

Coloración del lagarto de Achala
(*Pristidactylus achalensis*).

¿Es el color de los machos importante
para la elección de pareja?

Leonel Jeremías Viladrich

Firma:.....

Director: Dr. Sergio Naretto

Firma:.....



**Cátedra de Biología del Comportamiento, Facultad de Ciencias Exactas
Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba**



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

Tribunal Examinador:

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Calificación:.....

Fecha:.....

Índice

RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	4
MÉTODOS.....	8
ESPECIE Y ÁREA DE ESTUDIO.....	8
DICROMATISMO SEXUAL.....	8
ELECCIÓN DE PAREJA DE LA HEMBRA.....	10
CAMBIO DE COLOR.....	14
RESULTADOS.....	16
DICROMATISMO SEXUAL SEGÚN MODELO DE VISIÓN DEL LAGARTO	16
ELECCIÓN DE LA HEMBRA POR LA COLORACIÓN DEL MACHO.	18
EVALUACIÓN DEL CAMBIO DE COLOR.	20
DISCUSIÓN	22
<i>Dicromatismo Sexual bajo modelo de visión de lagarto.</i>	<i>22</i>
<i>Elección de pareja.....</i>	<i>23</i>
<i>Cambio de color.....</i>	<i>25</i>
BIBLIOGRAFÍA.	26



Resumen

Los caracteres sexuales pueden estar sujetos a selección sexual en procesos pre- o post-copulatorios, relacionados con el aumento del fitness de diferentes maneras. Esta fuerza evolutiva puede beneficiar la producción de estructuras utilizadas en diversas interacciones y comunicación entre los individuos. El color es una de ellas transmitiendo información sobre diferentes aspectos de los individuos como la condición reproductiva. Además, el color puede ser considerado como un carácter dinámico modificando su expresión frente a diferentes contextos. El objetivo de este trabajo fue evaluar la función de la coloración en la comunicación intersexual en poblaciones naturales de *Pristidactylus achalensis*. Se indagó la existencia de dicromatismo sexual bajo el sistema de visión de un lagarto, y evaluó la elección de la hembra por la coloración de los machos y si estos últimos, eran capaces de modificar su coloración en relación a la presencia de una hembra. Los resultados muestran dicromatismo sexual en el dorso y vientre, en el área del flanco. El área del flanco ha sido destacada como importante para la comunicación entre conespecíficos, contando los machos con tonalidades más conspicua que las hembras. Respecto a la elección de pareja, se encontró variabilidad dependiendo del criterio utilizado. No se observó un patrón claro de elección de las hembras por la coloración de los machos. Tampoco se observó cambio de color en presencia de un estímulo. Estos resultados permiten concluir que la coloración es un rasgo complejo, que varía entre sexos e individuos de *Pristidactylus achalensis* y que puede participar en numerosas funciones, abriendo más interrogantes para comprender como la coloración actúa en el marco de la comunicación intraespecífica como un importante mensaje que influye sobre los demás individuos.

Palabras claves: Caracteres sexuales, Cambio de color, Comunicación, Preferencia sexual, Selección Sexual

Introducción

Los caracteres sexuales pueden estar sujetos a selección sexual en procesos pre- o post-copulatorios, relacionados con el aumento del *fitness* de diferentes maneras (Andersson, 1994; House et al., 2016). Esta fuerza evolutiva puede beneficiar la producción de estructuras que favorecen en la competencia intrasexual, por ejemplo, rasgos para obtener ventajas en encuentros agonísticos, denominados armamentos (Berglund et al., 1996). También la selección sexual opera en el desarrollo de rasgos con funcionalidad en la relación intersexual como la elección de pareja, denominados ornamentos (Andersson, 1994; Berglund et al., 1996; Naretto et al., 2014).

La elección de pareja es un importante mecanismo que puede promover la selección sexual en los individuos del sexo opuesto desarrollando llamativos caracteres sexuales secundarios (Kokko, 2003). La preferencia de la hembra por determinados ornamentos de los machos ha sido observada en numerosos estudios científicos, los cuales mostraron cómo las hembras seleccionaban determinadas estructuras de los machos, predominando sobre otros, en numerosos taxones (Bajer et al., 2010; Griggio et al., 2010; Lisboa et al., 2017). Además, se han estudiado las razones por las cuales las hembras prefieren a los machos ornamentados a través de modelos genéticos que reforzaban la teoría de coevolución entre ornamentos y preferencia (Andersson & Simmons, 2006). Al elegir una pareja, un individuo puede utilizar como criterio de calidad, características físicas o comportamentales de las posibles parejas, pudiendo ser estos, predictores del desempeño del individuo o de sus recursos asociados (Halliday, 1983; Reynolds, 1990; Kokko et al., 2003). Así, la elección de pareja podría derivar en diferentes tipos de beneficios como un mayor potencial reproductivo, mejor calidad de territorio, mayor cuidado parental, protección contra predadores o calidad genética que proporcione variabilidad a la descendencia, aumentando de esta manera el *fitness* (Halliday, 1983; Siefferman & Hill, 2003; Kokko et al., 2003). El color de los individuos es usado en numerosas interacciones intra- e intersexuales para transmitir información sobre aspectos de los individuos como la condición reproductiva, la habilidad de pelea, calidad de



territorio asociado, el cuidado parental, calidad de genes, resistencia a parásitos, inmuno-competencia o estatus social (Bradbury & Vehrencamp, 2011; Stuart-Fox et al., 2006). Además, este carácter puede influir en el *fitness* del individuo a través de procesos ecológicos y fisiológicos, como efectos de termorregulación (Clusella-Trullas, Wyk, & Spotila, 2009) o al reducir la predación (Stuart-Fox & Moussalli, 2008). Estos procesos pueden afectar directa o indirectamente la reproducción modificando los costos y beneficios de la coloración.

La hipótesis de selección sexual explica la exacerbación de caracteres morfológicos, y también puede favorecer coloración conspicua en un sexo, y promover el dicromatismo sexual, por presiones evolutivas diferenciales entre los sexos (Endler, 1983; Andersson, 1994; Bruinje et al, 2018). Las especies pueden variar ampliamente en la dirección e intensidad del dicromatismo sexual, dependiendo de la importancia relativa o compromiso de las diferentes presiones de selección (Endler, 1983; Andersson, 1994). Además, la expresión de un rasgo de coloración podría ser considerado una señal honesta al estar correlacionado con cualidades del individuo (Andersson, 1994; Plasman et al., 2015; Megía- Palma et al., 2016). Por lo tanto, machos con rasgos más exagerados podrían obtener ventajas para ser seleccionados como pareja y consecuentemente experimentar un mayor éxito reproductivo (Siefferman & Hill, 2003; Plasman et al., 2015). La percepción del color puede variar entre especies según los diferentes sistemas de visión (Scholtysek & Kelber, 2017). Por ejemplo, muchas aves y reptiles son tetracromáticos y detectan colores no solo a las mismas longitudes de onda que los humanos (tricromáticos) sino también longitudes de onda corta como la sección ultravioleta (UV) del espectro (Higham & Winters, 2015). Por lo cual el estudio de procesos como la elección de pareja deben ser abordados desde una perspectiva que tenga en cuenta la manera en que los ejemplares perciben las señales.

Se ha observado que los machos de *Lacerta agilis* presentan una coloración oscura, con parches verde brillante con coloración ultravioleta (UV) en áreas del vientre y flanco. Olsson et al. (2011) utilizando bloqueadores de UV durante la temporada de apareamiento sobre estas zonas, determinaron que aquellos machos sin los

bloqueadores obtuvieron más parejas que los que presentaban bloqueadores. De manera similar *Lacerta viridis* desarrolla una coloración nupcial azulada en el saco gular, con una alta reflectancia UV, coloración que es seleccionada por las hembras (Bajer et al., 2010). La coloración azul está presente en lagartos de varias familias y puede estar restringida a manchas discretas, presentes en algunas áreas como los flancos o en la cabeza. También se ha demostrado que esta coloración azul generalmente está asociada con un pico de reflectancia en el rango ultravioleta (UV) (Pérez i de Lanuza & Font, 2010). Si bien numerosas especies han sido descritas como sexualmente dicromáticas, no siempre se han contemplado desde la perspectiva de la visión de las propias especies. Hoy existen herramientas que nos permiten entender estos sistemas de visión para lograr una correcta interpretación de estas señales de color (Troscianko & Stevens, 2015).

En especies con presiones selectivas diferenciales en cada sexo, es común la existencia de dicromatismo sexual, donde generalmente los machos presentan una coloración más conspicua promovida por la selección sexual respecto a las hembras (Endler, 1983; Andersson, 1994; Marshall & Stevens, 2014). Sin embargo, la influencia relativa de distintas presiones selectivas puede diferir según la ubicación de la coloración. Por ejemplo, la coloración de áreas que principalmente se revelan a la visualización de los conoespecíficos estarán sujetas a mayores intensidades de selección sexual que áreas sujetas a la visualización por parte de predadores. Por lo tanto, la ubicación de las señales es un factor importante a contemplar en el estudio de elección de pareja (Stuart-Fox et al., 2006).

Los caracteres sexuales secundarios pueden ser caracteres dinámicos variando entre individuos, así como en cada individuo según su condición reproductiva (Naretto et al., 2014). La coloración de los animales también se entendería como un carácter dinámico, ya que muchas especies de lagartos poseen la capacidad de cambiar su coloración (Stuart-Fox & Moussalli, 2009). Este cambio se observaría dentro de la historia de vida del individuo a escalas temporales que van desde segundos hasta años. Los cambios rápidos están generalmente asociados con la comunicación intraespecífica, el camuflaje, la respuesta termorregulatoria e incluso



por interacciones entre estos procesos (Vroonen et al., 2012). Por ejemplo, *Anolis carolinensis* es una especie que presenta colores marrones bajo luz y verdes en la oscuridad, sin embargo es capaz de modificar su color en adaptación al fondo (Losos, 2011). Procesos de comunicación intraespecíficos, motivarían reacciones de cambio de color en *Anolis carolinensis*. Por ejemplo, interacciones agonistas provocan en el individuo perdedor una modificación de su coloración hacia tonalidades más oscuras, sumado al uso de perchas más bajas y a un comportamiento de cortejo también reducido (Greenberg, 1984; Greenberg & Crews, 1990). Por lo tanto, no solo la coloración sino el cambio en la intensidad del mismo es un fenómeno que influiría en la elección de pareja.

Pristidactylus achalensis es un lagarto de interés para el estudio de los procesos antes abordados ya que se caracteriza por un dimorfismo sexual en el tamaño corporal donde el macho es mayor que la hembra (Sinsch et al., 2002) y dicromático desde la perspectiva de la visión humana, donde las hembras son de tonalidades pardos a los amarillos, en contraposición a los machos que presentan un llamativo verde hacia la superficie dorsal con un vientre azulado. Considerando esta diferencia de coloración entre sexos, se puede predecir una funcionalidad importante en la comunicación intersexual. Además, se ha observado la capacidad de cambio de color en interacciones entre machos (Naretto, datos sin publicar).

Objetivos General.

- Evaluar la función de la coloración en la comunicación intersexual.

Objetivos Específicos.

- Evaluar el dicromatismo sexual teniendo en cuenta el sistema de visión de lagartos.
- Determinar la preferencia de la hembra por la coloración del macho.
- Comparar la coloración del macho antes y después de ser expuesto a la presencia de una hembra.

Métodos.

Especie y Área de estudio.

El lagarto de Achala (*Pristidactylus achalensis*) es un lagarto de la familia Leiosauridae, diurno, que habita por encima de los 1800 msnm en las Sierras Grandes de Córdoba y de la Sierra de Comechingones en el centro de Argentina (Minoli & Avila, 2017), siendo endémico de esta región. La actividad es estacional, están activos durante los meses cálidos y húmedos (Octubre-Marzo) e hibernan durante la época fría y seca (Abril- Septiembre) (Sinsch et al., 2002). Los individuos para este estudio fueron capturados de poblaciones cercanas al paraje La Posta (31°26'23'', 64°52'03'') en Pampa de Achala, Provincia de Córdoba. Se capturaron individuos adultos, machos y hembras, durante la época reproductiva (Octubre a Diciembre) mediante lazo o mano. Se registró la ubicación de los ejemplares con GPS (Garmin) para su posterior liberación.

Dicromatismo sexual

El dicromatismo sexual fue evaluado siguiendo la metodología propuesta por Tronsciansko y Stevens (2015), en el espectro visible y el UV. Se tomaron fotografías digitales en vida silvestre desde una perspectiva ventral y dorsal de machos y hembras. Se utilizó una cámara fotográfica Nikon D3400 con sensor modificado montada sobre un trípode a 64 cm de altura, obteniendo dos fotografías consecutivas, una con un filtro que bloquea UV (B+W; transmite entre 400 y 700 nm) y otra con un filtro que permite el paso de UV (UVROptics, transmite entre 300 y 400nm) (Figura 1-A). Se empleó un estándar de colores (Colorchecker de 24 colores), un estándar de reflectancia (Ocean Optics) que refleja la luz al 95% entre 300nm y 700nm, y un estándar negro que refleja un 5% entre 300nm y 700nm (Figura 1-B).

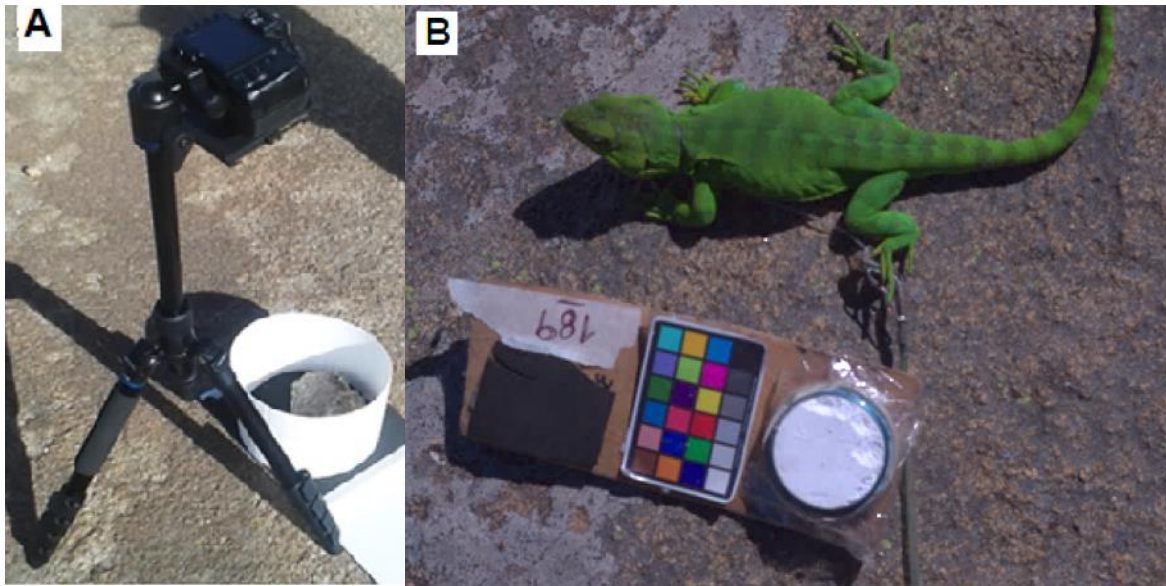


Figura 1. A- Configuración de la cámara fotográfica. B- Macho fotografiado en vida silvestre junto con los estándares de coloración.

Se tomaron tres fotografías por cada filtro con parámetros constantes de sensibilidad ISO=200 y Apertura de Diafragma F=22. La velocidad del obturador fue modificada en cada foto, con el objetivo de seleccionar aquella con el mejor nivel de saturación. Se descartaron las fotografías sobreexpuestas en el proceso y se captó una foto para cada filtro, por individuo y área. En total se analizaron 22 fotografías del dorso de machos, 11 del dorso de hembras; 17 fotografías del vientre de machos y 5 del vientre de hembras.

A partir de las fotografías se obtuvieron Imágenes Multiespectrales con el plugin Multispectral Image Calibration and Analysis- MICA- (Tronsciansko & Stevens, 2015) del software ImageJ. Este plugin permite linealizar las fotografías al mismo tiempo que incorpora el Modelo de Visión del lagarto, arrojando valores de captura de conos, para cada uno de los canales del modelo de visión (UV, SW, MW, LW). Se analizaron 5 áreas del cuerpo, consideradas importantes en mecanismos de comunicación: el dorso, la región gular, el pecho, el flanco y la región de la cloaca (Perez i de Lanuza, 2010; Losos, 2011) (Figura 2).

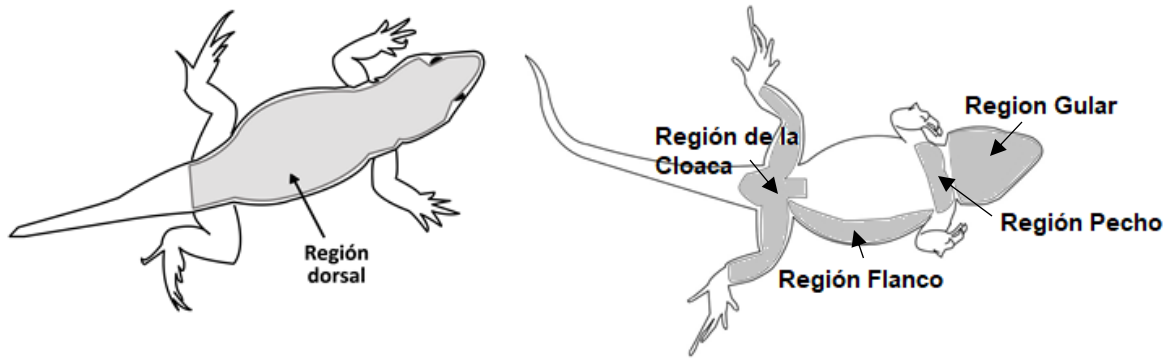


Figura 2. Áreas del cuerpo analizadas.

Para comparar la existencia del dicromatismo bajo la visión de los lagartos, el modelo de visión utilizado fue el de un camaleón, proporcionado dentro del plugin MICA (Tronsciansko & Stevens, 2015) cuyos valores máximos de los canales son: UV-390nm, SW- 450nm (azul claro), MW-520nm (verde), LW-590nm (amarillo-anaranjado). Con ellos se obtuvieron los valores de “Diferencias Perceptibles” (JND del inglés) un modelo de discriminación visual basado en el ruido del receptor (Vorobyev & Osorio 1998; Siddiqi et al., 2004) que toma valores entre 0 y 1 cuando no se perciben diferencias, es decir, los individuos son iguales; entre 1 y 3 cuando existen diferencias pero estas son sólo perceptibles bajo condiciones óptimas de luz; y mayores a 3 cuando las diferencias son perceptibles (Siddiqi et al., 2004). Estos valores se utilizaron para analizar la existencia de cambio en la coloración a causa de la presentación del estímulo.

Elección de pareja de la hembra.

Se realizaron experiencias de elección dicotómica. El habitáculo, denominado arena consistió en un espacio de 75cm x 61,5cm x 35 cm de alto que fue dividida en tres compartimientos según se muestra en la Figura 3-A. En los dos más pequeños (Figura 3-A- Letras A y B) se colocaron modelos de lagartos de látex con distintas coloraciones dentro del rango de color de los machos, impidiendo que la hembra entre en contacto con los modelos (Figura 3-B). El central fue ocupado por la hembra (ej. Bastiaans et al., 2014; Sacchi et al., 2015; McDiarmid et al., 2017) diferenciándose para el análisis de los datos 2 áreas, un área de elección y otra de no elección o neutral.

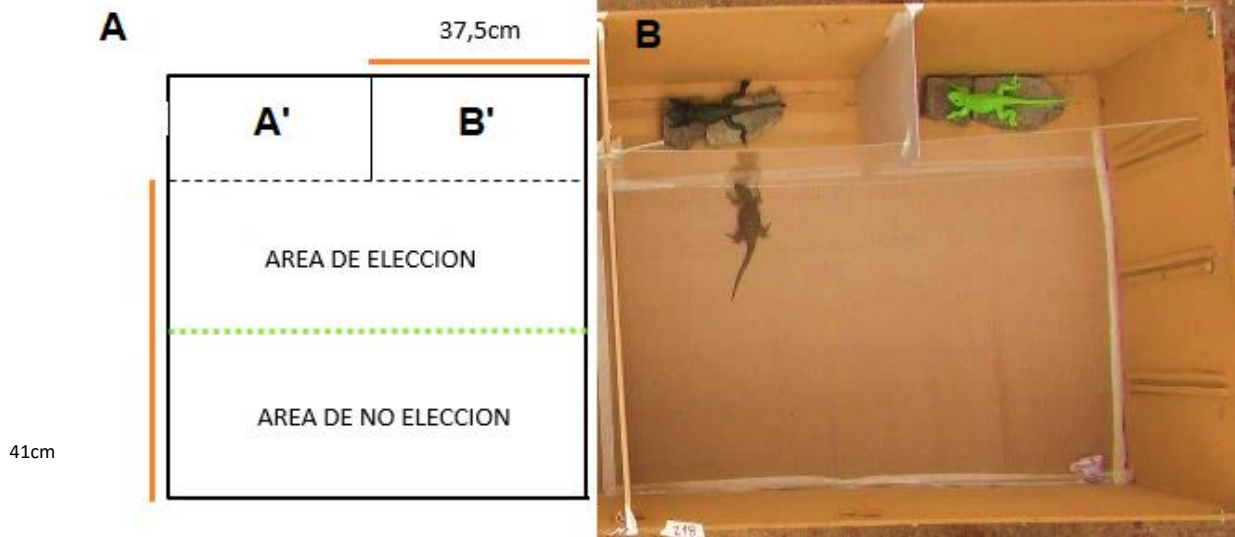


Figura 3. A-Espacio de Elección de pareja cada uno con tres compartimentos; A' y B' son las áreas donde se colocaron los modelos. B- Fotografía del área de elección.

Se utilizaron modelos de látex con el objetivo de controlar variables siendo todos del mismo tamaño y forma. Se manipuló el color de los modelos de manera artificial. Estos modelos fueron construidos utilizando una matriz de yeso lograda a partir de un macho conservado en alcohol. Se pintaron asegurando que la coloración obtenida se encuentre dentro del rango mostrado por la especie (Figura 4-A). Los modelos fueron presentados sobre piedras similares, para descartar el efecto del tamaño de la piedra para la elección (Figura 4-B).

Se establecieron cuatro tratamientos experimentales:

- La hembra no se le presentó ningún modelo de lagarto en ninguno de los compartimentos (tratamiento control-).
- La hembra se le presentó un modelo de color verde claro y otro de verde oscuro (tratamiento elección).
- La hembra se le presentó un modelo de color verde claro con el vientre azul y un modelo verde claro (tratamiento azul).
- La hembra se le presentó un lagarto macho vivo en un solo compartimento (tratamiento vivo).

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

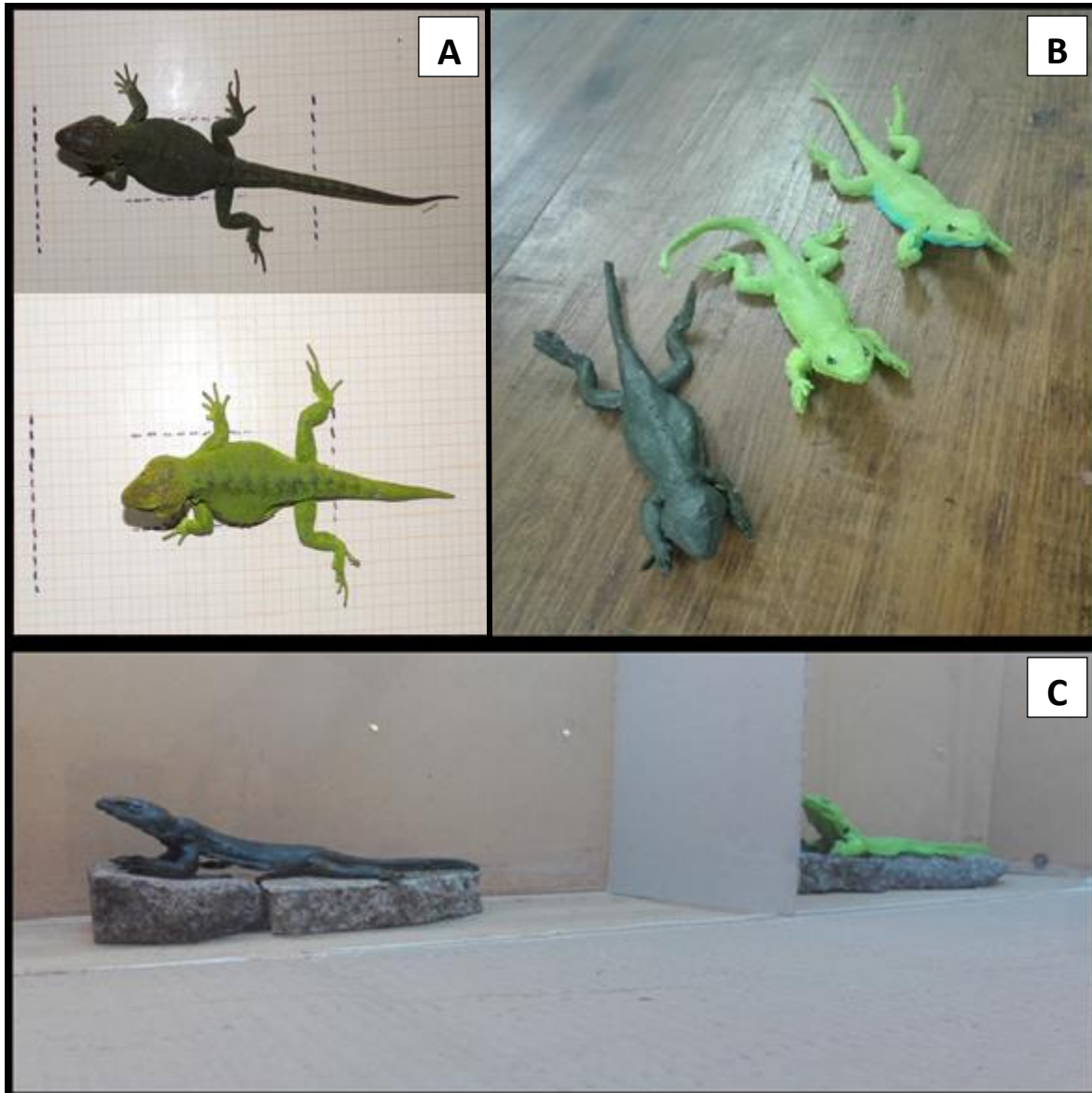


Figura 4. A- Fotografías de machos vivos. B- Rango de coloración obtenido en los modelos. C- Modelos colocados en las diferentes áreas de elección.

La experiencia se realizó en cinco días, en cercanías de la zona de captura para minimizar el disturbio del traslado evitar la exposición a diferentes condiciones climáticas. Las experiencias se realizaron en condiciones semicontroladas, en su ambiente natural, al aire libre, entre las 10am y las 16am horas.

Durante el primer día se capturaron los individuos y colocaron en cajas individuales con rocas como refugio, agua y alimento (flores y tenebrios). Al segundo día se realizó el primer tratamiento en el que todas las hembras fueron colocadas en la



arena sin la presencia de ningún modelo (tratamiento control-). Durante el tercer día las hembras se distribuyeron en los tratamientos restantes, al azar y realizando al cuarto día una rotación de los mismos. Así cada hembra fue colocada 3 veces en la arena durante los días de experimentación. El último día se liberó cada hembra teniendo en cuenta los puntos de GPS obtenidos en cada captura.

Cada tratamiento fue registrado utilizando una videocámara Sony HDR CX230. Cada experiencia tuvo una duración de 40 minutos. Durante los primeros 10 minutos se impidió la visualización de los compartimentos mediante una barrera opaca. Al minuto 10 se removió la barrera y durante los 30 minutos siguientes, las hembras se encontraron frente a los diferentes estímulos de elección.

Los videos se analizaron utilizando el software Solomon Coder (Péter, 2011). Las variables registradas para el análisis fueron, tiempo de latencia, entendido como el tiempo que la hembra tarda en iniciar el movimiento, tiempo de permanencia en cada área (áreas de elección y área neutral) y área a la que ingresa primero.

Se tomaron en cuenta dos criterios para determinar elección de la hembra. En el primer criterio se contempló la posición de la hembra en el área de elección (tiempo de permanencia frente a modelo). La hembra selecciona el modelo cuando esta variable supera el 50% del tiempo total en la arena. En el segundo criterio se tuvo en cuenta el modelo correspondiente a la región del área de elección en la que la hembra ingresa por primera vez.

En total se utilizaron 17 hembras las cuales realizaron hasta 3 de las siguientes experiencias: 11 del tratamiento control -, 8 del tratamiento elección, 7 del tratamiento azul y 5 del tratamiento vivo. Se eliminaron 2 experiencias del tratamiento control- porque las hembras no realizaron ningún comportamiento.

Experiencia de cambio de color.

Para analizar cambio de color en el macho ante la presencia de la hembra, se dispuso de una arena de 37,5cm de largo, por 61,5cm de ancho y 35cm de alto. La misma fue dividida en dos compartimentos. Uno de 41cm x 37,5cm donde se colocó al macho focal (Figura 5-A) y otro de 20,5cm x 37,5cm donde se establecieron los diferentes tratamientos (Figura 5-B); ambos separados por una barrera acrílica transparente de 30cm de alto. Esta barrera contaba con orificios en la base permitiendo el intercambio de olores e impidiendo el contacto físico.

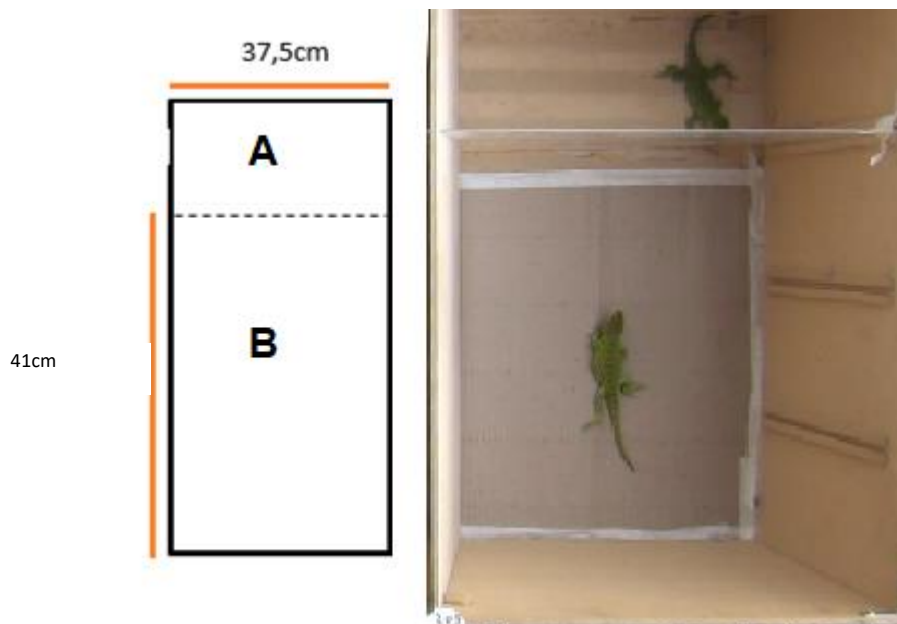


Figura 5. Arena de Cambio de color.

Se plantearon tres tratamientos, en el primero, un macho no fue expuesto a ningún estímulo (tratamiento Control-), en el segundo tratamiento un macho fue expuesto a una hembra (tratamiento Hembra) y un tercer tratamiento en el que un macho fue expuesto a otro macho (tratamiento Control+).

La experiencia fue planteada para ser realizada dentro de 5 días desde la captura. Al primer día se capturaron los individuos, tanto machos como hembras, y al igual que en la experiencia anterior, se dispusieron en cajas individuales provistas con



rocas, agua y alimento (flores y tenebridos). Se inició la experiencia al segundo día con el tratamiento Control-. Al tercer día se dividió al azar a los machos entre aquellos a los que se les presentaría una hembra y aquellos a los que se les presentaría un macho. Al cuarto día se rotaron los tratamientos anteriores y al último día se liberaron utilizando los puntos de GPS previamente registrados. Todo ello realizado bajo temperatura ambiental y al aire libre, entre los horarios de 10am a 16am en las inmediaciones de la zona de captura.

Se utilizó una cámara Nikon D3400 para la captura de las fotografías que servirían para el análisis de cambio de color. Cada experiencia duró 23 minutos. A los 10 minutos de iniciada la experiencia se tomó una primera foto del color inicial de los individuos. Dos minutos después se permitió la visualización del estímulo, hasta entonces oculto por una barrera opaca. Finalmente, a los 22 minutos de iniciada la experiencia se registró por fotografía el color post-exposición al estímulo.

Las fotografías fueron analizadas siguiendo la metodología planteada anteriormente para determinar el dicromatismo bajo el modelo de visión de los lagartos.

En total se utilizaron 18 individuos de los cuales, 12 fueron expuestos a tratamiento Hembra, otros 12 realizaron el tratamiento Control- y 10 fueron expuestos a tratamiento Control+. Cabe destacar que no todos los individuos realizaron todos los tratamientos.

Análisis estadísticos

Se comprobó la normalidad y homogeneidad de la varianza de los datos. Se utilizó ANOVA para comparar los diferentes canales de coloración del dorso. El test de Kruskal- Wallis se empleó para comparar los canales de coloración de las diferentes áreas del vientre. También se utilizó para buscar diferencias en el uso de las áreas de los diferentes tratamientos de Elección de Pareja. Todo esto se llevó a cabo con el software estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2018).

Resultados

Dicromatismo sexual según modelo de visión del lagarto

La coloración del dorso de los machos y hembras de *Pristidactylus achalensis* presentaron mayor expresión en los canales cromáticos MW y LW, que se asocian con tonalidades amarillas y verdes (Fig 6). Se destaca en machos, un aumento entre el canal SW y el canal MW más abrupto, mientras que en hembras el aumento es más gradual. Para ambos sexos, la expresión del canal cromático UV es baja ($UV_{\text{machos}}= 0,077 \pm 0,01$; $UV_{\text{hembras}}=0,083 \pm 0,006$). Existen diferencias entre sexos solo en los valores de captura de conos del canal cromático SW ($SW_{\text{machos}}=0,086 \pm 0,010$, $SW_{\text{hembras}}= 0,094 \pm 0,009$; ANOVA $F=4,98$, $p=0,033$) con una mayor expresión por parte de las hembras. El canal acromático, luminancia o brillo no difirió entre sexos ($Luminancia_{\text{machos}}=0,140 \pm 0,024$, $Luminancia_{\text{hembras}}=0,139 \pm 0,018$; ANOVA $F=0,02$, $p=0,8778$).

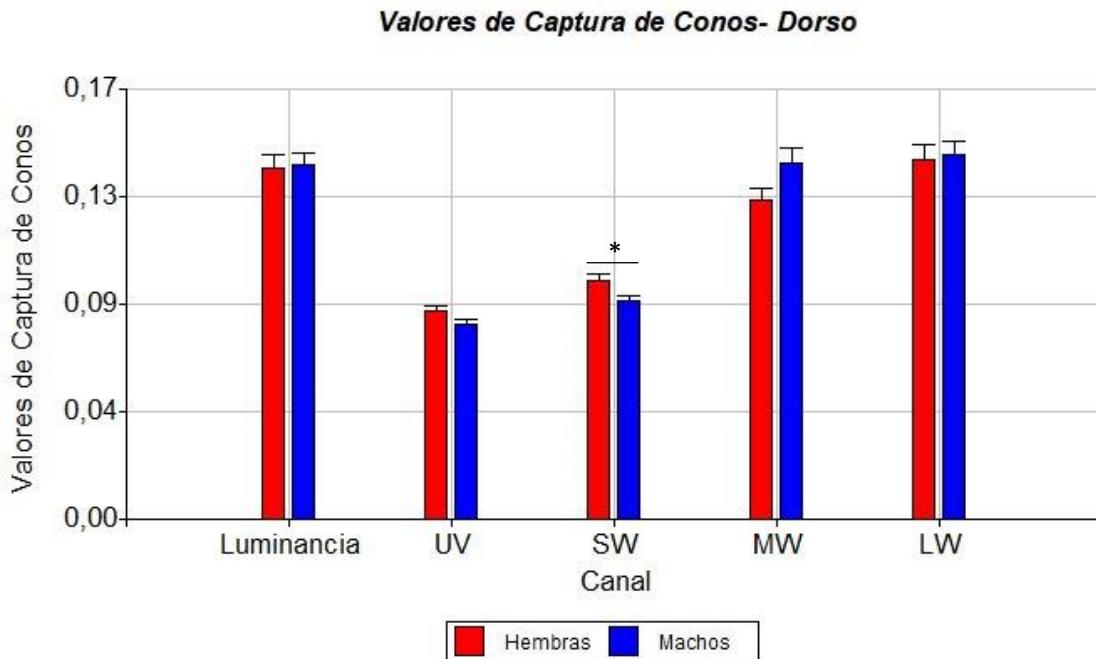


Figura 6. Valores de captura de conos para los canales cromáticos (UV, SW, MW, LW) y acromáticos (Luminancia) para la región dorsal bajo un modelo de visión de lagarto. Las barras azules representan los machos (n=22) mientras que las rojas a las hembras (n=11). Medias con asteriscos plantean diferencias significativas entre sexos ($p<0,05$).

En la Figura 7 se observa la coloración del área ventral según la visión humana y la Figura 8 muestra los valores medios de captura de conos de la región ventral para machos y hembras en las diferentes áreas del cuerpo (región gular, pecho, flanco y cloaca). Las hembras presentan en todas sus áreas un patrón de coloración con incrementos graduales similar a lo que se observó hacia el dorso; con valores mayores en el canal cromático LW. Por su parte, los machos presentan un patrón de incremento gradual en el área de la cloaca con valores mayores en el canal cromático LW, pero en las otras áreas el patrón presenta un pico en el canal cromático MW. La expresión del canal cromático UV es baja para ambos sexos en todas las áreas.

El flanco es el área en la cual se observaron diferencias entre sexos, solo en el canal cromático MW ($MW_{machosfl} = 0,371 \pm 0,098$, $MW_{hembrasfl} = 0,252 \pm 0,093$; Kruskal-Wallis $H = 4,05$, $p = 0,0441$). El canal acromático, luminancia o brillo no presentó diferencias significativas entre sexos para ninguna de las áreas (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de captura de conos para el canal acromático (Luminancia) de las diferentes áreas de la región ventral para ambos sexos de *Pristidactylus achalensis* bajo un modelo de visión de lagartos.

Área	Variable	Sexo		H	p
		Macho	Hembra		
Gular	Luminancia ± DE	0,271 ± 0,06	0,326 ± 0,128	0,959	0,3274
Flanco	Luminancia ± DE	0,328 ± 0,085	0,259 ± 0,088	2,45	0,1174
Cloaca	Luminancia ± DE	0,353 ± 0,078	0,332 ± 0,084	0,186	0,6665
Pecho	Luminancia ± DE	0,328 ± 0,064	0,344 ± 0,17	0,014	0,9064
	N	17	5		



Figura 7. Fotografías del área ventral de macho (izquierda) y hembra (derecha) de *Pristidactylus achalensis*.

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

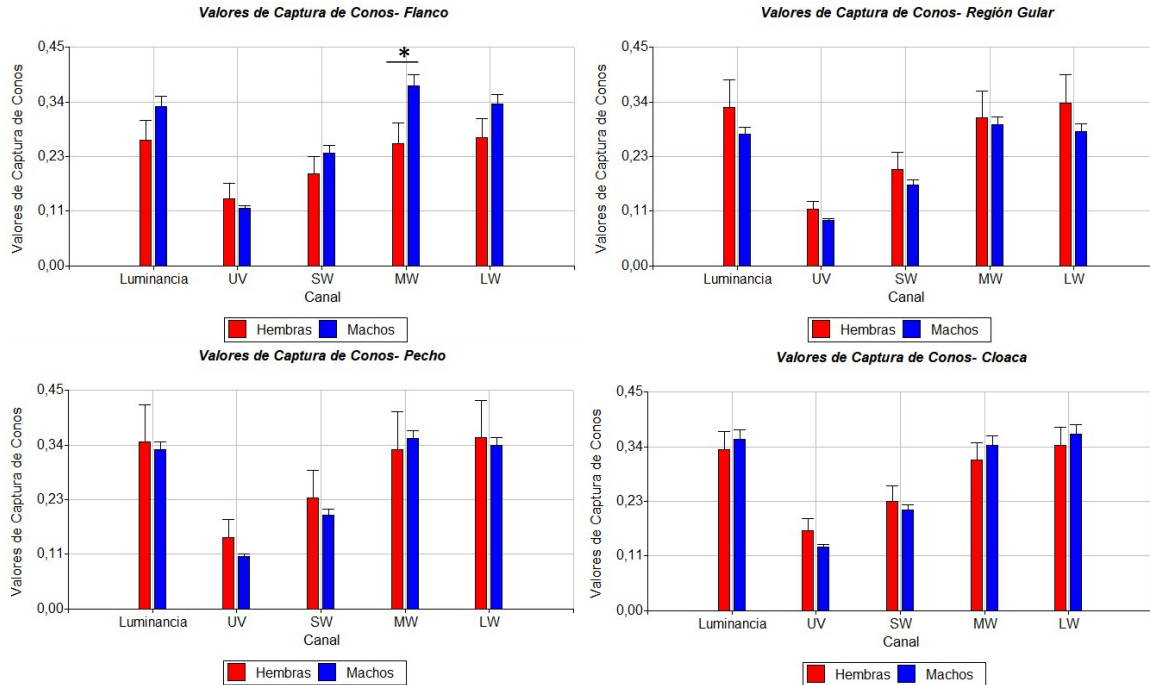


Figura 8. Valores de captura de conos para los canales cromáticos (UV, SW, MW, LW) y acromáticos (Luminancia) para las diferentes áreas de la región ventral bajo un modelo de visión de lagarto. Las barras azules representan los machos (n=17) mientras que las rojas hacen alusión a las hembras (n=5). Medias con asteriscos plantean diferencias significativas entre sexos ($p < 0,05$).

Elección de la Hembra por la coloración del Macho.

La Figura 9 muestra el tiempo relativo de la posición de cada hembra en función de las diferentes áreas de elección (asociados a los niveles de los tratamientos o colores de los lagartos). Se plantea la existencia de una amplia variabilidad entre individuos, ya que del total de hembras que eligieron, el 50% lo hizo por un individuo claro y el otro 50% por un individuo oscuro (n=8). En referencia al tratamiento “Vivo” (n=5), el 100% de las hembras permanecieron en el área neutral (o no elección). Referido a la coloración del flanco, el tratamiento “Azul” también presentó variabilidad, ya que de las tres que eligieron (n=7), dos lo hicieron por el “azul” y una por el “verde”. El tratamiento Control-, 5 de 9 de las hembras permaneció en el área neutral mientras que otras 3 lo hicieron en el sector izquierdo del área de elección. Esta variabilidad observada en el tratamiento elección se encuentra representada en los análisis de Kruskal- Wallis, donde no se observa preferencia por ningún área



($FR_{Claro} = 0,29 \pm 0,34$, $FR_{Oscuro} = 0,31 \pm 0,29$, $FR_{Neutro} = 0,4 \pm 0,29$; $H=1,13$, $p=0,5684$). Lo mismo sucede para el tratamiento "Azul" ($FR_{Verde} = 0,19 \pm 0,37$, $FR_{Azul} = 0,23 \pm 0,31$, $FR_{Neutro} = 0,58 \pm 0,41$; $H=3,48$, $p=0,1681$). Para el tratamiento "Vivo" si se observa esa preferencia por el área Neutral ($FR_{Vivo} = 0,06 \pm 0,09$, $FR_{Nada} = 0,10 \pm 0,14$, $FR_{Neutro} = 0,83 \pm 0,16$; $H=9,42$, $p=0,0075$). En el tratamiento Control- también se observaron diferencias significativas entre las áreas empleadas siendo el área Neutra la de mayor uso ($FR_{Izquierda} = 0,13 \pm 0,16$, $FR_{Derecha} = 0,37 \pm 0,28$, $FR_{Neutro} = 0,50 \pm 0,34$; $H=6,86$, $p=0,0322$).

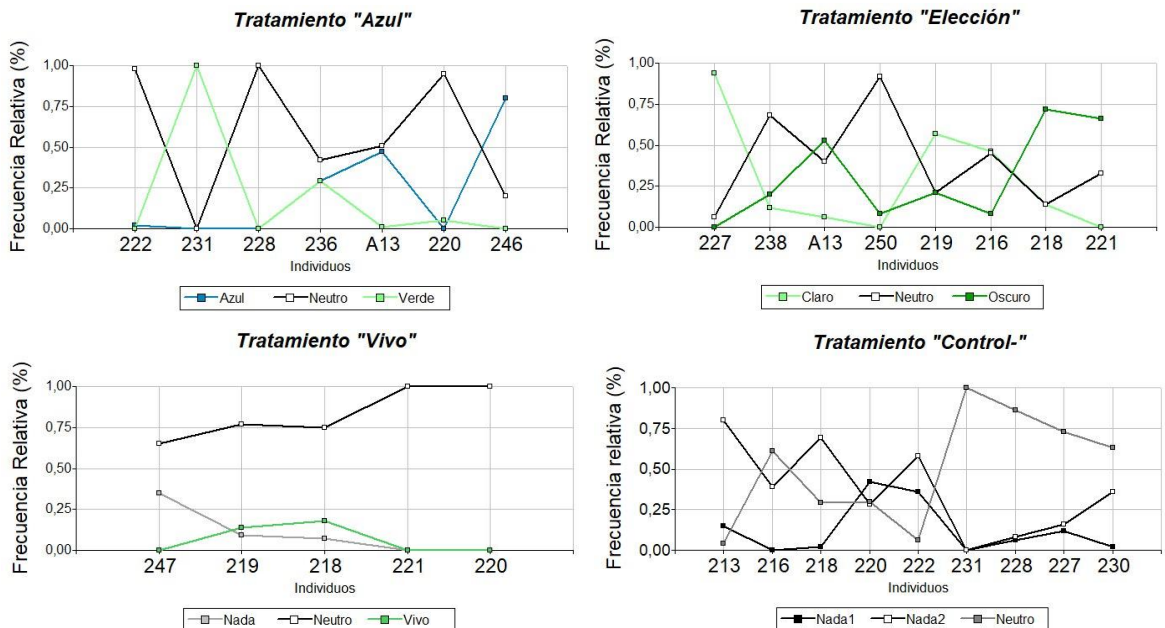


Figura 9. Frecuencia relativa de la posición de los individuos en las áreas. Se considera que la hembra elige cuando supera el 50% en alguna de las regiones del área de elección.

La Figura 10 presenta el área a la que los individuos ingresaron primero en función del tratamiento. En el tratamiento azul, el 67% de los individuos ingresaron al área del modelo "azul" ($n=6$), el 17% al verde y el resto no ingreso a algún área. Para el tratamiento elección, el 75% lo hizo por el individuo claro y el 25% por el oscuro ($n=8$). El tratamiento "Vivo" presenta un 40% de individuos ingresando al área del macho y un 20% hacia el área sin estímulo ($n=5$). Finalmente, el tratamiento "Control-" no presento distinción en el área a la que ingresaron primero, izquierda y derecha fueron elegidas igualmente, ambas con un 44% ($n=9$).

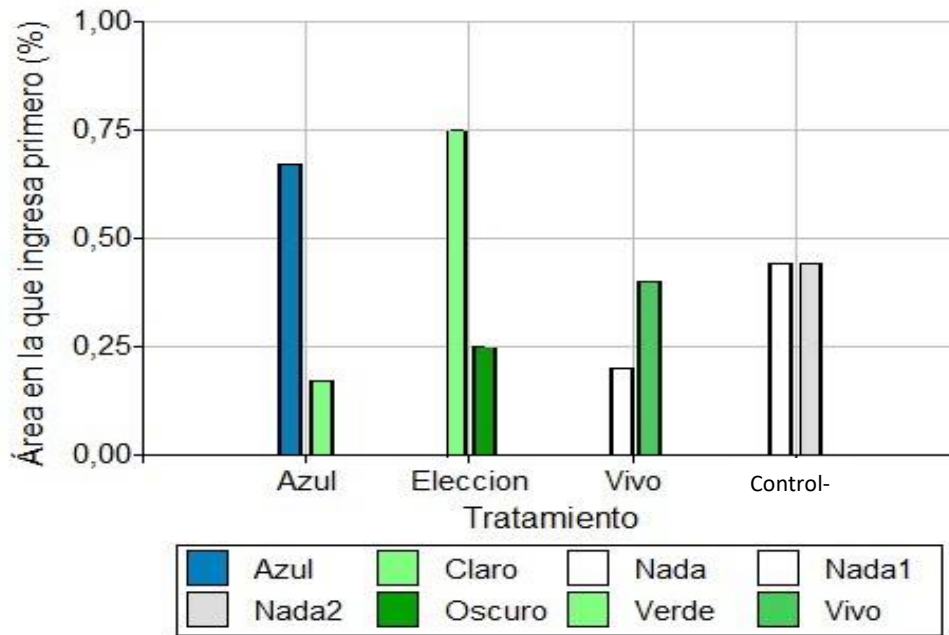


Figura 10. Porcentaje de individuos que ingresaron por primera vez al área según el color del modelo de dicha área.

Evaluación del Cambio de Color.

Los valores de “Diferencias Perceptibles” (JND) bajo el modelo de visión de un lagarto; no mostraron diferencias ($1 < JND_{promedio} < 3$) en la coloración antes y después de la presentación del estímulo; en todos los tratamientos (Tabla 2).

Se destaca que el valor de JND obtenido plantea la existencia de diferencias que podrían ser detectadas bajo condiciones óptimas de luz. Por ello se buscó observar la direccionalidad de ese cambio, lo que se representa en la Figura 11. En ella la tendencia observada muestra que frente a estímulos (hembra o macho) los individuos se aclaran (mayor luminancia o brillo) mientras que frente al control los individuos se oscurecen (ver canal Luminancia). Sin embargo, entre estos tratamientos la magnitud y direccionalidad del cambio es similar frente a machos y hembras.



Tabla 2. Valores de JND en función del tratamiento aplicado.

Tratamiento	n	Media	D. E.	Mín.	Máx.
vs. Hembra	12	2,06	1,3	0,69	4,67
Sin estímulo	11	1,65	0,85	0,62	3,44
vs. Macho	8	1,39	0,96	0,16	2,76

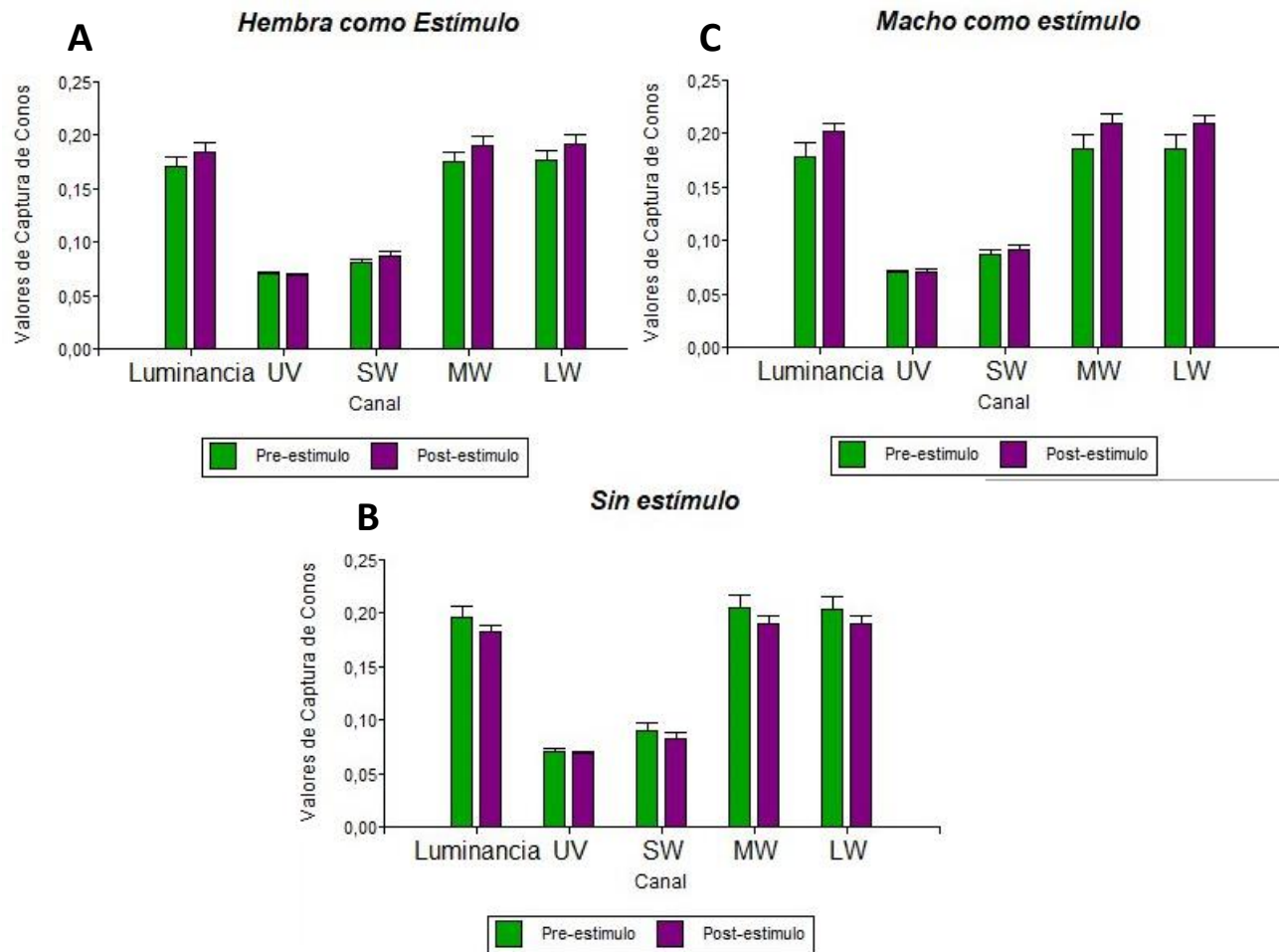


Figura 11. Valores de Captura de conos de machos, frente a diferentes estímulos. En 11-A frente a hembras (n=12), 11-B frente a machos (n=11) y 11-C donde los machos no encontraron estímulo (n=8). Las barras verdes indican los valores preexposición y las barras violetas los valores post-exposición.

Discusión

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

Dicromatismo Sexual bajo modelo de visión de lagarto.

Se observó un dicromatismo sexual en el dorso a nivel del canal cromático SW, bajo el modelo de visión de un lagarto. Esto pone de manifiesto que existen diferencias a nivel de la coloración, pero dicha diferencia, es en un canal cuyo valor de captura de conos es bajo. Por lo tanto, el patrón general de coloración considerando todos los canales, es similar entre machos y hembras según la visión de los mismos. Este resultado iría en consonancia con otros estudios que plantean que las especies presentan bajo dicromatismo sexual en el dorso, debido a que ambos sexos están sujetos a presiones de selección natural que sufren por predación (Stuart Fox et al., 2004; Marshall & Stevens, 2014, Torres, 2019). En la región ventral se observaron diferencias significativas en el canal cromático MW para el área de los flancos, presentando los machos una mayor expresión. *Pristidactylus achalensis* es una especie con dimorfismo sexual en el tamaño corporal (Sinch et al., 2002), siendo los machos de mayor tamaño, con lo cual las diferencias en coloración en el flanco podrían ser explicadas en el contexto de la competencia por conseguir parejas. Varios estudios plantean la importancia de la coloración en estas regiones, ya que se encuentran orientadas favorablemente para la comunicación intraespecífica para la señalización territorial y sexual (Stuart Fox et al., 2004; Pérez i de Lanuza & Font, 2010). El canal cromático UV presentó una baja expresión respecto al resto del espectro de coloración, tanto en ambos sexos y distintas áreas. Cabe destacar que la coloración azul en la naturaleza suele estar acompañada por expresión en el rango ultravioleta (Pérez i de Lanuza & Font, 2010). No obstante, no encontramos expresión de coloración UV a pesar de ser considerada un componente importante para la comunicación en lagartos. Por ejemplo, Bajer et al. en *Lacerta viridis* (2010); plantearon la importancia del UV no solo para elección de pareja sino también para



determinar el éxito de los machos ante enfrentamientos agonísticos. De igual manera, Bastiaans et al. (2014) plantearon la importancia de la coloración UV de la región gular para la hembra de *Sceloporus grammurus*, al destacar la capacidad que presenta para distinguir entre morfos simpátricos o alopátricos. Sería de interés abordar con mayor detalle la ausencia de coloración en el rango ultravioleta en *Pristidactylus achalensis*. Por ejemplo, debería explorarse la relación del color con el ambiente, ya que estos lagartos están asociados a un ambiente endémico de montaña donde las condiciones climáticas y de insolación solar son rigurosas, y por ende la relación color con fisiología térmica podría influir en el desempeño de los individuos.

Elección de pareja

En relación con la elección de pareja, bajo el criterio de permanencia en el área de influencia del macho, no se ha manifestado un claro comportamiento que manifieste elección, ya que se observó que todas las hembras permanecieron más tiempo en el área neutral en el tratamiento “vivo”. Este resultado es de gran interés porque este tratamiento fue ideado para funcionar como control positivo, donde se esperaría que la hembra seleccione al ejemplar de lagarto. Sin embargo, al tener en cuenta la elección según el primer ingreso al área, se distingue que las hembras manifiestan una respuesta de elección. Los resultados muestran una tendencia a elegir al modelo vivo, también elección del modelo de color azul frente al modelo verde y elección del color verde claro frente al oscuro, coincidiendo con la preferencia esperada en base al contexto de selección sexual. Estos resultados sugieren que es difícil de integrar el patrón de elección observado en los diferentes criterios. Estos no refuerzan la misma direccionalidad de la selección motivando a preguntarse si existe una elección activa de las hembras, cuales son los indicadores que seleccionan las hembras, y qué comportamientos o parámetros nos ayudan a comprender esa elección.

Alonzo & Sinervo (2001), Healey et al. (2008), Sacchi et al. (2015), Lopez Juri (2018) encontraron que hembras no mostraban elección por machos de diferentes fenotipos, es decir, no se encontró una correlación directa entre la elección activa

por parte de la hembra con el fenotipo de los machos. Además, la elección podría estar influida por características de personalidad animal, por ejemplo, donde diferentes hembras pueden variar su elección; o hembras presentando un desinterés por caracteres fenotípicos particulares basando su selección en la calidad integral del macho (Lattanzio et al., 2014; Sacchi et al., 2017). Un punto para tener en cuenta, es lo propuesto por Swierk et al. (2012) donde la hembra evaluaría de manera integral el fenotipo y no solo la dicotomía cromática aquí planteada. En su caso, Swierk et al. (2012) distingue que las hembras preferían a los machos que tenían mejor condición corporal, cabezas relativamente más grandes, gargantas más anchas y machos que desplegaban determinados comportamientos. En este trabajo se destaca la elección de pareja de la hembra (según el área a la que ingreso primero) por la coloración azul del flanco de los machos, algo que se correlaciona con lo expuesto anteriormente donde la región del flanco es dicromática bajo el modelo de visión del lagarto. La elección de pareja es un proceso difícil de estudiar ya que puede incluir factores múltiples como fenotipo, comportamientos e incluso indicadores ambientales como puede ser el territorio (Sacchi et al., 2017). Aún más, Roughgarden & Ackay (2010) plantean el concepto de diversidad en la preferencia, donde manifiestan la existencia de múltiples óptimos relativos a las hembras, lo que podría explicar los resultados del criterio de área de elección, donde el 50% de las hembras seleccionan un color y el otro 50% otro, incluso la selección de las hembras puede estar influida por experiencias previas (Yang et al., 2013). Por otra parte, existen mecanismos de selección de pareja no abordados en este trabajo, como mecanismos de elección postcópula (Calsbeek & Sinervo, 2004; Firman et al., 2015). Por ejemplo, en *Anolis sagrei* las hembras promueven la fertilización de sus folículos por espermatozoides de machos de gran tamaño (Calsbeek & Bonneaud, 2008). Por lo tanto es importante explorar los criterios para evaluar la preferencia ya que como vemos aquí dos criterios diferentes no refuerzan la direccionalidad de la selección. Estudios que permitan la interacción entre los individuos podría ayudar a clarificar la elección de la pareja y analizar cuales son los atributos seleccionados.



Cambio de color

No se evidenció en este estudio el cambio de coloración por parte de los machos en ninguno de los tratamientos. Dado que la tonalidad de la coloración puede ser un factor que determina el éxito en encuentros agonísticos o para el establecimiento de jerarquías o territorios (Ligon & McGraw, 2018) la interacción entre los ejemplares puede ser un aspecto importante a profundizar en próximos estudios. Cabe destacar que en nuestras experiencias no se permitió el contacto físico entre los individuos, algo que podría ser de importancia para la interacción entre los mismos. El macho no modificó su coloración hacia tonalidades más llamativas ante la presencia de la hembra, que podría explicar el dinamismo del carácter. Cabe destacar que el análisis se basó en la coloración dorsal, ya que el cambio frente a enfrentamientos agonísticos con contacto entre los individuos había sido evidenciado en esta zona (Naretto com per). Esto no descarta que pueda darse una modificación de la coloración a nivel ventral, en particular la región del flanco, donde se observó la existencia de dicromatismo o en la región gular, ya que esta última, como se ha observado en otros lagartos es un área de importancia para la comunicación intersexual (Bastiaans et al., 2014). Si bien la coloración de cada individuo no mostró variaciones que puedan ser percibidas por el sistema de visión de los lagartos, se pudo observar cambios y variabilidad en la magnitud de estos cambios. Algunos ejemplares manifestaron mayores JND que otros por lo cual se mantiene el interrogante de cuáles son los factores que podrían estimular un cambio de color.

En conclusión, la coloración tiene un rol importante en la comunicación intersexual. Idea que es reforzada por el hecho de que machos y hembras presentan dicromatismo entre sí, y no solo ello, sino que ese dicromatismo sería importante en la elección de pareja. Sin embargo, considerando que la coloración es un rasgo complejo que varía entre sexos e individuos de *Pristidactylus achalensis* y que puede participar en numerosas funciones, este trabajo abre interesantes interrogantes para comprender aún mejor, cómo la coloración actúa en el marco de la comunicación intraespecífica como un importante mensaje que influye sobre los

demás individuos. Por ejemplo, ¿la experiencia o la personalidad actúan en consonancia con el color para la elección de una pareja?, ¿existe de una correlación entre la coloración y caracteres espermáticos?, es decir, abordar de manera integral el proceso de elección de pareja contemplando rasgos de competencia pre-copulatoria (fenotipos morfológicos y cromáticos), comportamentales y rasgos de competencia post-copulatoria.

Bibliografía.

- Alonzo, S.H. Sinervo, B. 2001. Mate choice games, context- dependent good genes, and genetic cycles in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 176–186.
- 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.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Bajer, K., Orsolya, M., Török, J., Herczeg, G. 2010. Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 2007-2014.
- Bastiaans, E., Bastiaans, M.J., Morinaga, G., Castañeda Gaytán, J.G., Marshall, J.C., Bane, B., Méndez de la Cruz, F., Sinervo, B. 2014. Female preference for sympatric vs. allopatric male throat color morphs in the mesquite Lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. *PLoS ONE*, 9: e93197.
- Bradbury, J., Vehrencamp, S. 2011. *Principles of animal communication*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associated Press.
- Bruinjé, A.C., Moura, M.O., Maggi, B.S., São-Pedro, V.A., Pessoa, D.M., Costa, G.C. 2018. Conspecifics of the Striped Lava Lizard are able to distinguish sex and



male colour morphs in apparently homogeneous dull dorsal colouration. *Amphibia-Reptilia*, 1: 1-14

Calsbeek, R., Bonneaud, C. 2008. Postcopulatory fertilization bias as a form of cryptic sexual selection. *Evolution. International Journal of Organic Evolution*, 62: 1137–1148.

Calsbeek, R., Sinervo, B. 2004. Within-clutch variation in offspring sex determined by differences in sire body size: cryptic mate choice in the wild. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 464–470.

Clusella-Trullas, S., Wyk, J.H., Spotila, J.R. 2009. Thermal benefits of melanism in cordylid lizards: a theoretical and field test. *Ecology*, 8: 2297-2312.

Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. 2018. InfoStat. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>

Endler, J. 1983. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 9: 173-190.

Firman, R.C., Gasparini, C., Manier, M.K., Pizzari, T. 2017. Postmating female control: 20 years of cryptic female choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 32: 368–382.

Greenberg, N., Crews, D. 1990. Endocrine and behavioral responses to aggression and social dominance in the Green Anole Lizard, *Anolis carolinensis*. *General and Comparative Endocrinology*, 77: 246-255.

Greenberg, N., Chen, T., Crews, D. 1984. Social status, gonadal state, and the adrenal stress response in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Hormones and Behaviour*, 18: 1-11.

Griggio, M., Hoi, H., Pilastro, A. 2010. Plumage maintenance affects ultraviolet colour and female preference in the budgerigar. *Behavioural Processes*, 84: 739–744.

- Halliday, T. 1983. The study of mate choice. En: Bateson, P. *Mate Choice* (pp. 3-30). Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Healey, M., Uller, T., Olsson, M. 2008. Variety is the spice of life: female Lizards Choose to Associate with colour polymorphic male dyads. *Ethology*, 114: 231–237.
- Higham, J.P., Winters, S. 2015. Color and mate choice in non-human animals. En: Elliot A.J. *Handbook of color psychology*. Cambridge University Press.
- House, C.M., Sharma, M.D., Okada, K., Hosken, D.J. 2016. Pre and post- copulatory selection favor similar genital phenotypes in the male Broad Horned Beetle. *Integrative and Comparative Biology*, 56: 682-693.
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M.D., Morley, J. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *The Royal Society*, 270: 653-664.
- Lattanzio, M.S., Metro, K.J., Miles, D.B. 2014. Preference for male traits differ in two female morphs of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*. *PlosOne*, 9: e101515.
- Lisboa, C.M., Bajer, K., Pessoa, D.M., Huber, M.A., Costa, G.C. 2017. Female Brazilian whiptail lizards (*Cnemidophorus ocellifer*) prefer males with high ultraviolet ornament reflectance. *Behavioural processes*, 142: 33-39.
- Ligon, R.A., McGraw, K.J. 2018. A chorus of color: hierarchical and graded information content of rapid color change signals in chameleons. *Behavioral Ecology*, 29: 1075-1087.
- Losos, J.B. 2011. *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles* (Vol. 10). California, USA: UC Press.
- Marshall, K.L., Stevens, M. 2014. Wall lizards display conspicuous signals to conspecifics and reduce detection by avian predators. *Behavioral Ecology*, 25: 1-13.



- McDiarmid, C., Friesen, C., Ballen, C., Olsson, M. 2017. Sexual coloration and sperm performance in the Australian painted dragon lizard, *Ctenophorus pictus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 30: 1303-1312.
- Megía-Palma, R., Martínez, J., Merino, S. 2016. A structural colour ornament correlates positively with parasite load and body condition in an insular lizard species. *The Science of Nature*, 103: 42-52.
- Minoli, I., Avila, L.J. 2017. Conservation assessments in climate change scenarios: spatial perspectives for present and future in two *Pristidactylus* (Squamata: Leiosauridae) lizards from Argentina. *Zootaxa*, 4237: 91-111.
- Naretto, S., Cardozo, G., Blengini, C.S., Chiaraviglio, M. 2014. Sexual selection and dynamics of jaw muscle in Tupinambis Lizards. *Evolutionary Biology*, 41: 192-200.
- 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.
- Pérez i de Lanuza, G. Font, E. 2010. Lizard blues: blue body colouration and ultraviolet polychromatism in lacertids. *Revista Española de Herpetología*, 24: 67-84.
- Péter, A. 2011. *Solomon Coder (version beta 11.01. 22): a simple solution for behavior coding*. <http://solomoncoder.com>.
- Plasman, M., Reynoso, V.H., Nicolás, L., Torres, R. 2015. Multiple colour traits signal performance and immune response in the Dickerson's collared lizard *Crotaphytus dickersonae*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69: 765-775.
- Reynolds, J.D. 1990. Costs and benefits of female mate choice: Is there a lek paradox? *The American Naturalist*, 136: 230-243.
- Roughgarden, J., Akçay, E. 2010. Do we need a Sexual Selection 2.0?. *Animal Behaviour*, 79: e1–e4.

Sacchi, R., Ghitti, M., Scali, S., Mangiacotti, Marco, A.L., Sannolo, M., Coladonato, A.J., Pasquesi, G., Bovo, M., Pellitteri-Rosa, D. 2015. Common Wall Lizard females (*Podarcis muralis*) do not actively choose males based on their colour morph. *Ethology*, 121: 1145-1153.

Sacchi, R., Coladonato, A.J., Ghitti, M., Mangiacotti, M., Scali, S., Bovo, M., Zuffi, M. 2017. Morph-specific assortative mating in common wall lizard females. *Current Zoology*, 64: 449–453.

Scholtyßek, C., Kelber, A. 2017. Color vision in animals: From color blind seals to tetrachromatic vision in birds. *Der Ophthalmologe: Zeitschrift der Deutschen Ophthalmologischen Gesellschaft*, 114: 978-985.

Siddiqi, A., Cronin, T.W., Loew, E.R., Vorobyev, M., Summers, K. 2004. Interspecific and intraspecific views of color signals in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*. *Journal of Experimental Biology*, 207: 2471-2485.

Siefferman, L., Hill, G.E. 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology*, 14: 855-861.

Sinsch, U., Martino, A.L., di Tada, I. E. 2002. Longevity and sexual size dimorphism of the Pampa de Achala copper lizard *Pristidactylus achalensis* (Gallardo, 1964). *Amphibia-Reptilia*, 23: 177-190.

Stuart-Fox, D., Moussalli, A. 2008. Selection of social signalling drives the evolution of chamaleon colour change. *PLoS Biology*, 6: 22-29.

Stuart-Fox, D., Moussalli, A. 2009. Camouflage, communication and thermoregulation: lessons from colour changing organisms. *Philosophical Transactions of The Royal Society*, 364: 463-470.

Stuart-Fox, D., Firth, D., Moussalli, A., Whiting, M. 2006. Multiple signals in chamaleon contests: designing and analyzing animal contests as a tournament. *Animal behaviour*, 71: 1263-1271.



- Swierk, L., Ridgway, M., Langkilde, T. 2012. Female lizards discriminate between potential reproductive partners using multiple male traits when territory cues are absent. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 1033–1043.
- Torres, MdM. 2019. Estrategias anti-predatorias en *Pristidactylus achalensis* (Squamata: Leiosuridae) es el sexo de los individuos un factor influyente?. Tesina de Grado. Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba.
- Troscianko, J., Stevens, M. 2015. Image calibration and analysis toolbox-a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 1320-1331.
- Vorobyev, M., Osorio, D. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265: 351-358.
- Vroonen, J., Vervust, B., Fulgione, D., Maselli, V., Van Damme, R. 2012. Physiological colour change in the Moorish gecko *Tarentola mauritanica* (Squamata: Gekkonidae): effects of background, light and temperature. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107: 182-191.
- Yang, C., Wang, J., Fang, Y., Sun, Y.H. 2013. Is sexual ornamentation an honest signal of male quality in the Chinese grouse (*Tetrastes sewerzowi*)? *PLoS One*, 8: e82972.