturation: $F_{1, 197} = 12.39$, $p < 0.001$, $\beta = -0.11$) but had similar brightness ($F_{1, 197} = 2.86$, $p = 0.09$) and UV chroma ($F_{1, 197} = 3.37$, $p = 0.068$).

After completion of measurements, lizards were placed in the husbandry in individual terraria. Females were housed in large plastic boxes (45×29×22 cm), where all behavioural tests took place after 5-6 days of acclimation in order to minimise their stress due to handling and the novel environment. Males were housed in smaller plastic boxes and transferred to the female's terrarium prior to each behavioural test. All terraria were layered with sand, equipped with a small water dish, two hides and a black PVC plate used for basking (4×9 cm). Heat was provided by means of an incandescent bulb (25 W) and white light by UV-B neons (Reptisun 10.0 UVB, Zoomed) 8 hours per day. Food (crickets, *Acheta domesticus*) and water was provided *ad libitum* during the experiment.

COLOR MANIPULATION

To reduce temporarily the UV male reflectance within the natural range of variation, we used UV blocking (290-400 nm) inorganic agents (zinc oxide and titan dioxide) mixed with a fat combination of petroleum jelly and liquid paraffin (respectively, 6:4:50:40 for 100 g). The combination was applied on the males' ventral skin with a soft paintbrush from the tip of the nose to the anal plate. To validate our protocol, we measured the gular reflectance of randomly selected male lizards ($N = 7$ per group) before and after application of fat (control group) or of the UV reducing treatment (UV-reduced group). After 30 min, the control did not change spectral parameters while the UV reducing treatment significantly shifted the maximal peak of UV reflectance up 4.35 ± 2.86 nm towards the visible domain and reduced UV chroma by 4.54 ± 1.69 % without changing the other spectral parameters (Martin, unpublished data). The effect of the UV reducing treatment faded with time but persisted during at least 2 hours. Half an hour after the application, the treatment reduced UV reflectance within the natural range of variation of UV chroma (see Article 3).

MATE CHOICE TRIALS

We designed sequential mating trials by pooling males into 52 quartets (24 in 2012 and 28 in 2013). To the best of our knowledge from the field, this design mimicked well the reproductive behaviour of common lizards where highly mobile males most probably approach resident females in a sequential manner during the mating season. To ensure that males of the same quartet were as similar as possible, lizards were matched by SVL (± 2 mm), body mass (± 600 mg) and gular and ventral coloration. For each quartet, two lizards were randomly attributed to the control group and two other lizards to the UV-reduced group. We found no differences in morphology and coloration between UV-control and UV-reduced individuals prior to the experiment (Student's t-tests, all $p > 0.27$). Each male quartet was attributed a single female according to their rank for SVL, such that longer females were provided with the opportunity to mate with longer males. This procedure was done to avoid size mismatches and thus focus on the role of UV coloration in mate choice, given that assortative mating by size has been demonstrated in the common lizard (Richard *et al.*, 2005; Thorpe *et al.*, 2001).

Each female encountered each of the four male in a random sequence of male UV treatments to avoid confounding treatments with female mating history. Each female was tested at the same hour of the day for all trial and during the natural activity period (10h-17h). In general, each male was tested with only one female but, because of difficulties with pooling similar males in quartets, we had to present 25 males with two females (12 in 2012 and 13 in 2013). For these males, we waited at least two days between the first and the second mating trial of the same male to avoid effects of sperm depletion. In a previous study, we found no effect of male mating history on the male willingness to mate (Kaufman, Laloi & Le Galliard, unpub. data). We thus considered the two repeats of the same male as independent observations.

Immediately before each trial, internal equipments were removed from the female's terrarium that was then separated into two compartments by a removable opaque wall. After the treatment application, the male was introduced in the compartment unoccupied by the female. During the behavioural trials, white UV- enriched light was provided by UV-B neons located 70 cm above the ground and heat was provided by two incandescent bulbs located above each compartment. The room temperature was maintained at 20-21°C. After 10 min of acclimation, heat was turned off, an incandescent bulb of 40 W was turned on above the female's compartment to generate a thermal gradient, and the opaque wall was removed gently to start behavioural interactions.

All trials were videotaped with a digital camera (Wat-902B, Watec Co., LTD, Japan) until the end of the first copulation attempt if pairing was successful or until one hour in the other (Heulin, 1988; Fitze *et al.*, 2010). Videos were analysed later by a person unaware of the experimental treatments in order to record detailed behavioural data. During a first assessment stage, lizards remained at a distance from each other and observed each other. Generally, the male initiated movement towards the female in a more or less direct and rapid way, and attempted to bite the female at the tip of the tail. Then, after successive bites, the male moved its grip little by little down to the posterior part of the female abdomen. When the

male was well positioned, it wrapped itself around the female and adjoined his cloaca to the female's cloaca, which should mark the beginning of pairing. On average, pairing lasted $24:17 \pm 08:56$ min (range: 02:45 – 56:53 min). From the beginning of the sequence until copulation, females resisted more or less to the male by bites or flips (the female rolled violently on itself). Thus, to assess female resistance to mating and pre-copulatory female mating behaviour, we extracted the numbers of bites and the presence of female flips (binary variable) from each trial. We also extracted the pairing success (the presence or absence of copulation during trial) and the duration of pairing when mating was successful (the duration from cloaca apposition to partner separation).

Females that performed flips bite males more often (Spearman's rank correlation test, $r = 0.48$, $p < 0.001$) and males that did not mate were more often bitten by the female ($r = -0.23$, $p < 0.001$). The number of female bites was not related to the duration of copulation ($r = -0.06$, $p = 0.47$). Two days after the last behavioural trial of the male, we collected a small part of their tail tip (1 mm) to assess paternity and stored tissue samples in 70% ethanol before releasing males in outdoor enclosures. When all trials were completed, females were released in small outdoor cages (1 m², two females) protected from predators in order to facilitate their monitoring throughout gestation. During gestation, females were provided with food and water *ad libitum*.

PATERNITY ASSIGNMENTS

Some days before parturition, females were captured, brought back to the laboratory and placed in husbandry in standard conditions (see above). At the time of parturition, we counted live newborns, dead newborns and aborted or unfertilized eggs of each clutch. Tissue samples (tail tips or egg samples) were collected from all items as well as from mothers and were stored in 70% ethanol. After tissue sampling, females were released in the outdoor enclosures and live newborns were released in the small outdoor cages of their mother (two families per cage). Offspring growth and survival was monitored every 2 weeks during 1 month and half (work in progress and not reported in this study).

Genomic DNA was extracted from all tissue samples using the QIAquick 96 Purification Kit (QIAGEN) according to the manufacturer's instructions. Individuals were genotyped using 5 microsatellite markers (Lv-3-17, Lv-4-72, Lv-4-aA, Lv-4-X, and Lv-4-115, Richard *et al.*, 2009). Samples were run on an ABI 3500 genetic analyser (Applied Biosystems) with a Genescan 600 Liz size standard. Sample data were analysed using either Genemapper 4.1 or Strand (Toonen & Hughes, 2001, <http://www.vgl.ucdavis.edu/STRand>). We checked for perfect match between reproductive items (newborns and eggs) and their mother, and then assessed paternities (no mismatch between potential father and the reproductive item) using CERVUS (Kalinowski, Taper & Marshall, 2007).

In total, 2 females did not mate during the behavioural trials and the others gave birth to a total of 249 offspring and eggs. Genomic DNA could be extracted for all items except for 1 juvenile and 10 eggs (potential unfertilized eggs). During paternity assignment tests, we found a single candidate father for all except 2 juveniles and 3 dead embryos. Two females laid unfertilised clutches (5 eggs in total) and, among the female giving birth to fertilised eggs, three females also produced 1 unfertilised egg and one female produced 2 unfertilized

eggs. All analyses were therefore performed on the 231 eggs and offspring successfully attributed to a unique father.

STATISTICAL ANALYSES

We used R 2.13.1 software (R Development Core Team, 2011) to conduct all statistical analyses. We first tested effects of male UV treatment and design variables on female resistance and pairing behaviour. To do so, we used generalised linear mixed-effects models (GLMM) that account for random intercept variation among females for the number of bites (Poisson distribution, log link), for the presence of flips and the pairing success (Binomial distribution, logit link) and for the duration of copulation (Gaussian distribution, identity link). All initial, full models included fixed, additive effects of year, trial order (categorical factor), male UV treatment as well as their two-way and three-way interactions. In addition, the body size of females was included as covariate. Model parameters were estimated with a Laplace approximation of the maximum likelihood in *lmer* and fixed effects were tested using likelihood ratio tests (Bolker *et al.*, 2009).

We further analysed effects of male UV treatment and design variables on male mating success including the proportion of fertilized eggs and the total fitness of each male using generalized linear models. For the proportion of fertilized eggs, we used a logistic regression (logit link, binomial errors) with the *glm* procedure (Venable & Ripley, 2002). Because of an excess of zero, we analysed the total male fitness using a zero-inflated model with the *zeroinfl* procedure (Zeileis, Kleiber & Jackman, 2008). This procedure allows fitting a two-component mixture model combining a point mass at zero with a binary modelling of unobserved state (zero vs. count, logit link and binomial errors) and a Poisson distribution (log link, Poisson errors). All initial models included fixed effects of year, trial order, male UV treatment and their two-way and three-way interactions as well as, for the proportion of fertilized eggs, additive effects of the number of males that are mated with the female and the female's clutch size. Goodness-of-fit tests revealed that all initial models fitted adequately the data. All minimum adequate models were then obtained by backward elimination of non-significant terms. Estimates (hereafter named β) are provided with standard errors unless otherwise stated.

RESULTS

FEMALE RESISTANCE BEHAVIOUR

The number of female bites was best predicted by a three-way interaction between the year, the female mating history (trial order) and the male UV treatment (likelihood ratio test: $df = 3$, $\chi^2 = 12.25$, $p = 0.007$), but not by the female body size ($df = 1$, $\chi^2 = 0.26$, $p = 0.61$). To interpret this three-way interaction, we re-analysed data from 2012 and 2013 separately, given that females were globally more aggressive towards male in 2013 than in 2012 ($df = 1$, $\chi^2 = 6.54$, $p = 0.011$, $\beta = 0.61 \pm 0.23$). We found that, in 2012, the number of female bites was influenced by additional effects of the trial order ($df = 3$, $\chi^2 = 303.67$, $p < 0.001$) and the male UV treatment ($df = 1$, $\chi^2 = 28.52$, $p < 0.001$, $\beta = 0.43 \pm 0.08$). Females were less aggressive during the two first trials and became on average about four times more aggressive during the

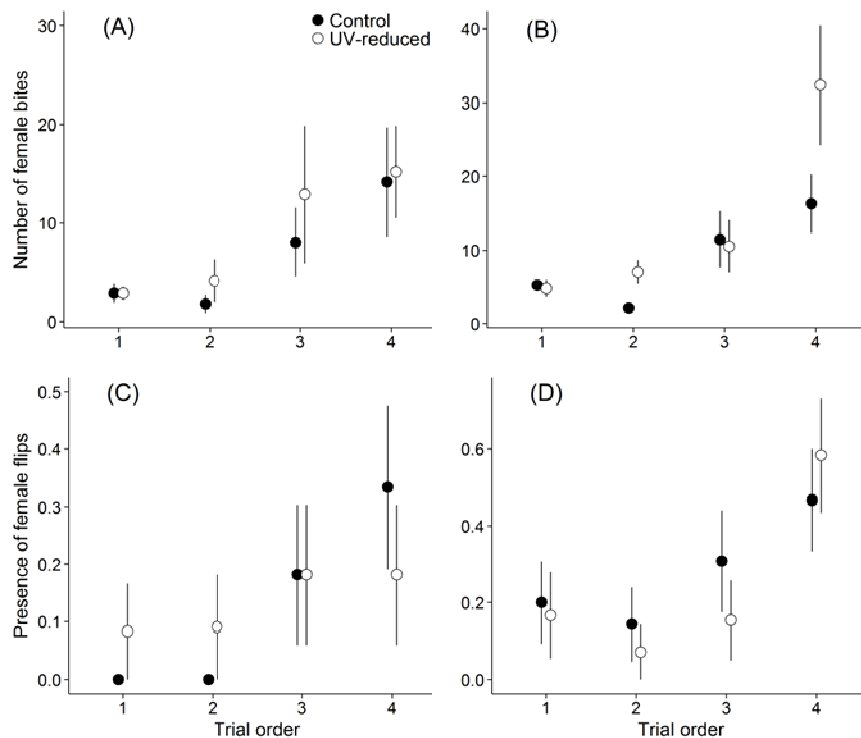


Figure 1. Plots of (A, B) the number of bites inflicted by females to males and (C, D) the presence of female flips during the interaction (A, C) in 2012 and (B, D) in 2013 depending on the trial order and the UV treatment of males. Data are given as means ($\pm$ SE).

two last trials. In addition, they significantly bite more UV-reduced males than UV-control-males on average (Figure 1). In 2013, the number of female bites depended on an interaction between trial order and male UV treatment ($df = 3$, $\chi^2 = 50.24$, $p < 0.001$). Females were more aggressive during the two last trials, and they bite more UV-reduced males during the second and the fourth trial (Figure 1). The presence of female flips was best explained by the year ($df = 1$, $\chi^2 = 4.37$, $p = 0.036$, $\beta = 0.91 \pm 0.44$) and the trial order ($df = 3$, $\chi^2 = 19.19$, $p < 0.001$), but neither by the female body size ($df = 1$, $\chi^2 = 0.24$, $p = 0.62$) nor by the male UV treatment ($df = 1$, $\chi^2 = 0.09$, $p = 0.76$). There was twice as much trial with female flips in 2013 than in 2012 and increased with trial order (Figure 1).

PAIRING BEHAVIOUR

During the behavioural trials, 2 females mated with no male (4 %), 3 females with only one male (5 %), 11 females with two males (21 %), 24 females with three males (47 %) and 12 females with four males (23 %). The pairing success increased with the female body size ($df = 1$, $\chi^2 = 6.39$, $p = 0.011$, $\beta = 0.15 \pm 0.06$), and was influenced by year ($df = 1$, $\chi^2 = 3.77$, $p = 0.052$, 2013: $\beta = 0.78 \pm 0.40$) and trial order ($df = 3$, $\chi^2 = 30.90$, $p < 0.001$). Mating occurred on average in 84.3 ± 5.1 % and 86.0 ± 5.0 %

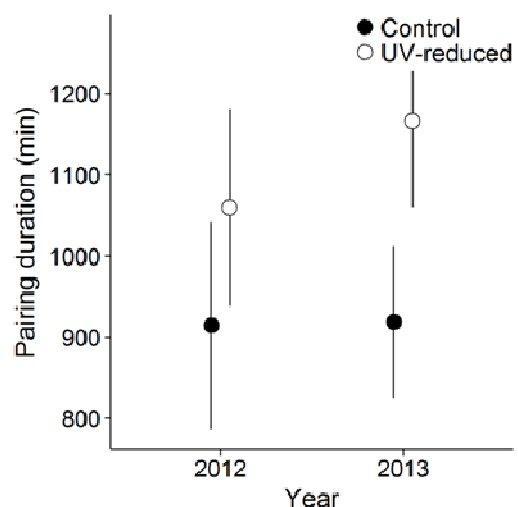


Figure 2. Duration of pairing per year depending on the UV treatment of males. Data are given as means ($\pm$ SE).

of cases (mean $\pm$ SE) respectively during the first and the second behavioural trials, but this dropped to 68.8 $\pm$ 6.8 % during the third trial and to 42.0 $\pm$ 7.0 % during the fourth trial. The pairing success was not influenced by the male UV treatment ($df = 1$, $\chi^2 = 1.74$, $p = 0.19$). When mating was successful, the duration of copulation was not predicted by the female size ($df = 1$, $\chi^2 = 0.45$, $p = 0.50$) and trial order ($df = 3$, $\chi^2 = 2.40$, $p = 0.49$), but it was influenced by an interaction between the year and the UV treatment ($df = 1$, $\chi^2 = 7.18$, $p = 0.007$, $\beta = 7.42\pm 2.78$). In 2012, there was no effect of design factors on the duration of copulation (all $p > 0.14$). In 2013, copulation lasted longer for UV-reduced males than for UV-control males ($df = 1$, $\chi^2 = 5.61$, $p = 0.018$, $\beta = 4.25\pm 1.76$, and all other factors with $p > 0.12$, Figure 2).

MALE MATING SUCCESS

Reproductive data and paternity assignments showed that, among mated females ($N = 49$), 8 mated females produced no eggs (16 %), 1 mated female produced only one egg (2 %), 14 mated females produced from 2 to 4 eggs (29 %), and 26 mated females produced from 5 to 8 eggs (53 %). Mated females that did not produce eggs most probably failed to ovulate because they never took significant body mass during gestation (pers. obs.). Clutch size was not correlated with female body size (Spearman's correlation test, $r = 0.10$, $p = 0.50$). Among females mated with at least two males, only 12 females (25 %) produced a clutch with multiple paternity, and only one clutch was sired by three different males.

The proportion of fertilized eggs of males was best predicted by a three-way interaction between the year, the trial order and the male UV treatment ($df = 3$, $\chi^2 = 13.54$, $p = 0.004$), but not by clutch size ($df = 1$, $\chi^2 = 0.01$, $p = 0.92$) or number of mated males ($df = 1$, $\chi^2 = 0.20$, $p = 0.65$). Analysis of data from 2012 showed no effect of the male UV treatment and design factors on the proportion of fertilized eggs (all $p > 0.19$): each male fertilized on average 21.3 % of females' eggs. In 2013, the proportion of fertilised eggs was affected by the interaction between the trial order and the male UV treatment ($df = 3$, $\chi^2 = 20.02$, $p < 0.001$) but not by the other factors (all $p > 0.66$). Male fertilisation success was high for UV-reduced males during the first and second trials, but it then dropped dramatically. In UV-

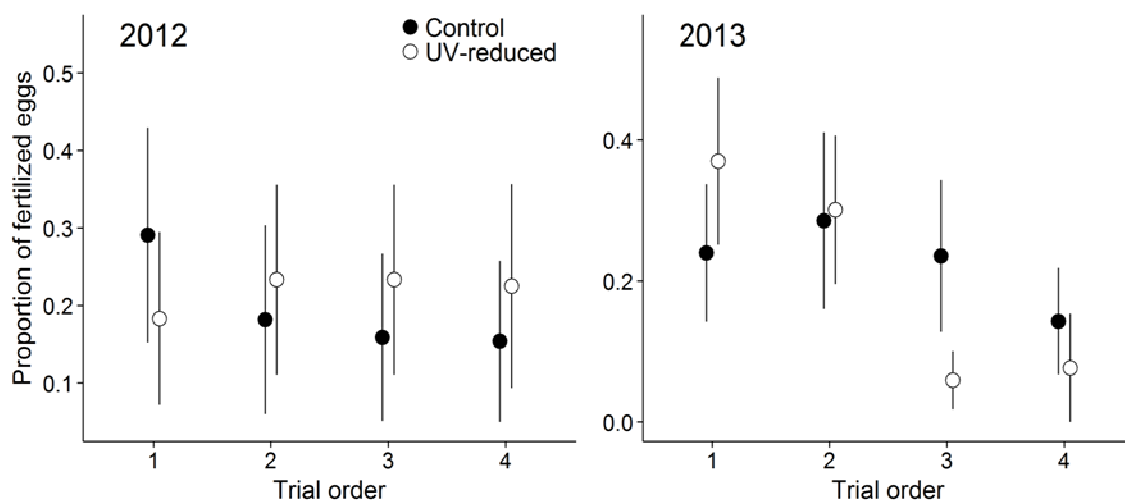


Figure 3. Proportion of fertilised eggs by males in 2012 (upper) and 2013 (lower) depending on their order of presentation to females and their UV treatment. Data are given as means ($\pm$ SE).

control males, changes with mating trial order were less abrupt with smaller values than UV-reduced males at the beginning of the sequence and larger values at the end (Figure 3). We found no effect of the UV treatment and the design factors on the total male fitness (for zero excess, effects of year: $df = 1$, $\chi^2 = 0.077$, $p = 0.78$; trial order: $df = 3$, $\chi^2 = 6.84$, $p = 0.077$; male UV treatment: $df = 1$, $\chi^2 = 0.66$, $p = 0.42$; for count data, effects of year: $df = 1$, $\chi^2 = 0.03$, $p = 0.86$; trial order: $df = 3$, $\chi^2 = 0.78$, $p = 0.86$; male UV treatment: $df = 1$, $\chi^2 = 0.12$, $p = 0.73$).

DISCUSSION

Our study demonstrates that male UV coloration influences female resistance to mating, copulation duration and male fertilisation success. These effects were modulated by the female's mating history and the study year, and did not lead to significant changes in the average fitness of males from the two treatments. Indeed, female mate choice was more importantly influenced by female body size, study year and mating history. Female body size influenced positively the pairing success. Furthermore, females were cooperative to mate with the two first presented males but they became more aggressive and resistant to mating with subsequent males, which resulted in a decrease of pairing success. In contrast, the order of presentation of males to females had no effect on the duration of copulation. Thus, female aggressiveness and resistance aimed at avoiding mating and limiting the number of sexual partners, which is consistent with the assumption of costly mating for females in common lizard (Fitze *et al.*, 2005).

PRE-COPULATORY AND COPULATORY BEHAVIOUR

We observed that females were significantly more aggressive towards UV-reduced males than toward control males, especially during the first year of the study and during the last mating trial of the second year. This demonstrates that UV manipulation affected female pre-copulatory behaviours but suggests that in 2013, female became choosier as the number of their prior mates increased. The results from the second study year suggest that females were relatively indiscriminate with their first mates to ensure fertilisation of their eggs and became choosier with the subsequent partners, which supports the hypothesis of trading-up mate choice in common lizards (Jennions & Petrie, 2000; Fitze *et al.*, 2010; Laloi *et al.*, 2011). In addition, the UV manipulation affected the pairing duration during the second study year, where females mated longer with UV-reduced males than control males. This result seems counter-intuitive since longer pairing should be beneficial to male mating success if it led to longer copulation time and larger amount of inseminated sperm (see Simmons, 2005 for a review).

These behavioural results add to a growing list of studies showing that female exert pre-copulatory mate choice according to the reflectance patterns of males in the UV range in birds (Bennett *et al.*, 1996; Andersson *et al.*, 1997; Bennett *et al.*, 1997; Hunt *et al.*, 1999; Pearn, Bennett & Cuthill, 2001; Siitari *et al.*, 2002), fishes (Garcia & de Perera, 2002; Kodric-Brown *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2002; Cummings, Rosenthal & Ryan, 2003; Boulcott, Walton & Braithwaite, 2005; Cummings *et al.*, 2006; Rick, Modarressie & Bakker, 2006) and amphibians (Secondi *et al.*, 2012). This does not necessarily imply that UV-based female

mate choice is a widespread phenomenon in vertebrates though. First, several mate choice studies failed to find conclusive effects of male UV coloration on female mate choice (e.g., Hunt *et al.*, 2001; Ballentine & Hill, 2003; Cummings *et al.*, 2003; Liu, Siefferman & Hill, 2007; Kurvers *et al.*, 2010; Secondi *et al.*, 2012). In addition, as pointed out by Andersson and Amundsen (1997), Siitari *et al.* (2002) and again Kurvers *et al.* (2010), several mate choice experiments totally removed or reduced the male UV reflectance patterns outside the natural range and thus, animals looks ‘odd’. A better approach is to vary the UV reflectance within the natural range.

Third, most experiments assessed female mate choice using simultaneous choice tests. A simultaneous mate choice design consists to present simultaneously two or more males, placed in individual boxes such that they do not see each other’s, to a female of which they are often separated by a light filter in most cases. Such a design controls well for male-male interactions but interfere with physical and chemical cues usually involved in mate selection and prohibits direct physical interactions between mates (Shackleton, Jennions & Hunt, 2005). Yet, reproductive success of males is modulated by their ability to control the mating behavioural process, especially in context of sexual conflict (Arnqvist & Rowe, 2005) which cannot take into account with such a design, and the post-copulatory selective processes (Parker, 1970; Eberhard, 1996). Here, the UV manipulation affected female pre-copulatory and copulation behaviours but not the pairing success, probably because the outcome of female-male interactions was to some extent under male control (Fitze *et al.*, 2005; Fitze *et al.*, 2008). In addition, sequential mate choice should be the rule in nature for many polyandrous species where females can rarely compare males simultaneously (Milinski & Bakker, 1992). Consequently, we recommend the use of sequential design with direct physical interaction for future investigations of UV-based female preferences.

EFFECTS OF THE UV MANIPULATION ON MALE MATING SUCCESS

Paternity analyses highlighted that UV-reduced males had similar fertilisation success than UV-control males in 2012 despite stronger resistance of females and a trend for shorter pairing duration. In 2013, we found that the proportion of eggs fertilised by males depended on their UV treatment as well as the female’s mating history. The proportion of eggs fertilised by UV-reduced males was slightly higher than those of UV-control males when they were the first mating partner of females, but it was smaller when they were one of the two last mating partners. This pattern reflected partially the pre-copulatory behaviour of females and may be due to subtle differences in male insemination and sperm competition among males occurs (Parker, 1970; Birkhead 1998). But, it also could suggest that females exerted some form of cryptic choice (Eberhard, 1996) based on the UV component of male coloration by negatively skewing fertilisation success of males with a weaker UV reflectance. However, because we found no relationship between the UV treatment of males and their total fitness, it appears that females can modulate the fertilisation process but that some post-fertilisation processes can interfere and control the outcome of mating limiting the possibility for females to exert their choice of sires. Nevertheless, future works should investigate the effect of manipulation of UV coloration of males on phenotype and fitness of their offspring in order to confirm this assumption.

CONCLUSION

In summary, our laboratory study demonstrates that the UV component of male coloration provides a visual cue on which females rely during pre-copulatory and copulatory mechanisms of mate choice. In addition, our results suggest that females may further bias sperm use in favour of males with higher UV reflectance under conditions relevant to strong female mate choice. Thus, in common lizards, the UV component of male coloration functions as a potential signal of male quality in female mate choice. However, female mating preferences did not influence the outcome of mating and generated no significant differences in male genetic mating success, which could be the consequence of a limited control of female on multiple mating.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to Amandine Boniface, Chloé Vilette and Samuel Perret for help in the laboratory. This research was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). All procedures comply with all laws on animal experimentation in France and Europe, and protocols were approved by authorisation Ce5/2011/024.

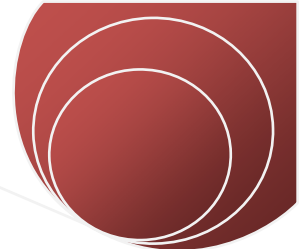
REFERENCES

- Andersson, M. (1994) Sexual selection. Princeton University Press., Princeton, NJ.
- Andersson, S. & Amundsen, T. (1997) Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 264, 1587-1591.
- Arnqvist, G. & Rowe, L. (2005) Sexual conflict. Princeton University Press, Princeton.
- Bajer, K., Mólnar, O., 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.
- Bajer, K., Mólnar, O., Török, J. & Herczeg, G. (2011) Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biology Letters* 7, 866-868.
- Ballentine, B. & Hill, G.E. (2003) Female mate choice in relation to structural plumage coloration in Blue Grosbeaks. *Condor* 105, 593-598.
- Bauwens, D. (1987) Sex recognition by males of the lizard *Lacerta vivipara*: an introductory study. *Amphibia - Reptilia* 8, 49–57.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Lunau, K. (1997) Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 8618-8621.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Maier, E.J. (1996) Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 380, 433-435.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 127-135.
- Boulcott, P.D., Walton, K. & Braithwaite, V.A. (2005) The role of ultraviolet wavelengths in the mate-choice decisions of female three-spined sticklebacks. *The Journal of experimental biology* 208, 1453-1458.
- Bowmaker, J.K. (2008) Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision research* 48, 2022-2041.

- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (2011) Principles of animal communication, second edition. Sinauer Associates.
- Cooper, W.E. & Vitt, L.J. (1993) Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour* 45, 683-693.
- Cote, J., Le Galliard, J.F., Rossi, J.M. & Fitze, P.S. (2008) Environmentally induced changes in carotenoid-based coloration of female lizards: a comment on Vercken et al. *Journal of evolutionary biology* 21, 1165-1172; discussion 1160-1164.
- Cummings, M.E., De Leon, F.J.G., Mollaghan, D.M. & Ryan, M.J. (2006) Is UV ornamentation an amplifier in swordtails? *Zebrafish* 3, 91-100.
- Cummings, M.E., Rosenthal, G.G. & Ryan, M.J. (2003) A private ultraviolet channel in visual communication. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270, 897-904.
- Eberhard, W.G. (1996) Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton.
- Fitze, P.S., Cote, J. & Clobert, J. (2010) Mating order-dependent female mate choice in the polygynandrous common lizard *Lacerta vivipara*. *Oecologia* 162, 331-341.
- Fitze, P.S. & Le Galliard, J.F. (2008) Operational sex ratio, sexual conflict and the intensity of sexual selection. *Ecology Letters* 11, 432-439.
- Fitze, P.S., Le Galliard, J.F., Federici, P., Richard, M. & Clobert, J. (2005) Conflict over multiple-partner mating between males and females of the polygynandrous common lizards. *Evolution* 59, 2451-2459.
- Font, E. & Molina-Borja, M. (2004) Ultraviolet reflectance of color patches in *Gallotia galloti* lizards from Tenerife, Canary islands. *The Biology of Lacertid lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives* 8, 201-221.
- Garcia, C.M. & De Perera, T.B. (2002) Ultraviolet-based female preferences in a viviparous fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52, 1-6.
- Griggio, M., Zanollo, V. & Hoi, H. (2010) UV plumage color is an honest signal of quality in male budgerigars. *Ecological Research* 25, 77-82.
- Heulin, B. (1988) Observations sur l'organisation de la reproduction et sur les comportements sexuels et agonistiques chez *Lacerta vivipara*. *Vie Milieu* 38, 177-187
- Hunt, S., Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D., Church, S.C. & Partridge, J.C. (2001) Is the ultraviolet waveband a special communication channel in avian mate choice? *Journal of Experimental Biology* 204, 2499-2507.
- Hunt, S., Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D. & Griffiths, R. (1999) Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour* 58, 809-815.
- Jennions, M.D. & Petrie, M. (2000) Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews* 75, 21-64.
- Johnsen, A., Andersson, S., Ornborg, J. & Lifjeld, J.T. (1998) Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (*Aves* : *Luscinia s. svecica*): a field experiment. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 265, 1313-1318.
- Johnstone, R.A. (1995) Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle - Reviewing the evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 70, 1-65.
- Kalinowski, S.T., Taper, M.L. & Marshall, T.C. (2007) Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology* 16, 1099-1106.

- Keyser, A.J. & Hill, G.E. (2000) Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology* 11, 202-209.
- Kodric-Brown, A. & Johnson, S.C. (2002) Ultraviolet reflectance patterns of male guppies enhance their attractiveness to females. *Animal Behaviour* 63, 391-396.
- Kurvers, R., Delhey, K., Roberts, M.L. & Peters, A. (2010) No consistent female preference for higher crown UV reflectance in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*: a mate choice experiment. *Ibis* 152, 393-396.
- Laloi, D., Eizaguirre, C., Federici, P. & Massot, M. (2011) Female choice for heterozygous mates changes along successive matings in a lizard. *Behavioural Processes* 88, 149-154.
- Laloi, D., Richard, M., Lecomte, J., Massot, M. & Clobert, J. (2004) Multiple paternity in clutches of common lizard *Lacerta vivipara*: data from microsatellite markers. *Molecular Ecology* 13, 719-723.
- Liu, M., Siefferman, L. & Hill, G.E. (2007) An experimental test of female choice relative to male structural coloration in eastern bluebirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 623-630.
- López, P., Amo, L. & Martín, J. (2006) Reliable signaling by chemical cues of male traits and health state in male lizards, *Lacerta monticola*. *Journal of Chemical Ecology* 32, 473-488.
- 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, 1743-1755.
- Martin, M., Meylan, S., Gomez, D. & Le Galliard, J.-F. (2013) Ultraviolet and carotenoid-based colouration in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in relation to age, sex, and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* 110, 128-141.
- Massot, M., Clobert, J., Pilorge, T., Lecomte, J. & Barbault, R. (1992) Density dependence in the common lizard - demographic consequences of a density manipulation. *Ecology* 73, 1742-1756.
- Milinski, M. & Bakker, T.C.M. (1992) Costs influence sequential mate choice in sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 250, 229-233.
- 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-e19360.
- Parker, G.A. (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 45, 525-&.
- Pearn, S.M., Bennett, A.T.D. & Cuthill, I.C. (2001) Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 268, 2273-2279.
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richard, M., Lecomte, J., De Fraipont, M. & Clobert, J. (2005) Age-specific mating strategies and reproductive senescence. *Molecular Ecology* 14, 3147-3155.
- Richard, M., Losdat, S., Lecomte, J., De Fraipont, M. & Clobert, J. (2009) Optimal level of inbreeding in the common lizard. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276, 2779-2786.
- Rick, I.P., Modarressie, R. & Bakker, T.C.M. (2006) UV wavelengths affect female mate choice in three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour* 71, 307-313.
- 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, e30391.
- Senar, J.C. (2006) Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. *Bird coloration (volume II): function and evolution* (eds H.G. E. & M.K. J.), pp. 87-136. Harvard University Press, Cambridge.

- Shackleton, M.A., Jennions, M.D. & Hunt, J. (2005) Fighting success and attractiveness as predictors of male mating success in the black field cricket, *Teleogryllus commodus*: the effectiveness of no-choice tests. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58, 1-8.
- Siitari, H., Honkavaara, J., Huhta, E. & Viitala, J. (2002) Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 63, 97-102.
- Simmons, L.W. (2005) The evolution of polyandry: Sperm competition, sperm selection, and offspring viability. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, pp. 125-146.
- Smith, E.J., Partridge, J.C., Parsons, K.N., White, E.M., Cuthill, I.C., Bennett, A.T.D. & Church, S.C. (2002) Ultraviolet vision and mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology* 13, 11-19.
- Stapley, J. & Whiting, M.J. (2006) Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biology Letters* 2, 169-172.
- Thorpe, R.S. & Richard, M. (2001) Evidence that ultraviolet markings are associated with patterns of molecular gene flow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98, 3929-3934.
- Toonen, R.J. & Hughes, S. (2001) Increased throughput for fragment analysis on an ABI PRISM (R) automated sequencer using a membrane comb and STRand software. *Biotechniques* 31, 1320-1324.
- Venable, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern applied statistics with S*. Springer, New York.
- Welch, A.M., Semlitsch, R.D. & Gerhardt, H.C. (1998) Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science* 280, 1928-1930.
- Zeileis, A., Kleiber, C. & Jackman, S. (2008) Regression Models for Count Data in R. *Journal of Statistical Software* 27(8).



The importance of short and far-red wavelength sensitivity for visual discrimination in two species of Lacertid lizards

Mélissa Martin¹, Sandrine Meylan^{1,2}, Doris Gomez³, Jean-François Le Galliard^{1,4} and Ellis R. Loew⁵

¹ CNRS UMR 7625, Laboratoire Ecologie & Evolution, Université Pierre et Marie Curie, 7, quai Saint Bernard, case 237, 75005 Paris, France ; ² IUFM de Paris-Université Sorbonne Paris IV, 10 rue Molitor, 75016 Paris, France ; ³ CNRS UMR 7179, Muséum National d'Histoire Naturelle, Département d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France ; ⁴ CNRS UMS 3194, CEREPE – Ecotron IleDeFrance, École Normale Supérieure, 78 rue du Château, 77140 St-Pierre-lès-Nemours, France ; ⁵ Department of Biomedical Sciences, College of Veterinary Medicine, Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA.

In preparation for Journal of Experimental Biology

ABSTRACT

Males and females from Lacertid lizard species often display conspicuous colourations involved in intraspecific communication. However, visual systems of Lacertidae have not been studied and their spectral sensitivity remains unknown. Here, we characterised visual sensitivity of two Lacertid species from contrasted habitats, the wall lizard *Podarcis muralis* and the common lizard *Zootoca vivipara*. Both species possess a pure-cone retina with one class of double cones and four spectral classes of single cone photoreceptors. The two species differ in the spectral sensitivity of the LWS cones, the relative abundance of UVS single cones (more abundant in *Z. vivipara*), and the coloration of oil droplets. Wall lizards have pure vitamin A1-based photopigments while common lizards possess mixed vitamin A1- and A2- photopigments extending spectral sensitivity into far red light, a very rare feature in terrestrial vertebrates. We found that spectral sensitivity in the UV and in the far red improved discrimination of small variation in throat coloration among male common lizards. Thus, retinal specialisations may optimise visual acuity in common lizards, which indicates that visual system and visual signals have co-evolved.

Key words: Color vision – Pure-cone retina – UV sensitivity – Vitamin A1/A2-based pigments – Spectrophotometry – *Zootoca vivipara* – *Podarcis muralis*

INTRODUCTION

In vertebrates, vision is a key sense involved in behaviours such as mating, foraging and predator avoidance, and visual capabilities may be optimized to the ecological niche of each species. Thus, it is of considerable interest to comprehend how animals perceive their coloured environment and distinguish different colours. In vertebrates, photopic vision of colours is primarily controlled by a set of retinal photosensitive cells, photoreceptors, consisting of inner and outer segments connected by a cilium. Light sensitivity is conferred by visual pigment molecules located in the disc membranes of the outer segments, and composed of a transmembrane opsin protein associated with a chromophore retinal (for details, see Yokoyama, 2000). Nomenclature of photopigments is complicated and confused (Collin *et al.*, 2009; Kelber & Osorio, 2010) and thus, they usually are named according to the part of spectrum to which they are absolutely or relatively most sensitive: long-wavelength (red, LWS class), middle-wavelength (green, MWS class), short-wavelength (blue, SWS class) and very short-wavelength (violet/ultraviolet, VS/UVS class, Kelber, Vorobyev & Osorio, 2003). Characterization of the spectral properties of the retina and these adaptations is therefore a prerequisite for understanding the evolution of the visual capabilities.

In vertebrates, two main retinal specialisations can modify the spectral sensitivity of cone photoreceptors. In reptiles and birds, a coloured oil droplet located in the distal region of the inner segment of single cones narrows the spectral sensitivity by filtered photons before they reach pigments (reviewed in Bowmaker, 2008). Thus, oil droplets decrease cone quantum catch and thus increase noise but, they also reduce the overlap in sensitivity between spectrally adjacent cones so that discrimination of object colours is ultimately strengthened. Furthermore, two variants of chromophores exist. A first form is derived from vitamin A1 and is commonly encountered in the eye of terrestrial vertebrates, while a second form is based on vitamin A2, possibly in mixture with the A1 chromophore, and is found in many aquatic vertebrates (teleost fishes, amphibians and aquatic reptiles, reviewed in Yokoyama, 2000). For a same opsin protein, long and middle wavelength-sensitive A2 pigments (porphyropsin) show an absorption peak shifted toward longer wavelengths than A1-based pigment (rhodopsin, Whitmore & Bowmaker, 1989; Harosi, 1994). It has been shown that some species present individual plasticity in the relative proportion of rhodopsin and porphyropsin with age, hormone, light, temperature, season or migration from freshwater or saltwater or vice versa (Beatty, 1984; Beatty, 1966; Beatty, 1975; Knowles & Darntnall, 1977; Crescitelli, 1972). An increase of the A2-based pigment is then consistent with change for a more reddish environment. Yet, some studies found a chromophore mixture in lizards (Bowmaker, Loew & Ott, 2005; Provencio, Loew & Foster, 1992) and, more surprisingly, *Anolis carolinensis* possesses a pure-cone retina containing only A2 pigments (Provencio *et al.*, 1992; Loew *et al.*, 2002). The effects of these different forms of visual variation on visual performance are poorly known.

Among the various groups of vertebrates investigated so far, lizards are known to possess three to four distinct classes of photoreceptors (tri- or tetrachromats) including one photoreceptor sensitive to light in the UV range (300-400 nm, Fleishman, Loew & Leal, 1993

and references thereafter). Visual sensitivity has been investigated in several lizard species which, according to the tree of squamates from Vidal and Hedges (2009), belong to the Iguania infraorder (Dactyloidae, Loew *et al.*, 2002; Provencio *et al.*, 1992; Fleishman *et al.*, 1997; Crotaphytidae, Macedonia *et al.*, 2009) (Polychrotidae, Loew *et al.*, 2002; Agamidae, Barbour *et al.*, 2002; and Chamaleonidae, Bowmaker *et al.*, 2005), the Gekkota infraorder (Gekkonidae, Loew, 1994; Loew *et al.*, 1996; and Sphaerodactylidae, Ellingson, Fleishman & Loew, 1995) or the Scinciformata infraorder (Cordylidae, Fleishman, Loew & Whiting, 2011). Nevertheless, to date, the Anguimorpha, Teiiformata and Lacertibaenia infraorders have been neglected and our knowledge of lizard visual sensitivity remains then strongly limited. Here, we focused on the Lacertibaenia group and in particular on the Lacertidae family which includes the most common European lizard species. Lacertids are small to medium-sized actively foraging and mostly terrestrial lizards native to Europe, Africa and Asia with a diurnal activity pattern and occurrence in various types of habitat such as, e.g., peat bogs, scrubs, open rocks or sand desert habitats (Pough *et al.*, 2001). Vision is extremely interesting to study in lacertids because these animals are thought to be strongly dependent on olfaction for foraging, navigation and communication (see Mason & Parker, 2010). In addition, several lacertid species display coloured ornaments that are brighter in males than in females (reviewed in Cooper & Greenberg, 1992) including in the UV range (e.g., Martin *et al.*, 2013; Font, Pérez I De Lanuza & Sampedro, 2009) which suggests a role of visual signals in intraspecific communication. For example, recent works highlighted that European green lizards, *Lacerta viridis*, can use UV signals to settle male contest (Bajer *et al.*, 2011) and female mate choice (Bajer *et al.*, 2010). Thus, it is highly likely that lacertids possess spectral sensitivity for vision in the UV range and, because they are less dependent on vision, we expect to discovery atypical visual features in these animals relative to those found in the other lizard families.

The common lizard, *Zootoca vivipara*, and the wall lizard, *Podarcis muralis*, are good candidates to study visual systems of lacertids owing to their ecology, body colouration and behaviour. The two species inhabit in contrasted habitats and display bright, non-nuptial colour patches reflecting in UV and involved in intra-specific communication. The common lizard is commonly found in moist and grassy open habitats dominated by a green background. Males bear a whitish throat and a belly coloration ranging from yellow to dark red interspersed with black spots, whereas the colouration in females varies from cream to orange with few dark spots (Bauwens, 1987; Vercken *et al.*, 2007). This ventral ornament also reflects in the UV range, especially on the throat of males which is exposed when males push up their front legs during agonistic interactions (Martin *et al.*, 2013). The wall lizard inhabits stone-walls and natural rock outcroppings in open habitats dominated by a grey, highly reflective background. Adults (>2 years) of both sexes exhibit three ventral colour morphs (white, yellow and orange, Galeotti *et al.*, 2010; Sacchi *et al.*, 2007) and males also have bright, blue marginal ventral scales called blue spots that they exhibit by presenting their flank and by push-up displays (Martin *et al.*, unpublished data).

In this study, we aimed to characterize the visual system of *Zootoca vivipara* and *Podarcis muralis* using physiological analysis of retina. To do so, the retina was analysed, spectral sensitivity of visual pigments and oil droplets was measured by

microspectrophotometry (MSP), and the relative abundance of different classes of photoreceptors oil droplets was assessed from retina photographs. We used this information to model visual capabilities of both species in order to estimate their ability to discriminate colour patches of conspecifics in a standard environment dominated by daylight. This exercise helped us to gain further insight into the evolution of the visual system structure in lizard species by testing for the optimisation of alternative visual systems against naturally occurring visual signals.

MATERIAL AND METHODS

STUDY ANIMALS

In September 2011, at the end of the activity season, we captured 4 common lizards (*Zootoca (Lacerta) vivipara*, 2 males and 2 females) and 4 European wall lizards (*Podarcis muralis*, 3 males and 1 female) at the CEREEP – Ecotron IleDeFrance field station (France, 60 m a.s.l., 48°17'N, 2°41'E). Adult common lizards were captured in enclosures located in a meadow where they can feed and behave like in natural populations. Adult European wall lizards were captured by nosing in a wild population living in the stone walls of the field station. After capture, each lizard was maintained in an individual terrarium containing damp sand and wet mosses. After some days of accommodation, terraria were placed in the dark in a climate chamber. Temperature was then progressively cooled from 14 to 4°C during the first week and afterwards maintained constant at 4°C to mimic natural wintering conditions (Heulin et al. 2005). In February 2012, the temperature in the chamber was progressively increased during 48h until it reached ambient temperature. Lizards were then removed from the chamber and maintained during one week in a terrarium provided with a light and heat source, a water dish, a shelter and live food. Afterwards, animals were shipped to the USA by air transport in a dark box and, upon arrival, were maintained in the same husbandry conditions. All analyses were repeated in France in May 2013 using wild caught animals (two adult individuals per species) to ensure that visual system data were not biased by the use of animals emerging from hibernation. We found no obvious difference between the two samples and between the sexes, and thus pooled all data into our analysis.

MICROSPECTROPHOTOMETRY

Microspectrophotometry (MSP) was conducted by E.R.L. and protocols were the same than those described by Loew et al. (2002, 1995). We used 4 common lizards and 4 wall lizards (two individuals per year for each species, at least one female per species). After at least 2 h of dark adaptation, animals were anaesthetised with isoflurane, decapitated with sharp shears and the eyes enucleated under dim red light (safelight No. 2, 15 W bulb; Kodak, Rochester, NU, USA). Subsequent preparation and measurements were done under infrared illumination (>800 nm, Kodak safelight No. 11) using image converters. Eyes were hemisected, the cornea was isolated and the retinas carefully removed from the pigment epithelium under hypertonic buffer solution of $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ -free Ringer's solution at pH 7.4 supplemented with 6% sucrose. Pieces of cornea and retina were macerated, sandwiched between two cover slips edged with silicone grease, and placed on the stage of a computer-controlled, single-beam MSP (Loew, 1994). Absorbance spectra were obtained for all clearly visible outer segments from 750 to

350 nm, and back again from 350 to 750 nm, with a wavelength accuracy of approximately 1 nm (Loew 1994). Whenever possible, the inner segment of the same cell was also scanned to measure the absorbance of the oil droplet or dispersed inner segment pigment. In some cases, it was not possible to scan the inner and outer segment for each cell and thus sample sizes for oil droplets and pigments differ. All absorbance data were checked a second time to ensure that the signal was caused by photo-pigments, which bleached after a first measurement.

Absorbance spectra of outer segments were normalised by dividing the absorbance value by the maximum absorbance. We then fitted a Gaussian function on data for each 20 nm in order to calculate the wavelength of maximal absorbance ($\lambda_{\max}$) according to the method described in Loew et al (2002). This method allows evaluating whether pigments are based on vitamin A1 and A2 by means of fit between A1 or A2 templates and the normalized Gaussian function. $\lambda_{\max}$ values are accurate to +1.0 nm and are reported here to the nearest whole integer. Oil droplet and dispersed pigment absorbance spectra were plotted directly in units of optical density. For identification, the value of the wavelength at which the absorbance is half way between the minimum and maximum values (λ_{mid}) was determined.

OIL DROPLETS COUNT

Previous detailed studies in lizards have demonstrated that each photoreceptor type is associated with one or two specific oil droplet types (e.g., Loew *et al.*, 2002; Fleishman *et al.*, 2011). Colourless oil droplets are always associated with pigments sensitive to short wavelengths (Loew *et al.*, 2002; Bowmaker *et al.*, 2005) and, on the basis of MSP measurements, can be divided into two sub-classes C1 and C2. Classically, UV light is filtered by the C1 class whereas it is transmitted by the C2 class. Yellow and green oil droplets are paired with pigments sensitive to middle and long wavelengths, respectively. In order to quantify these different types of oil droplets, we thus collected two small pieces of retina from each of three common lizards and three male wall lizards after anesthesia. Samples were placed in drop of buffer and covered with a grease-edged coverslip and examined using an Olympus BHT microscope at 40X. Several images from different areas of each retina were captured with JPG files and oil droplets were counted by eye from these images. In total, we counted around 200-800 oil droplets from each area. We did not attempt to score separately the different regions of the retina even though lizards may exhibit heterogeneous spatial distribution of their photoreceptors on the retina (New *et al.*, 2012). However, our protocol ensured that we captured average property of the eye. Associations between oil droplet classes and pigment classes were determined from data where inner segment was attached with a droplet.

BODY COLORATION MEASUREMENTS

We used the reflectance data of ventral coloration of adult male common lizards described in Martin *et al.* (2013). Briefly, reflectance spectral were measured in the centre of the throat, chest and belly for 84 males in the early summer using a spectrophotometer (USB2000; Ocean Optics Inc., Dunedin, FL, USA) calibrated between 200 and 850 nm, a Xenon light source (PX-2) covering the range 220-750 nm, and a 400- μm fibre optic probe (R400-7-UV/VIS, Ocean Optics Inc.). We restricted our analyses to the range 300-700 nm, which includes the broadest range of wavelengths known to be visible to lizards (Fleishman *et al.*,

2011). The end probe in contact with the lizard's skin was bevelled at 45° and the circular reading spot was approximately 1 mm². Reflectance was measured relative to a dark and a white diffusive standard (WS-1, Ocean Optics Inc.). For each lizard, we measured two reflectance spectra for each body zone and calculated the average spectrum. Since spectral characteristics of chest and belly colouration were not significantly different (Martin *et al.*, 2013), we only used throat and belly spectra in this study.

QUANTITATIVE MODEL

We modelled visual signals' perception by the common lizard using a version of the Vorobyev and Osorio's model (1998a). This model assumes a receptor noise colour opponent discrimination mechanism and can be parameterised with data on receptor spectral sensitivities, receptor abundance and noise levels in the photoreceptors (for further details and applications in other species, see Vorobyev *et al.*, 1998b; Siddiqi *et al.*, 2004; Osorio *et al.*, 2004). This model has been successfully tested against behavioural discrimination tests in some birds, mammals and insects, but not in reptiles. In a nutshell, the model calculates relative quantum catch by each photoreceptor type according to data on light entering the eye and the spectral sensitivity of the receptor, including lens, ocular media and oil droplet absorption and visual pigment absorbance. For a tetrachromat, this calculation allows to place any colour object seen under a given incident light into a tetrahedral colour space (Goldsmith, 1990; Vorobyev *et al.*, 1998b; Stoddard & Prum, 2008). A threshold distance between two colours (i.e., distance below which two stimuli are indistinguishable) can then be calculated following equation (5) in Vorobyev and Osorio's model (1998a), which assumes opponent mechanisms and noise in each receptor type. The distance in the tetrahedral colour space, ΔS , was calculated in units of multiples of just noticeable difference (jnd). A higher 'distance' in colour space between two colours indicates that these colours are easier to discriminate for a given visual system in a given environment. According to the opponent discrimination model, values of ΔS above 1 jnd indicate that colours can be discriminated, while values below 1 indicate that colours are indistinguishable.

No data on photoreceptor noise is available for reptiles. Here, we assumed that receptor noise is independent of light intensity (assuming a Weber fraction of 0.05). This relative sensitivity of single cones was calculated like the the product of the normalized absorbance spectrum of visual pigments (outer segment) and of the relative transmission spectrum of oil droplets (inner segment) assuming a transparent lens and ocular media in the range 350-700 nm . We used Hart and Vorobyev's templates (2005) and estimates of $\lambda_{\max}$ from our MSP data to fit normalized absorbance spectra for each type of visual pigment,. In addition, we used oil droplet templates from the same reference and estimates of λ_{mid} from our MSP data to calculate normalized transmission spectra of the oil droplets. These templates were designed for birds and there is no equivalent template for lizards. If both vitamin A1- and A2-based pigments were present in mixture, the absorbance spectra of both types of pigments were calculated separately, multiplied by 0.5 and added before to be normalized and multiplied by the transmission spectra. We used a standard irradiance spectrum for daylight (D65 spectrum, Wyszecki & Stiles, 1982) and all calculations of the model were ran using the software Avicol version 6 (Gomez, 2006).

To evaluate the importance of the relative abundance of UVS cones, we ran the model on all possible pairs of throat spectra from 84 male common lizards and calculated the value of ΔS for each of these throat colour pairs. Long wavelength-sensitive pigments with an A1 or A2 chromophore were assumed to be in a 50:50 proportion. Four visual systems were tested: (i) no UVS cones (model UVS 0 : SWS 1 : MWS 1 : LMW 1), (ii) UVS cones equal in abundance to other single cones (typical of most lizards, model 1:1:1:1), (iii) UVS cones twice more abundant than the other single cones (based on abundance observed in *Zootoca vivipara* relative to those in *Podarcis muralis*, model 2:1:1:1) and (iv) empirical estimates of the abundance of single cones in *Zootoca vivipara* (cone ratios 1:2:4:4). Furthermore, to explore the importance of the chromophore type, we ran the model on all possible pairs of throat spectra as well as on all possible pairs of belly spectra from the 84 male common lizards. Analyses were conducted with data from both body zones because of their differences of spectral properties: the throat is rich in UV and poor in yellow-red pigmentation while the belly presents reverse colour properties. We are thus interested by the ability of the model to detect small colour variations for each colour patch. We tested three conditions by assuming that the four types of cones are in equal proportion: (i) vitamin A1- and A2-based long wavelength-sensitive pigments in 50:50 proportion, (ii) pure A1-based long wavelength-sensitive pigments, and (iii) pure A2-based long wavelength-sensitive pigments.

RESULTS

VISUAL CHARACTERISTICS OF LACERTID LIZARDS

We did not measure spectral properties of ocular fluid in the two study species but our MSP analyses of the cornea revealed no absorption in the range 350-750 nm. The two study species possessed a pure-cone retina, which contained single cones with an oil droplet in their inner segment and double cones consisting of a principal member with an oil droplet and an accessory member with a dispersed pigment in its inner segment. In the two species, four

Table 1. Characteristics of visual pigments found in cones of common and wall lizards. Number of counted cells, spectral sensitivity (mean $\lambda_{\max} \pm$ SD) and associated oil droplet types were reported for the different cone types.

Pigment classes	<i>Zootoca vivipara</i>			<i>Podarcis muralis</i>		
	N	$\lambda_{\max}$	Oil droplet	N	$\lambda_{\max}$	Oil droplet
UVS (single)	4	358±8	C2	2	367±9	C2
SWS (single)	1	437	C1	3	456±23	C1
RH2 (single)	20	487±14	O	3	497±19	G
LWS (single) - Form A1	2	544±4	G or O	11	562±17	Y or G
LWS (single) - Form A2	23	617±23	G or O			
LWS (principal member of double)	6	614±17	G	1	584	Y
LWS (accessory member of double)	5	624±27	DP	1	558	DP

Because we could make a clear distinction between absorption profiles of LWS single cones fitted by a vitamin A1 or A2 template, the $\lambda_{\max}$ of each LWS pigment form is reported. Oil droplets belonged to 5 classes (C1 = colourless type 1, C2 = colourless type 2, G = green, Y = yellow, O = orange), plus a dispersed pigment (DP).

Table 2. Characteristics of oil droplet types in retinal samples of common and wall lizards.

Oil droplet classes	<i>Zootoca vivipara</i>			<i>Podarcis muralis</i>		
	N	λ_{mid}	% (range)	N	λ_{mid}	%
orange	28	538±6	52 (15-71)	55	500±8	27 (22-42)
green	24	503±10	29 (13-63)	5	470±4	64 (53-69)
yellow	9	406±9	19 (15-25)	4	429±22	9 (6-11)
colourless, type 1	4	+		2		
colourless, type 2	2	485±11		7	460±11	
dispersed pigment						

Number of oil droplets measured by MSP, spectral features ($\lambda_{\text{mid}} \pm \text{SD}$, the wavelength at which the absorbance is half) and abundance (in percentage) were reported for each oil droplet type.

Cut-off of the C2 droplets over the measurement range 340–750nm is not measurable and thus a ‘+’ indicates their presence in cells of retina.

distinct single-cone classes were identified and were characterised as UVS (ultraviolet- sensitive), SWS (short wavelength-sensitive), MWS (middle wavelength-sensitive) and LWS (long wavelength-sensitive). The details of pigment λ_{max} values of both species are provided in Table 1 (see Appendix 1 and 2 for representative examples of each pigment type for both species). Absorption profiles of visual pigments from *Podarcis muralis* were best fitted by a rhodopsine (vitamin A1) template. In *Zootoca vivipara*, pigment absorptions were best fitted by a rhodopsine or a porphyropsine (vitamin A2) template depending on the tested inner segment. Thus, common lizards display mixed vitamin A1- and A2-based visual pigments. Because our data do not allow estimating the proportion of each pigment type, we assumed a 50:50 proportion in our quantitative analyses of the visual sensitivity of *Zootoca vivipara*.

We found four classes of oil droplets and one type of dispersed inner segment pigments in each species (see Table 2 for estimates of λ_{mid} of oil droplets and dispersed pigments). The two species possessed green oil droplets and two types of colourless oil droplets (Figure 1). The retina of *Zootoca vivipara* possessed on average 19 % of colourless oil droplets in the sample of retina tested here, whereas the retina of *Podarcis muralis*

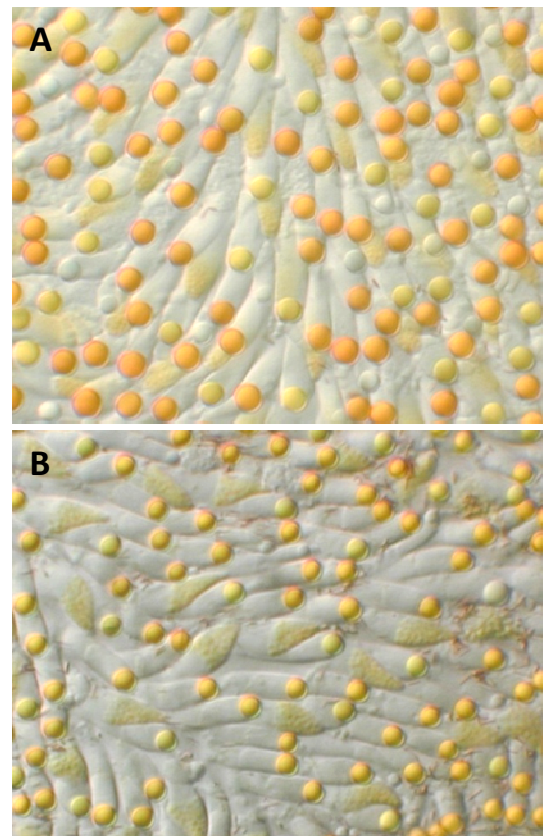


Figure 1. Light microscopy digital pictures of a small representative patch of the retina from (A) *Zootoca vivipara* and (B) *Podarcis muralis*. Individual photoreceptors (elongated cells) and oil droplets are visible in both digital pictures. Note that the presence of two clearly distinguishable types of coloured oil droplets in both species retina and the abundance of colourless oil droplet in the retina of *Zootoca vivipara*.

presented on average 9 % of colourless oil droplets. In addition, *Zootoca vivipara* had orange oil droplets and lacked yellow oil droplets while *Podarcis muralis* had yellow oil droplets and lacked orange oil droplets (see Appendix 3 for an example of each oil droplet and the dispersed pigment for both species). In both species, green oil droplets were on average less abundant than the other types of coloured oil droplets (Table 2, Figure 1). Data on the associations between oil droplet classes and pigment classes are provided in Table 1.

VISUAL SYSTEMS OF LIZARDS

A reviewed known characteristics of the visual sensitivity in lizard species was performed and data are presented in the main text of the thesis manuscript (chapter 2, p. 46).

QUANTITATIVE MODELLING OF VISUAL PERFORMANCES OF LACERTIDS

The relative sensitivity of each single cone types was calculated from templates for visual pigments and oil droplets, and is illustrated in Figure 2 for both species. The visual sensitivities of *Zootoca vivipara* and *Podarcis muralis* were similar from 300 to 500 nm, where the sensitivity of UVS and SWS cones had little overlap. By contrast, the range of sensitivity of MWS and LWS cones overlapped in both species. Due to the filtering effect of the oil droplet, the relative sensitivity of MWS cones was less than the one of the other cones especially in *Zootoca vivipara*. In addition, the retina of *Zootoca vivipara* displayed a wider range of sensitivity in long-wavelengths than the retina of *Podarcis muralis* owing to the chromophore mixture observed in the LWS visual pigment.

We quantified the colour distance between all the possible pairs among the eighty-four spectra from the throat of male common lizards on one hand and from the belly on the other, which resulted in 3486 $[(84 \times 83)/2]$ pairwise comparisons for each body zone. The sample distribution of colour distances for our best estimates of the reference visual system of *Zootoca vivipara* (chromophore mixture and cone ratios of 1:2:4:4) was characterised by a fat tail skewed to the right, a mode around 5 jnds and about 1 % of the distances less than 1 jnd. Thus, the visual system of *Zootoca vivipara* is well adapted to discriminate inter-individual

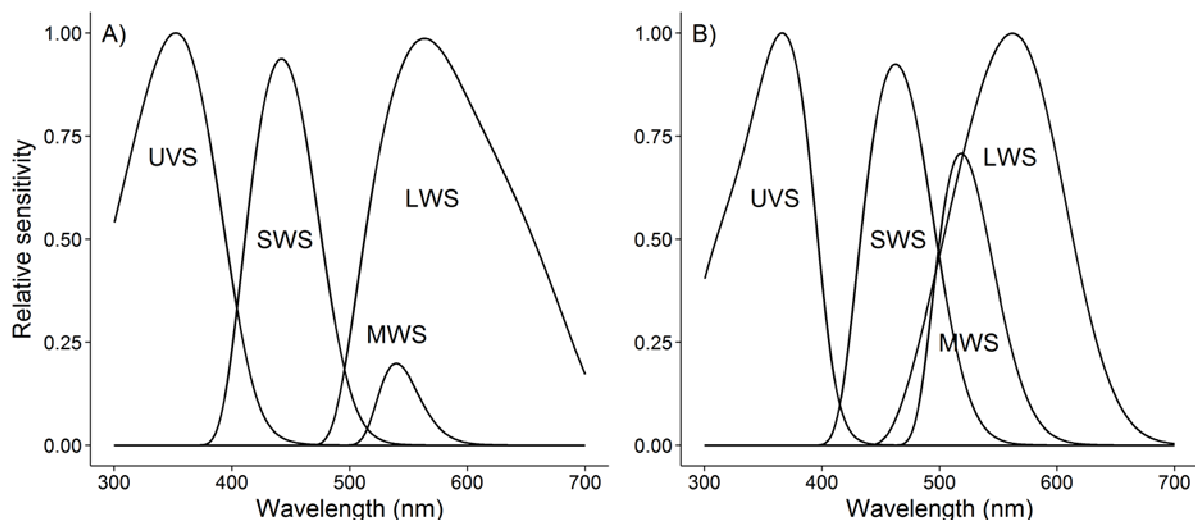


Figure 2. Relative sensitivity of single cones in (A) *Zootoca vivipara* and (B) *Podarcis muralis*. Relative sensitivity was calculated like the the product of the absorbance spectrum of visual pigments normalized to $\lambda_{\max}$ and of the normalized transmission spectrum of their associated oil droplet.

variation in body coloration. In the subsequent analyses, we calculated the proportion of colour distances between 1 jnd and 4 jnds (17.91% of colour pairs in the reference model) and assumed that these distances are "poorly distinguishable" in order to facilitate quantification of differences between visual systems.

We varied the relative abundance of UVS cones. When all types of cones were in equal ratios (model 1:1:1:1), 2.15% of colours pairs were undistinguishable and 28.76% of colour pairs were poorly distinguishable. By comparison, in absence of UV cones (model 0:1:1:1), lizards did not discriminate throat colours in 12.94% of cases, and 46.06% of colour pairs were poorly distinguishable. Thus, the absence of sensitivity to UV light strongly decreased the ability of the visual system of *Zootoca vivipara* to discriminate variation in throat coloration. When UV cones were twice more abundant than the other types of receptors (model 2:1:1:1), we find that 3.56% of colour pairs are undistinguishable and that lizards discriminate poorly throat colours in 39.21% of cases. Thus, with respect to the equal ratio model 1:1:1:1, increasing the abundance of UV cones decreased the visual discrimination of throat colours.

In *Zootoca vivipara*, a chromophore mixture enhanced discrimination of throat colours, but not in belly colours, with respect to a visual system with pure A1 pigments. With a pure A1 system, 2.17% of throat colours were undistinguishable and 41.48% of pairs of throat colours were poorly distinguishable, whereas 28.76% of throat colours were poorly distinguishable with a A1/A2 mixture system. With a pure A1 system, 0.43% of belly colours were undistinguishable and 9.97% of were poorly distinguishable while proportions were 0.20% and 9.08%, respectively, with a A1/A2 mixture system,. The output of the model with pure A2 pigments was similar to the output of the model with a A1/A2 mixture (for throat contrasts: 1.89% of pairs with a value <1 jnd and 28.07% of pairs with a value of 1-4 jnds; for belly contrasts: 0.20% of pairs with a value <1 jnd and 8.29% of pairs with a value of 1-4 jnds). Thus, a retina with pure A2 pigments rather than with a mixture of A1/A2 pigments had little effect on visual discrimination of ventral colouration.

DISCUSSION

Natural history data on the life style, foraging mode, and anatomy of Lacertid lizards (Lacertidae) indicate that these squamate reptiles are more strongly dependent on olfaction than on vision relative to other groups of lizards investigated so far for their visual systems, such as Iguanidae, Agamidae or Cordylidae (Mason *et al.*, 2010; Vitt, Janalee & Caldwell, 2009). We thus expected to discover atypical visual features in our two study species inhabiting contrasted habitats. Yet, common and wall lizards had a visual system similar to the one seen in most diurnal lizards investigated so far (Loew, 1994; Ellingson *et al.*, 1995; Barbour *et al.*, 2002; Loew *et al.*, 2002; Bowmaker *et al.*, 2005; Macedonia *et al.*, 2009; Fleishman *et al.*, 2011). Standard features of diurnal squamate reptiles observed in these two species included (i) a pure-cone retina, (ii) one type of double cones and four types of single cones belonging to spectral classes of UVS, SWS, MWS and LWS, and (iii) a type of colourless or coloured oil droplets associated to each type of single cone. This is indicative that such characteristics are probably basal to the adaptive radiation giving rise to present day

Squamate reptiles (Vidal *et al.*, 2009) and associated with high-acuity photopic vision (Fleishman *et al.*, 1993; Fleishman & Persons, 2001).

For UVS, SWS and MWS single cones, we observed that the spectral sensitivity of photopigments was very similar to the one of other diurnal lizard species from very distinct families, and that intraspecific variation in λ_{max} was small and of the same order of magnitude than interspecific variation. This suggests very little adaptive tuning of the spectral sensitivity of these visual pigments among lizard species, for example through changes in amino acids at a few specific sites in the photopigment proteins (opsins). In sharp contrast with these results, we found variation in the spectral sensitivity of LWS single cones as well as variation in the abundance and type of oil droplets associated with single clones. Variation in the spectral sensitivity of LWS single cones was best attributed to the existence of vitamin A2 chromophores in *Zootoca vivipara* that extended spectral sensitivity into the red (Whitmore *et al.*, 1989; Harosi, 1994), while most diurnal lizards and terrestrial vertebrates use exclusively vitamin A1 chromophores in their visual pigments (Yokoyama, 2000; Jacobs, 2010). Vitamin A2 chromophore was previously recorded in *Anolis carolinensis* (Provencio *et al.*, 1992; Loew *et al.*, 2002) and a mixture of A1 and A2 chromophores was also evidenced by chromatography in *Podarcis sicula* (Provencio *et al.*, 1992). The presence of vitamin A2 in the eye of *Z. vivipara* should be confirmed by chromatography (Loew *et al.*, 2002). San-Jose *et al.* (2012) recently found that vitamin A2 was the dominant vitamin A compound in common lizards, where it is stored in the liver. They did not attribute this result to differential feeding but to a preferential synthesis and increased accumulation of vitamin A2 in *Z. vivipara*, which is usually absent in most species (San-Jose *et al.*, 2012). Our results and findings in other lizard species thus suggest that the ability to synthesise A2-based visual pigments sporadically appeared during the radiation of lizards.

The nature of chromophore appears to be a source of variation of visual sensitivity in lizards but it remains to understand what advantage provides A2-based pigments in retina. Here, we investigated whether a vitamin A2 chromophore can improve discrimination of throat and belly colours of conspecifics in *Zootoca vivipara*. Compared to vitamin A1, vitamin A2 shifts the spectral sensitivity of the visual pigment towards longer wavelengths (Harosi, 1994) and a chromophore mixture should be a strong advantage to quickly discriminate small variation in the large range of yellow-red throat colours while have a pure A1- or A2-based pigment retina could narrow this range of sensitivity. Prior studies suggested that sensitivity in far red may be adaptative for intraspecific interactions (Archer *et al.*, 1987; Partridge *et al.*, 1989). We found little effects of chromophore types on the discrimination ability of belly colouration: *Zootoca vivipara* bears a belly colouration ranging from pale yellow to dark red that is strongly conspicuous and fine-tuned visual acuity may not be required to detect this variation (Martin *et al.* 2013). However, the model predicted that a visual system based on a chromophore mixture outperformed a visual system with a pure A1 chromophore system and was performing equally well than a pure A2 chromophore system in the task of discriminating intraspecific variation in throat coloration. During behavioural displays, male common lizards expose their throat colour patch to signal aggressiveness and dominance to conspecifics (Martin *et al.* unpub. data).

In addition, the two study species differed in the colour and abundance of their oil droplets. An orange oil droplet was associated with the red-shifted LWS and the MWS visual pigment of *Z. vivipara* while this oil droplet is generally yellow in other diurnal lizard species. In addition, the retina of *Z. vivipara* was characterised by a higher, relative abundance of colourless oil droplets associated with UVS pigments. We believe that these differences are real and not due to sampling errors or problems with the measurement of high-optical density droplets. The abundance and characteristics of oil droplets may vary importantly among individuals and between different regions of the retina (Loew *et al.*, 2002; Fuller *et al.*, 2003). We randomly sampled several regions of the retina but had a too small sample of lizards to investigate inter-individual variation in this study.

The presence and abundance of UVS cones varies among lizard species in response to adaptation to nocturnal vision, but may also improve diurnal colour discrimination (Barbour *et al.*, 2002; Loew *et al.*, 2002). For example, UV cones over the retina enhance discrimination of conspecifics during male-male competition in flat lizards *Platysaurus broadleyi*, because the throats of these lizards present small variation in UV reflectance patterns clearly visible against their background (Fleishman *et al.*, 2011). Here, we tested the hypothesis that abundance of UV cones influences discrimination of throat colouration in *Zootoca vivipara*. This species is characterised by a bright throat colour patch with strong UV reflectance caused by structural properties of the skin and a range of visible coloration from white to red caused by carotenoids (Martin *et al.*, 2013). The presence of UV cones, but not the relative abundance when present, clearly improved visual performance to detect small variations in conspecifics throat colours. However, here, a twice greater density in UVS cone did not improve the visual acuity of common lizards but, in the contrary, it decreases their ability of discriminating between conspecifics throat colours. One potential explanation of these results is that the used model introduces confusing effects. Indeed, to test the importance of abundance of UVS cone, we used a model with twice more UVS cones than other cones. However, given that throat colouration of common lizards is structural and pigmentary, we feel that such parameters decrease the capability of the model to detect colour variation in the yellow-red range. Fleishman *et al.* (2011) having used similar parameters in UV/blue throat flat lizards, the hypothesis remains therefore untested.

In summary, this study provides for the first time data on the visual systems of Lacertid lizards, a widespread and well investigated group of squamate reptiles for which such data were inexistent. The two study species had a classical visual design made out of a pure-cone retina where photopigments are associated with an oil droplet, and were tetrachromates with a good visual acuity relative to other species investigated so far. We found inter-specific variation in the abundance of UV-sensitive single cones between the two species and uncovered that the LWS visual pigments *Zootoca vivipara* was best fitted by a A1/A2 chromophore mixture template. A simple quantitative model found that such visual characteristics may enhance discrimination of variation in throat colouration, which is used during intra-specific contests for females and space. Thus, visual sensitivity and visual signals may have evolved jointly in order to maximise discriminating of differences in conspecifics colours.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) and a grant from the French Society of Ecology. The present study was approved by the French national ethic committee on animal experimentation (Comité National de Réflexion Ethique sur l'Expérimentation Animale, no. Ce5/2011/044)

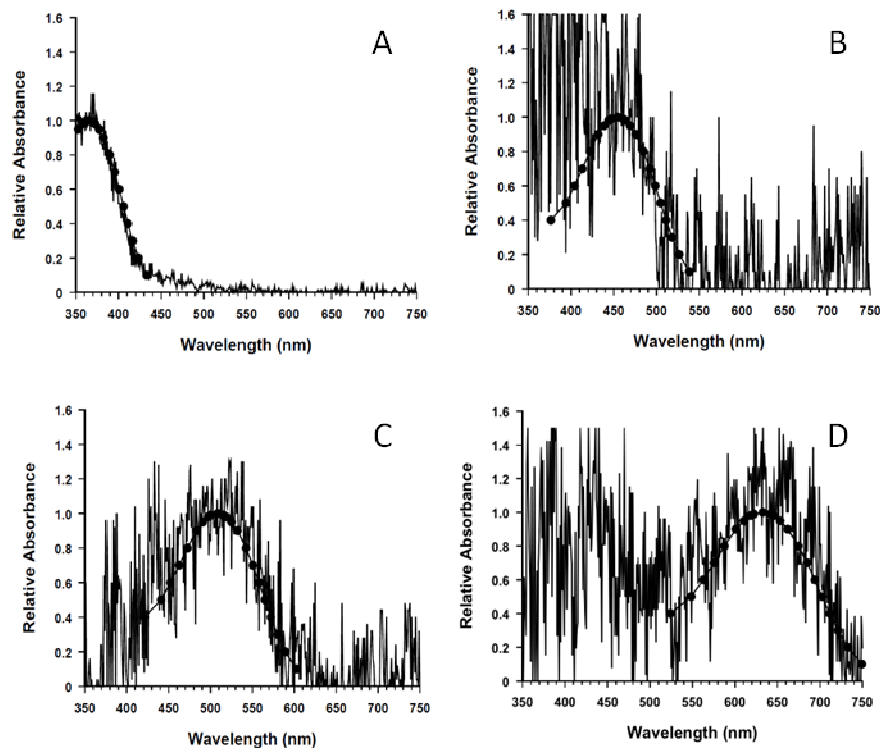
REFERENCE

- Archer, S.N., Endler, J.A., Lythgoe, J.N. & Partridge, J.C. (1987) Visual pigment polymorphism in the guppy *Poecilia reticulata*. *Vision Research* 27, 1243-1252.
- Bajer, K., Mólnar, O., 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.
- Bajer, K., Mólnar, O., Török, J. & Herczeg, G. (2011) Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biology Letters* 7, 866-868.
- Barbour, H.R., Archer, M.A., Hart, N.S., Thomas, N., Dunlop, S.A., Beazley, L.D. & Shand, J. (2002) Retinal characteristics of the ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Journal of Comparative Neurology* 450, 334-344.
- Bauwens, D. (1987) Sex recognition by males of the lizard *Lacerta vivipara*: an introductory study. *Amphibia - Reptilia* 8, 49-57.
- Beatty, D.D. (1966) A study of succession of visual pigments in pacific salmon (*Oncorhynchus*). *Canadian Journal of Zoology* 44, 429-&.
- Beatty, D.D. (1975) Visual pigments of american eel *Anguilla rostrata*. *Vision Research* 15, 771-776.
- Beatty, D.D. (1984) Visual pigments and the labile scotopic visual system of fish. *Vision Research* 24, 1563-1573.
- Bowmaker, J.K. (2008) Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision Research* 48, 2022-2041.
- Bowmaker, J.K., Loew, E.R. & Ott, M. (2005) The cone photoreceptors and visual pigments of chameleons. *Journal of Comparative Physiology A* 191, 925-932.
- Collin, S.P., Davies, W.L., Hart, N.S. & Hunt, D.M. (2009) The evolution of early vertebrate photoreceptors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364, 2925-2940.
- Cooper, W. & Greenberg, N. (1992) Reptilian coloration and behavior. *Biology of the Reptilia* (eds C. Gans & D. Crews), pp. 298-422. University of Chicago Press, Chicago.
- Crescitelli, F. (1972) The visual cells and visual pigments of the vertebrate eye. *Handbook of Sensory Physiology* (ed J.A. Dartnall), pp. 245-363. Springer-Verlag, Berlin.
- Ellingson, J.M., Fleishman, L.J. & Loew, E.R. (1995) Visual pigments and spectral sensitivity of the diurnal gecko *Gonatodes albogularis*. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 177, 559-567.
- Fleishman, L.J., Bowman, M., Saunders, D., Miller, W.E., Rury, M.J. & Loew, E.R. (1997) The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards: habitat light and spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A* 181, 446-460.
- 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 B-Biological Sciences* 278, 2891-2899.

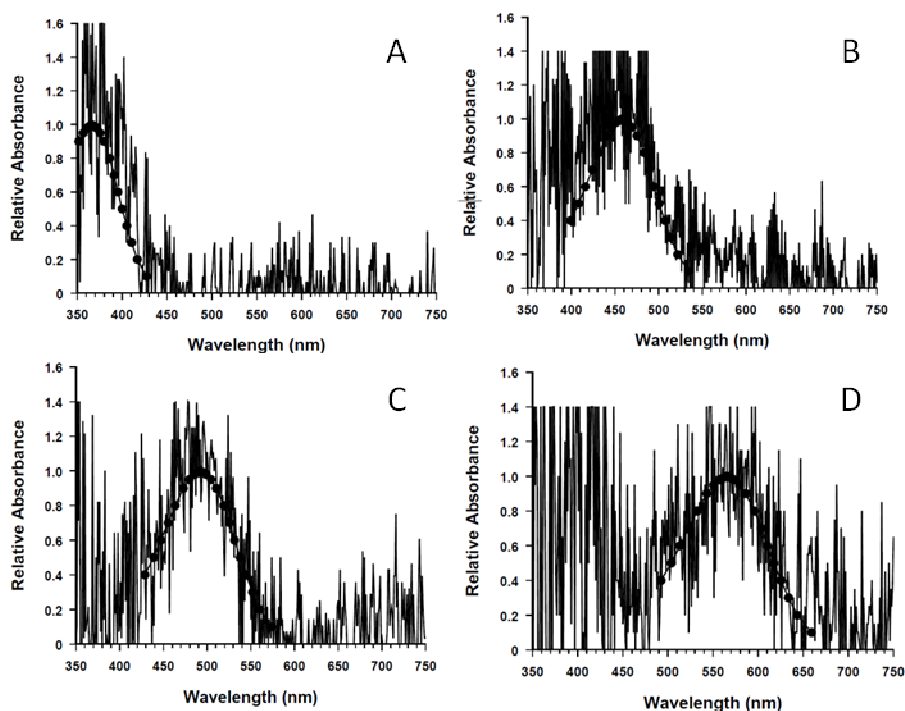
- Fleishman, L.K. & Persons, M. (2001) The influence of stimulus and background colour on signal visibility in the lizard *Anolis cristatellus*. *Journal of Experimental Biology* 204, 1559-1575.
- Font, E., Pérez I De Lanuza, G. & Sampedro, C. (2009) Ultraviolet reflectance and cryptic sexual dichromatism in the ocellated lizard, *Lacerta (Timon) lepida* (Squamata: Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 97, 766-780.
- Fuller, R.C., Fleishman, L.J., Leal, M., Travis, J. & Loew, E. (2003) Intraspecific variation in retinal cone distribution in the bluefin killifish, *Lucania goodei*. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 189, 609-616.
- 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, 354-363.
- Goldsmith, T.H. (1990) Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *Quarterly Review of Biology* 65, 281-322.
- Gomez, D. (2006) AVICOL, a program to analyse spectrometric data. . <http://sites.google.com/site/avicolprogram/> or from the author at dodogomez@yahoo.fr, Free executable available at
- Harosi, F.I. (1994) An analysis of two spectral properties of vertebrate visual pigments. *Vision Research* 34, 1359-1367.
- Hart, N.S. & Vorobyev, M. (2005) Modelling oil droplet absorption spectra and spectral sensitivities of bird cone photoreceptors. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 191, 381-392.
- Jacobs, G.H. (2010) Recent progress in understanding mammalian color vision. *Ophthalmic and Physiological Optics* 30, 422-434.
- Kelber, A. & Osorio, D. (2010) From spectral information to animal colour vision: experiments and concepts. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277, 1617-1625.
- Kelber, A., Vorobyev, M. & Osorio, D. (2003) Animal colour vision - behavioural tests and physiological concepts. *Biological Reviews* 78, 81-118.
- Knowles, A. & Darnitnall, H.J.A. (1977) Habitat, habit and visual pigments *The Eye* (ed H. Davison), pp. 103-174. Academic Press, New York.
- Loew, E.R. (1994) A third, ultraviolet-sensitive, visual pigment in the Tokay Gecko (*Gekko gekko*). *Vision Research* 34, 1427-1431.
- 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. *The Journal of experimental biology* 205, 927-938.
- Loew, E.R., Govardovskii, V.I., Rohlich, P. & Szel, A. (1996) Microspectrophotometric and immunocytochemical identification of ultraviolet photoreceptors in geckos. *Visual Neuroscience* 13, 247-256.
- Macedonia, J.M., Lappin, A.K., Loew, E.R., McGuire, J.A., Hamilton, P.S., Plasman, M., Brandt, Y., Lemos-Espinal, J.A. & Kemp, D.J. (2009) Conspicuousness of Dickerson's collared lizard (*Crotaphytus dickersonae*) through the eyes of conspecifics and predators. *Biological Journal of the Linnean Society* 97, 749-765.
- Martin, M., Meylan, S., Gomez, D. & Le Galliard, J-F. (2013) Ultraviolet and carotenoid-based colouration in the viviparous lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in relation to age, sex, and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* 110, 128-141.

- Mason, R.T. & Parker, M.R. (2010) Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *Journal of Comparative Physiology A* 196, 729-749.
- New, S.T.D., Hemmi, J.M., Kerr, G.D. & Bull, C.M. (2012) Ocular Anatomy and Retinal Photoreceptors in a Skink, the Sleepy Lizard (*Tiliqua rugosa*). *Anatomical Record-Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 295, 1727-1735.
- Osorio, D., Smith, A.C., Vorobyev, M. & Buchanan-Smith, H.M. (2004) Detection of fruit and the selection of primate visual pigments for color vision. *American Naturalist* 164, 696-708.
- Partridge, J.C., Shand, J., Archer, S.N., Lythgoe, J.N. & Vangroningenluyben, W. (1989) Interspecific variation in the visual pigments of deep-sea fishes. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 164, 513-529.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. & Wells, K.D. (2001) *Herpetology*. Prentice-Hall, Inc., Upper Saddle River, New Jersey 07458.
- Provencio, I., Loew, E.R. & Foster, R.G. (1992) Vitamin A2-based visual pigments in fully terrestrial vertebrates. *Vision Research* 32, 2201-2208.
- Sacchi, R., Scali, S., Pupin, F., Gentili, A., Galeotti, P. & Fasola, M. (2007) Microgeographic variation of colour morph frequency and biometry of common wall lizards. *Journal of Zoology* 273, 389-396.
- 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.
- Stoddard, M.C. & Prum, R.O. (2008) Evolution of avian plumage color in a tetrahedral color space: A phylogenetic analysis of new world buntings. *American Naturalist* 171, 755-776.
- Vercken, E., Massot, M., Sinervo, B. & Clobert, J. (2007) Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Evolutionary Biology* 20, 221-232.
- Vidal, N. & Hedges, S.B. (2009) The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *Comptes Rendus Biologies* 332, 129-139.
- Vitt, L., Janalee, J. & Caldwell, P. (2009) *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic/Elsevier Press, San Diego.
- Vorobyev, M. & Osorio, D. (1998a) Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 265, 351-358.
- Vorobyev, M., Osorio, D., Bennett, A.T.D., Marshall, N.J. & Cuthill, I.C. (1998b) Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 183, 621-633.
- Whitmore, A.V. & Bowmaker, J.K. (1989) Seasonal variation in cone sensitivity and short-wave absorbing visual pigments in the rudd *Scardinius erythrophthalmus*. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 166, 103-115.
- Wyszecki, G. & Stiles, W.S. (1982) *Color science: concepts and methods, quantitative data and formulae*. Wiley, New York.
- Yokoyama, S. (2000) Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Progress in Retinal and Eye Research* 19, 385-419.

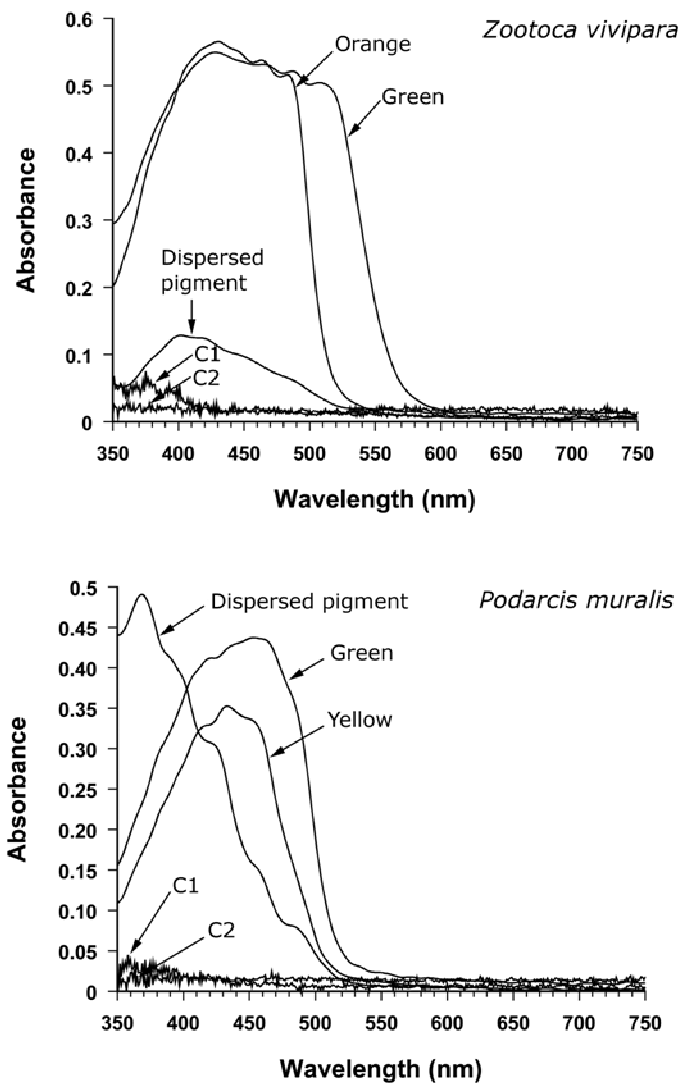
Appendix 1. MSP records in the *Zootoca vivipara* retina from typical examples of (A) UVS pigment, (B) SWS pigment, (C) MWS pigment and (D) LWS pigment detected. Curve corresponds to the Gaussian function best fitted with the pigment absorbance profil.



Appendix 2. MSP records in the *Podarcis muralis* from typical examples of (A) UVS pigment, (B) SWS pigment, (C) MWS pigment and (D) LWS pigment detected. Curve corresponds to the Gaussian function best fitted with the pigment absorbance profil.



Appendix 3. Representative examples in *Zootoca vivipara* and *Podarcis muralis* of absorption spectra from MSP recordings of dispersed inner segment pigment and four classes of inner segment oil droplets. Table 2 provides a description of each of these classes.



Fonction et maintien de la variabilité de la coloration ultraviolette chez les Lacertidae

Résumé

Les colorations corporelles ultraviolettes (UV) sont très répandues dans le règne animal cependant nos connaissances sont encore très limitées quant aux fonctions et aux mécanismes de maintien de la variabilité de ce trait. Mes travaux de thèse, menés le lézard vivipare *Zootoca vivipara* et le lézard des murailles *Podarcis muralis*, ont permis de démontrer que ces deux espèces arborent, perçoivent et utilisent les signaux visuels UV. En effet, elles présentent des ornements colorés reflétant de manière significative dans l'UV et cette réflectance UV varie fortement au sein des populations en fonction de la saison, de l'âge et du sexe des individus. Le dichromatisme sexuel dans l'UV suggère en particulier que la coloration UV puisse jouer un rôle dans la communication intra- et/ou intersexuelle. De plus, un modèle de vision simple met en évidence que le système de vision des lézards est très bien adapté pour discriminer de fines variations de réflectance UV dans l'ornementation colorée des mâles. En manipulant expérimentalement la réflectance UV des mâles lors d'interactions sociales, nous avons également trouvé que la coloration UV des mâles peut agir comme un signal de qualité individuelle. Le signal UV peut être déterminant dans la résolution des interactions mâle-mâle et constitue un critère important de le choix pré- et potentiellement post-copulatoire des femelles pour un partenaire. Ces résultats suggèrent que le signal UV peut avoir une double fonction et que la sélection sexuelle peut être une force évolutive importante dans dans le maintien de la variabilité de la coloration UV.

Abstract

Ultraviolet (UV) body colors are widespread in the animal kingdom however our knowledge is still very limited in terms of functions and mechanisms for maintaining the variability of this trait. During my thesis, I studied the variability of the ultraviolet component (UV) of colour ornaments in the vivipara lizard *Zootoca vivipara* and wall lizard *Podarcis muralis*, and my works have shown that these two species bear, perceive and use UV signals. Indeed, both species have colour ornaments reflecting strongly in the UV and this UV reflectance varies considerably among populations depending on the season, age and sex of individuals. Sexual dichromatism in the UV range suggests in particular that the UV colour can play a role in intra- or inter-sexual communication or both. In addition, a simple model of vision shows that the vision system of lizards is very well adapted to discriminate small variations of UV reflectance in male colour ornamentation. By experimentally manipulating the UV reflectance of males during social interactions, we also found that male UV coloration may act as a signal of individual quality. The UV signal can be decisive in settling of aggressive interactions between males and is an important criterion for the pre- and potentially post-copulatory female choice for a partner. These results suggest that UV signal can have a dual function and that sexual selection may be an important evolutionary force in the maintenance of the variability of the UV colour.

