

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**Role of *Microlophus bivittatus* Body Size in Sexual
Selection: Behavior Analysis by Lizard Robot Displays**
Proyecto de investigación

Emilio José Mancero De La Torre

Biología

Trabajo de titulación presentado como requisito
para la obtención del título de
Licenciado en Biología

Quito, 20 de diciembre de 2018

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ
COLEGIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y
AMBIENTALES

HOJA DE CALIFICACIÓN
DE TRABAJO DE TITULACIÓN

Tamaño corporal y selección sexual en machos de Lagartijas de Lava de San Cristóbal (*Microlophus bivittatus*): Análisis mediante modelos robóticos

Emilio José Mancero De La Torre

Calificación:

Nombre del profesor, Título académico

Carlos A. Valle, Ph.D.

Firma del profesor

Quito, 20 de diciembre de 2018

Derechos de Autor

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma del estudiante:

Nombres y apellidos:

Emilio José Mancero De La Torre

Código:

00127613

Cédula de Identidad:

092315131-0

Lugar y fecha:

Quito, diciembre de 2018

AGRADECIMIENTOS

Un especial agradecimiento a la Dirección del Parque Nacional Galápagos y al Galápagos Academic Institute for the Arts and Sciences (GAIAS) por toda la colaboración prestada a lo largo del estudio. A mi tutor, Carlos Valle, por su invaluable apoyo e instrucción a lo largo del estudio, especialmente en la parte estadística. A Nelson Herrera, por enseñarme las bases de mecánica y programación necesarias para construir un robot. A Fernando Rosero por el desarrollo de los modelos correspondientes a las lagartijas de tamaño pequeño y grande. A Cornelio Williams por su amistad y colaboración en la toma de datos. Finalmente, y con mucho cariño, a Imaitaly De La Torre y Carlos Mancero por su incondicional apoyo a lo largo de esta carrera. Muchas gracias 🙏.

RESUMEN

La relación directa entre el tamaño del individuo y su éxito reproductivo es un patrón que ha sido ampliamente enfatizado en múltiples especies. Las explicaciones propuestas a este patrón generalizado incluyen selección ecológica y selección sexual como la defensa del territorio, atracción de parejas y la consecuentes mayores oportunidades de apareamiento. En *Microlophus bivittatus* cuya comunicación social está basada en señales visuales que involucran un patrón de movimientos de cabeza y de cabeza y cuerpo (flexiones de pecho), el tamaño corporal especialmente de los machos, podría ser una característica bajo un régimen de fuerte selección intrasexual y posiblemente intersexual y de selección ecológica. El propósito de esta investigación fue testear la importancia del tamaño del macho en el contexto de la selección sexual por ambos sexos. Usando modelos robóticos representando a machos de *M. bivittatus* de tres tamaños diferentes que mecánicamente emulaban el patrón de exhibición sexual propio de la especie, medimos las respuestas que estos provocaron entre las lagartijas del mismo sexo (machos- confrontación) y entre las lagartijas del sexo opuesto (hembras- atracción).

Los resultados muestran que la diferencia de tamaño entre el individuo emisor (modelo robótico) y el individuo receptor (lagartija) tuvo efecto en el tipo de respuesta exhibida por las lagartijas de ambos sexos. El modelo representando lagartijas de mayor tamaño recibió más respuestas agresivas de machos y mayor número de respuestas asertivas de las hembras. El modelo de menor tamaño recibió respuestas agresivas de otros machos, pero de menor intensidad que las que recibió el modelo de mayor tamaño, a la vez que recibió señales asertivas de parte de las hembras. En contraste, el modelo de tamaño intermedio fue el que recibió el menor número de respuestas tanto de parte de los machos como de las hembras.

Palabras clave: *Microlophus bivittatus*, Lagartijas de lava, Islas Galapagos, Selección sexual, Señales visuales, Robots, Ecología, Comportamiento, Territorial, Cortejo.

ABSTRACT

A direct relationship between individual body size and reproductive success is a pattern that has been widely emphasized in multiple species. The proposed explanations for this prevalent pattern include both ecological and sexual selection, such as territory defense, mate attraction and consequent greater opportunities for mating. In *Microlophus bivittatus* whose social behavior is based on visual cues that involve movement patterns using its head or both head and body (push-ups), body size especially among males could be a trait under a regime of strong intrasexual selection and possibly intersexual and ecological selection. The purpose of this research was to test the importance of male body size in the context of sexual selection by both sexes. Using robotic models representing males of *M. bivittatus* of three sizes that mechanically emulated the species pattern of sexual display, we measured the responses that the models elicited among lizards of the same sex (males-confrontation) and among lizards of the opposite sex (females - attraction).

Results show that the size difference between the displaying individual (the robotic model-transmitter) and the lizard (the recipient) influenced the type of response exhibited by the lizards (receptors) of both sexes. The model representing larger lizards received more aggressive responses from males and higher number of assertive responses from females. The smaller model received aggressive responses from other males but of less intensity than those received by the larger model, while receiving assertive signals from the females. In contrast, the intermediate size model received the least number of responses from both males and females.

Key words: *Microlophus bivittatus*, Lava Lizards, Galapagos Islands, Sexual selection, Visual displays, Robots, Ecology, Behavior, Territorial, Courtship.

TABLA DE CONTENIDO

Resumen	5
Abstract	6
Índice de Figuras	8
Introducción	9
Métodos	22
Resultados	17
Discusión	19
Referencias Bibliográficas	22
Anexo A: Figuras	25

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Ejemplares macho (izq.) y hembra (der.) de <i>Microlophus bivittatus</i>	25
Figura 2.- Comparación de puntajes asignados a coloración nupcial entre una hembra de coloración baja (izq.) y una hembra de coloración intensa (der.).....	25
Figura 3.- Gráfico de barras correspondiente al número de respuestas emitidas por lagartijas macho en respuesta a modelos robóticos de tamaño Grande (L), Mediano (M) y Pequeño (S).....	26
Figura 4.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el tamaño de las lagartijas macho relativo al del modelo del robot emisor y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo.....	26
Figura 5.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el tamaño de las lagartijas macho desde su hocico hasta la cloaca (SVL) y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo del robot emisor.....	27
Figura 6.- Gráfico de barras correspondiente al número de respuestas emitidas por lagartijas hembra en respuesta a modelos robóticos de tamaño Grande (L), Mediano (M) y Pequeño (S).....	27
Figura 7.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el tamaño de las lagartijas hembra relativo al del modelo del robot emisor y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo.....	28
Figura 8.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el tamaño de las lagartijas hembra desde su hocico hasta la cloaca (SVL) y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo del robot emisor.....	22
Figura 9.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el color nupcial de las lagartijas hembra y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo.....	29

INTRODUCCIÓN

La teoría de la selección sexual predice que los individuos seleccionan su pareja en base a características que maximicen su habilidad de contribuir al pool genético de la siguiente generación (Darwin 1871; Emlen y Oring 1977; Harrison et al. 2015) El tamaño corporal es una de estas características que con frecuencia se encuentra bajo fuerte selección sexual, particularmente en especies con reproducción poligínica por las ventajas que otorga en la lucha por la consecución de parejas (Peters y Peters 1986) El tamaño corporal, sin embargo, también es una características que suele estar bajo selección ecológica por ventajas como la habilidad para obtener alimento, o como en ciertos casos por el costo que podría representar al ser un obstáculo para evadir depredadores (Brown et al. 1993).

Esta presión de selección sobre los machos resulta principalmente de la competencia intrasexual en la competencia por parejas, pero también de la selección intersexual ejercida por las hembras (Darwin 1871; Houde y Endler 1990). La selección sexual también involucra múltiples repertorios de comunicación social intraespecíficos que concurren con características como el tamaño (Bradbury y Vehrencamp 2011; Stanyon y Bigoni 2014). Estos repertorios comportamentales tienen la función de comunicar características del individuo hacia individuos del sexo opuesto y del mismo sexo. Esto último, principalmente en el caso de los machos permite la competencia estereotipada la misma que añade el beneficio de reducir el riesgo de daño físico y la consecuente reducción del fitness del individuo que podría resultar de la confrontación directa (Grether et al. 2013).

La comunicación por medio de transmisión de señales es común en todos los reptiles (Carpenter y Ferguson 1977). Sin embargo, mientras que serpientes y tortugas priorizan comunicación mediante señales olfativas y táctiles, las lagartijas han evolucionado la

comunicación visual mediante el desarrollo de un amplio repertorio de señales visuales (Carpenter y Ferguson 1977). Existen diversas hipótesis para explicar este fenómeno. La hipótesis de “Redundancia de bajo costo” propone que esta complejidad en señales se origina debido a una mayor presión de selección por parte de hembras en respuesta al bajo costo de señalización para el macho, dando lugar a una preferencia por señales más complejas (Iwasa y Pomiankowski 1994). Por otro lado, la hipótesis de “Recepción múltiple” sostiene que la complejidad resulta de diferentes componentes de la señal siendo sujetos a diferentes presiones de selección debido a su uso en varios contextos diferentes tales como el desafío, defensa de territorio, evasión de predadores, etc (Marchetti 1998).

Las lagartijas de lava de Galápagos (*Microlophus* spp.) no son la excepción, evidenciando claramente estas tendencias debido a los procesos evolutivos que dieron lugar a su especiación (Kizirian et al. 2004). Los repertorios de comunicación relevantes a este grupo se dan en forma de movimientos de arriba abajo, de la cabeza (“Headbob”) o de cabeza y cuerpo apoyadas sobre los brazos (“Push-Up”) (Carpenter y Ferguson 1977), los mismos que son altamente específicos para cada especie (Ord y Martins 2006). Las nueve especies de *Microlophus* actualmente halladas en las islas corresponden a un único ancestro continental, el mismo que se distribuyó asimétricamente en dos radiaciones, estableciéndose primero en islas más antiguas (Benavides et al. 2009). La mayor de las dos radiaciones se distribuye hacia el Oeste correspondiendo a cinco o siete especies mientras que la radiación menor del Este corresponde a dos especies de las que destaca *Microlophus bivittatus* como especie endémica de la isla San Cristóbal e islotes cercanos (Kizirian et al. 2004).

Debido al incremento de especies introducidas incluyendo las ratas y principalmente gatos domésticos y ferales, las poblaciones locales de *M. bivittatus* se consideran amenazadas por la

depredación (Stone et al. 1994; Carrión y Valle 2018). Estudios recientes del comportamiento sexual de las lagartijas de lava de Galápagos se han enfocado tanto en el reconocimiento intraespecífico y la discriminación interespecífica (Clarck et al. 2016) como en el rol de la coloración nupcial en las respuestas de sus congéneres de cada sexo (Clarck et al. 2017). Al mismo tiempo, detalles de su ecología tales como sus estrategias de reproducción y anidación son virtualmente desconocidos y basados en inferencias sobre otras lagartijas pertenecientes al género *Microlophus* (e. g., Snell et al. 1988), o en información principalmente de carácter casual y anecdótico (Lewbart et al. 2017, Moore et al. 2017). Información sobre los mecanismos de apareamiento y reproducción que permiten que la población crezca y pueda sobreponerse a esta amenaza es de vital importancia para la viabilidad y supervivencia de esta especie a futuro. De igual manera, este tipo de información también es una importante herramienta para profundizar el conocimiento que se tiene sobre el comportamiento y hábitos reproductivos de una especie poco estudiada en las Islas Galápagos.

En este estudio usamos modelos robóticos de lagartijas macho que emulan el comportamiento sexual de *M. bivittatus* con el propósito de investigar el rol del tamaño corporal del macho en la selección sexual intraespecífica e interespecífica. El uso de esta metodología para simular comportamientos propios de cada especie es una técnica cada vez más común debido a que permite obtener respuestas genuinas de reacciones de especímenes al mismo tiempo que facilitan la modificación de variables (Clark et al. 2016). Predecimos que cuanto mayor sea el tamaño de las lagartijas emitiendo una señal visual, mayor será el total de respuestas en contextos tanto de agresión como de cortejo que ésta reciba, con especímenes de bajo tamaño recibiendo poca o ninguna respuesta a sus movimientos. Adicionalmente, esperamos que hembras con coloración reproductiva más intensa respondan más asertivamente ante los machos, principalmente los de gran tamaño. Experimentamos con modelos robóticos de

diferente tamaño con el propósito de establecer el efecto de esta variable en la generación de respuestas tanto entre las lagartijas macho como entre las lagartijas hembra (Martins et al. 2005). De igual manera para el caso de las lagartijas hembras también investigamos el rol de su coloración nupcial, o ausencia de este, como factor adicional contribuyente en la generación de la respuesta de la hembra a la emulación de la exhibición sexual (“display”) de los modelos robóticos machos.

MÉTODOS

Sujeto de estudio

M. bivittatus es una especie endémica a la isla San Cristóbal, localizada al este en el archipiélago de Galápagos (Kizirian et al. 2004). Habita preferencialmente en áreas de baja elevación como matorral costero y playas rocosas (Arguedas et al. 2018). Los machos de *M. bivittatus* son de mayor tamaño que las hembras (Clark et al. 2016) y poseen coloraciones dorsales que varían entre negro y café rojizo. Las hembras varían entre café claro y verdoso. Machos y hembras poseen un vientre amarillento y dos líneas blancas a ambos lados de su espalda, de donde derivan su nombre científico “bivittatus” (Figura 1) (Clark et al. 2017). En temporada reproductiva las hembras exhiben una coloración roja-naranja altamente conspicua en la zona de la garganta y costados del abdomen, así como un dorso de color amarillo intenso con el fin de señalar que son receptivas a la cópula (Watkins, 1997). A diferencia de sus parientes en el continente, la coloración de estas hembras disminuye luego de la oviposición, mas no desaparece por completo (Stebbins et al. 1967). Es común observar las interacciones intraespecíficas en forma de señales visuales que consisten en movimientos estereotipados de cabeza y cuerpo (Carpenter y Ferguson 1977). La patrón de los movimientos es idéntico entre machos y hembras, sin embargo, su contexto depende totalmente del sexo del emisor y el receptor (Carpenter y Ferguson 1977).

Área de estudio

El estudio tuvo lugar en los alrededores de Puerto Baquerizo Moreno, isla San Cristóbal, archipiélago de Galápagos. Las respuestas comportamentales fueron muestreadas en lagartijas encontradas en el en las cercanías o en el sendero turístico entre el Centro de Interpretación del Parque Nacional Galápagos (-0.893578, -89.609102) y el muelle del Cerro Tijeretas (-0.888162, -89.608320), y entre el inicio del sendero a La Lobería (-0.95377, -90.9656) hasta poco antes del ascenso hacia el barranco al final de la playa (-0.93189, -89.6085). El sendero al Cerro Tijeretas comprende un ascenso por zonas rocosas con ligera intervención para facilitar su acceso, empezando desde Playa Mann subiendo 200 m hasta el cerro. La Lobería es una playa de arena coralina localizada en esta isla, bordeada por vegetación ligera hasta llegar a un acantilado rocoso. Ambas localidades proveen amplio espacio cubierto de roca volcánica y vegetación nativa ideal tanto para que las lagartijas se expongan al sol y para la regulación de sus funciones metabólicas como para esconderse y alimentarse (Stebbins et al. 1967).

Construcción del robot y programación de comportamientos

Se construyeron tres modelos de lagartijas macho adultas representando un tamaño pequeño (SVL=65 mm), mediano (SVL=79 mm) y grande (SVL=103 mm). El material de construcción fue espuma y caucho, a los que luego se les aplicó pintura acrílica para que asemejen el patrón de coloración de *M. bivittatus*. Tanto la pintura como el material utilizados aseguran que el modelo sea ligero, flexible y no se vea afectado negativamente por la lluvia y el sol. La referencia para emular la secuencia de comportamiento sexual de *M. bivittatus* fue obtenida de los bosquejos gráficos de los patrones de acción publicados por Carpenter (1966). Estos

bosquejos gráficos fueron cuidadosamente medidos y convertidos a variaciones de ángulos de inclinación en un tiempo determinado para ser adaptados a código en Arduino y posteriormente ingresados a una tarjeta ArduinoONE. Esta tarjeta estaba anclada a un mini-servomotor (HS-225BB Mighty Mini Servo) y a una batería modulable en configuración de 6V como fuente de poder. Adicionalmente se añadió un módulo Bluetooth (HC-05) que permitía control inalámbrico sobre el inicio de las secuencias, las mismas que eran activadas desde un teléfono móvil (Samsung S6) mediante el uso de la aplicación Bluetooth Terminal. Todo este conjunto estaba acoplado a una placa de madera para darle soporte, la misma que estaba adherida al interior de un contenedor plástico pintado para asemejarse a una roca volcánica. El modelo de lagartija macho es colocado en el exterior de este contenedor plástico, fijado al mismo por imanes que atraen pequeños fragmentos metálicos en sus patas delanteras y cola. Una fina varilla metálica se fija al motor y atraviesa el contenedor para para engancharse a una argolla en el pecho del modelo, permitiendo que se transfiera el movimiento necesario para replicar los patrones deseados.

Diseño experimental y toma de datos

Debido a la diferencia en contexto de la señal programada en el robot hacia machos y hembras, decidimos plantear dos experimentos distintos, dependiendo del sexo del individuo encontrado en el campo. El primero, Experimento 1: Interacciones Macho-Macho, tiene como objetivo investigar el efecto del tamaño del macho emisor (emulado por el modelo robótico) sobre la probabilidad de responder y tipo de respuesta del macho receptor (lagartija real) en general y dependiendo de su propia condición (tamaño real y tamaño relativo al macho emisor). Predecimos que el modelo de lagartija de mayor tamaño recibirá un mayor total de respuestas en contextos tanto de agresión como de cortejo en comparación a los otros modelos, con el modelo de bajo tamaño recibiendo poca o ninguna respuesta a sus movimientos. Por otro lado,

el Experimento 2: Interacciones Macho-Hembra se enfoca en investigar el efecto del tamaño del macho emisor en provocar respuestas en las hembras de acuerdo a las variables antes mencionadas y según su nivel de coloración nupcial. Esperamos que hembras con coloración nupcial más intensa respondan con mayor frecuencia y más asertivamente ante las señales de los modelos de machos, principalmente al que asemeja un macho de gran tamaño.

A fin de documentar la reacción que cada lagartija exhibía ante el robot, se coloca la unidad en el campo de visión del ejemplar a muestrear a una distancia ideal de 50 a 150 cm hacia el mismo. Debido a la posibilidad de fuga durante muestreos extensos, solo un modelo de robot fue mostrado a cada lagartija en cada evento de toma de datos. Una vez correctamente posicionado el robot se procede a enviar la señal de inicio por medio de la aplicación e inmediatamente se comienza a filmar lo sucedido durante un tiempo de tres minutos. Una vez que han transcurrido tres minutos o el espécimen ha salido del rango visual del robot, se terminó el registro de respuesta y se procede a medir el tamaño de la lagartija muestreada. Las lagartijas no fueron capturadas, y su medición se llevó a cabo de manera indirecta en el substrato donde cada una estuvo posada midiendo con una cinta métrica y la distancia proyectada desde la base de la cola (cloaca) a la punta de la nariz (SVL). Idealmente se muestrean especímenes solitarios para que su respuesta no se vea influenciada por más de una muestra de comportamiento a la vez. Todos los eventos de muestreo de respuesta comportamental se obtuvieron entre 9:00 AM - 15:00 PM en días sin lluvia para aprovechar los picos de actividad de la especie (Stebbins et al. 1967). Para evitar sesgos en el muestreo no se incluyeron aquellas lagartijas que aparentemente estaban en huida, y no se perturbó a aquellas lagartijas que estaban escondidas debajo de las rocas o entre la vegetación.

Para las lagartijas macho, como variables numéricas independientes de cada individuo se incluyó el tamaño real (SVL) y su tamaño relativo al robot (Δ SVL), y el tipo de respuesta comportamental como variables de respuesta. Las respuestas de cada individuo fueron categorizadas de la siguiente forma: (1) Sin respuesta, cuando la lagartija ignora al robot o aparentemente lo reconoce, pero no responde. (2) Meneo de Cabeza (“Headbob”), cuando el ejemplar reconoce al robot y responde con movimientos estereotipados de la cabeza: (3) Flexión de pecho (“Push-Up”), cuando el ejemplar reconoce al robot y responde con movimientos estereotipados de flexiones verticales de cabeza y cuerpo.

Adicionalmente, en el caso de las hembras se incluyó como variable numérica independiente a la intensidad del color nupcial. Para esto, la intensidad y extensión (1) del color rojo en la garganta y los costados, y (2) el color amarillo del área dorsal, fueron evaluados por separado en una escala de 0 al 4. Los puntajes de cada color fueron analizados por separado y en combinación con lo que la coloración global podía variar en una escala de 0 a 12 puntos (Figura 2).

Análisis de datos

Los análisis fueron corridos por separado para machos y hembras debido a la diferencia de contexto en las señales para ambos sexos (Carpenter y Ferguson 1977). Debido a la naturaleza categórica jerárquica de las variables de respuesta, para los principales análisis estadísticos se empleó el método de regresión logística ordinal, un método de modelamiento apropiado para este tipo de variables (e.g., Harrell, 2015).

RESULTADOS

Experimento 1: Interacciones Macho-Macho

Del total de 139 individuos muestreados, 74 corresponden a machos. De estos machos 24 fallaron en reconocer al robot y de los 50 que fueron capaces de hacerlo, 27 emitieron señales de respuesta hacia éste. La tasa de respuesta/no-respuesta fue de 1.2:1 para el modelo de lagartija grande, 0.3:1 para el mediano y 0.44:1 para el pequeño. En los tres casos el número de respuestas de movimientos de cabeza y cuerpo fue mayor al de movimientos de cabeza (Figura 3).

Resultados del análisis de regresión logística ordinal usando el tamaño del individuo (lagartija) relativo al tamaño del robot como regresor indicaron una relación positiva directamente significativa en las respuestas con Push-Ups por sobre Headbobs ($P < 0.05$) y una relación altamente significativa entre responder con Headbobs sobre no responder ($P < 0,01$), estableciendo que por cada unidad que incrementa la diferencia de tamaño entre individuos, la probabilidad global de dar respuestas de mayor jerarquía se multiplica por 0.985 (Figura 4). El mismo análisis aplicado con el tamaño real del ejemplar muestra similares resultados con una relación positiva directamente significativa tanto en responder para Push-Ups por sobre Headbobs ($P < 0.05$) como para Headbobs sobre no responder ($P < 0,05$), señalando que por cada unidad que incrementa la diferencia de tamaño entre individuos, la probabilidad global de dar respuestas de mayor jerarquía se multiplica por 1.085 (Figura 5).

Experimento 2: Interacciones Macho-Hembra

Del total de 139 individuos muestreados, 65 corresponden a hembras. 24 hembras fallaron en reconocer al robot y de las 41 que lograron hacerlo, 22 emitieron señales de respuesta hacia

éste. La tasa de respuesta/no-respuesta fue de 1:1 para el modelo de lagartija grande, 0.14:1 para el mediano y 0.77:1 para el pequeño. En el caso del grande y mediano el número de Headbobs fue casi igual al de Push-Ups. En contraste, en el caso del pequeño el número de Headbobs fue 4 veces mayor al de Push-Ups (Figura 6).

Resultados de un análisis de Regresión Lineal Ordinal entre la diferencia de tamaño entre el robot-espécimen y el tipo de respuesta de éste muestran una relación negativa directamente significativa entre responder con Push-Ups por sobre Headbobs ($P < 0.01$) y responder con Headbobs sobre no responder ($P < 0.01$), señalando que por cada unidad que incrementa la diferencia de tamaño entre individuos, la probabilidad global de dar respuestas de mayor jerarquía se multiplica por 0.977 (Figura 7). Este análisis aplicado con el tamaño original del espécimen muestra resultados distintos al no existir correlación estadísticamente relevante tanto en responder con Push-Ups por sobre Headbobs ($P > 0.05$) como para Headbobs sobre no responder ($P > 0.05$) proponiendo que por cada unidad que incrementa la diferencia de tamaño entre individuos, la probabilidad global de dar respuestas de mayor jerarquía se multiplica por 0.921 (Figura 8). Finalmente, al analizar la intensidad total del color reproductivo y el tipo de respuesta del robot muestran una relación positiva directa y altamente significativa entre responder con Push-Ups por sobre Headbobs ($P < 0.01$) y responder con Headbobs sobre no responder ($P < 0.01$), estableciendo que por cada unidad que incrementa la diferencia de tamaño entre individuos, la probabilidad global de dar respuestas de mayor jerarquía se multiplica por 0.977 (Figura 9).

DISCUSIÓN

Estudios previos sostienen que un mayor tamaño del macho confiere ventajas al facilitar la defensa del territorio, la competencia con otros machos e incluso en la velocidad de huida y resistencia física, ambos factores para el éxito reproductivo y la sobrevivencia al evitar la depredación (Garland et al. 1990). Nuestra hipótesis inicial para el Experimento 1 sostenía que los machos receptores, las lagartijas reales, confrontarán con mayor frecuencia a machos de gran tamaño, ignorando a machos de menor tamaño que no representan una amenaza al territorio del receptor. Los resultados estadísticos muestran que el factor más relevante en determinar el tipo de respuesta del individuo es el diferencial de tamaños entre receptor y emisor, así como un efecto significativo del tamaño real del receptor. Se aprecia que, individuos receptores de mayor tamaño tienen mayor probabilidad de emitir respuestas agresivas de mayor intensidad hacia un macho desafiante, más aún si hay una gran diferencia de tamaño entre ambos. Es decir, contrario a ser ignorados, machos de menor tamaño reciben también un número significativo de respuestas agresivas principalmente de machos de mayor tamaño.

Las exhibiciones entre machos corresponden a comportamientos de defensa de territorio y señales de potencial combate únicamente, por lo que se evidencia que machos más diminutos y por lo tanto con menor posibilidad de aparearse emiten mayor cantidad de respuestas de Headbobs, ya que respuestas de mayor jerarquía escalarían la situación a un conflicto en los que se verían en serias desventajas (Tokarz 1985) ante machos de mayor tamaño y por lo tanto más imponentes y difíciles de repeler, los cuales inmediatamente emiten respuestas de mayor intensidad antagónica (Anderson y Vitt 1990). Por otro lado, variables tales como la calidad del territorio (eg., tipo de sustrato, densidad de vegetación circundante) así como el tiempo de permanencia en el mismo podrían estar ligados a machos con mayor fitness mostrando

comportamientos más agresivos ya que invierten más energía en preservar territorios de mayor calidad y con mayor número de hembras (McMann 2000).

En el Experimento 2 hallamos resultados similares. Originalmente esperamos que las hembras consideren un mayor tamaño como un mayor indicador de fitness y por lo tanto la intensidad de su respuesta se relacione positivamente con el tamaño del individuo y que hembras con coloración nupcial más intensa sean aún más sensibles al efecto de esta variable. Al igual que en el Experimento 1 hallamos que el factor más relevante en determinar el tipo de respuesta del individuo es el diferencial de tamaños entre receptora y emisor, sin embargo, el tamaño real de la receptora no influencia el tipo de respuesta que esta realiza. La relación en este caso se manifiesta de manera similar, pero con efectos distintos. Conforme disminuye el tamaño del macho sobre la hembra, disminuye también la posibilidad de que esta responda. Esta probabilidad es casi nula en ocasiones donde la hembra es más grande que el macho. Un patrón interesante se observa en respuesta a machos de bajo tamaño, quienes reciben muchas más respuestas de movimientos de cabeza en comparación a las otras dos categorías. Por otro lado, el color demostró ser un factor altamente relevante en el tipo de respuestas hacia el macho emisor, con colores más intensos siendo un indicador positivo de la probabilidad de responder ante una señal. Se muestra que cuanto más intensa es la coloración disminuye la probabilidad de responder con un “Headbob”, mientras que la probabilidad de responder con un “Push-Up” aumenta considerablemente, sobre todo en respuesta a machos de gran tamaño.

Las exhibiciones de machos hacia hembras por otro lado corresponden a comportamientos de cortejo y apareamiento. Machos de gran tamaño reciben una mayor proporción de respuestas altamente asertivas como movimientos de cabeza y cuerpo. Esto podría atribuirse a una preferencia por adaptaciones ligadas a territorialidad, fuerza y resistencia en especímenes

grandes (Garland et al. 1990) o en su defecto a la habilidad de despistar y evadir a depredadores en especímenes pequeños (Martin y López 1999). Observamos que la respuesta de hembras a machos pequeños en *M. bivittatus* constituye principalmente de Headbobs. Este tipo de señales corresponden a un intento de llamar la atención del macho, señalando receptividad e interés (Carpenter y Ferguson 1977). Machos de menor tamaño y menos aptos para mantener territorio son capaces de reproducirse al invadir territorio de machos más grandes y evitando ser descubiertos por los mismos (Marco y Pérez-Mellado 1999).

Es posible que la selección sexual podría favorecer fenotipos extremos dentro de esta especie. Un claro ejemplo de esto se da en el iguánido *Uta stansburiana*, los machos del cual expresan tanto un fenotipo de gran tamaño, capaz de mantener un territorio amplio y un gran número de hembras, así como un fenotipo pequeño cuyo éxito reproductivo se basa en migrar e entre territorios y aparearse con hembras lejos de la supervisión de los machos grandes (Sinervo & Lively 1996). Sin embargo, también podría tratarse de una respuesta distorsionada de las hembras ya que lagartijas macho del tamaño del robot más grande usado en los experimentos solo se encuentran en la población de *M. bivittatus* que habita en aislamiento del resto en Islote Lobos.

El color de las hembras es dependiente de su receptividad a la cópula (Stebbins et al. 1967), lo cual también es cierto para su receptividad al cortejo como un comportamiento previo a la copulación. En *M. bivittatus*, las lagartijas hembra con coloración más intensa no sólo prefirieron señales de Push-Ups por sobre Headbobs, indicando una clara intención reproductiva (Carpenter y Ferguson 1977). En esta misma línea, las hembras también mostraron una considerable preferencia hacia machos de mayor tamaño, evidenciando un interés positivo hacia esta morfología

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, R. A., 1986. *Foraging behavior, energetics of reproduction, and sexual selection in a widely-foraging lizard, Cnemidophorus tigris*. University of California, Los Angeles.
- Anderson, R.A. y Vitt, L.J., 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 84(2), pp.145-157.
- Arguedas, R., Steinberg, D., Lewbart, G. A., Deresienski, D., Lohmann, K. J., Muñoz-Pérez, J. P., & Valle, C. A. (2018). Haematology and biochemistry of the San Cristóbal Lava Lizard (*Microlophus bivittatus*). *Conservation physiology*, 6(1), coy046.
- Benavides, E., Baum, R., Snell, H. M., Snell, H. L., & Sites, Jr, J. W., 2009. Island biogeography of Galápagos lava lizards (Tropiduridae: Microlophus): species diversity and colonization of the archipelago. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(6), 1606-1626.
- Bradbury, J.W. y Vehrencamp, S.L., 2011. *Principles of animal communication*.
- Brown, J.H., Marquet, P.A. and Taper, M.L., 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *The American Naturalist*, 142(4), pp.573-584.
- Carpenter, C.C., 1966. *Comparative behavior of the Galápagos lava lizards (Tropidurus)*. In *The Galápagos: Proceedings of the Symposia of the Galápagos International Science Project* (pp. 269-273).
- Carpenter, C.C. & Ferguson, G.W., 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. *Biology of the Reptilia*, 7, pp.335-554.
- Carrión, P. L., & Valle, C. A., 2018. The diet of introduced cats on San Cristobal Island, Galapagos: cat feces as a proxy for cat predation. *Mammalian Biology*, 90, 74-77.
- Clark, D.L., Macedonia, J.M., Gillingham, J.C., Rowe, J.W., Kane, H.J. and Valle, C.A., 2016. Why Does Conspecific Display Recognition Differ Among Species of Galápagos Lava Lizards? A Test Using Lizard Robots. *Herpetologica*, 72(1), pp.47-54.
- Clark, D. L., Macedonia, J. M., Rowe, J. W., Kamp, K., & Valle, C. A., 2017. Responses of galápagos lava lizards (*Microlophus bivittatus*) to manipulation of female nuptial coloration on lizard robots. *Herpetologica*, 73(4), 323-330.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex* (Vol. 1). Murray.
- Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215-223.
- Garland Jr, T., Hankins, E. and Huey, R.B., 1990. Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecology*, pp.243-250.

- Grether, G.F., Anderson, C.N., Drury, J.P., Kirschel, A.N., Losin, N., Okamoto, K. and Peiman, K.S., 2013. The evolutionary consequences of interspecific aggression. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1289(1), pp.48-68.
- Harrell, F. E. (2015). Ordinal logistic regression. In *Regression modeling strategies* (pp. 311-325). Springer, Cham.
- Harrison, P. W., Wright, A. E., Zimmer, F., Dean, R., Montgomery, S. H., Pointer, M. A., & Mank, J. E. (2015). Sexual selection drives evolution and rapid turnover of male gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201501339.
- Houde, A. E., & Endler, J. A., 1990. Correlated evolution of female mating preferences and male color patterns in the guppy *Poecilia reticulata*. *Science*, 248(4961), 1405-1408.
- Iwasa, Y., & Pomiankowski, A., 1994. The evolution of mate preferences for multiple sexual ornaments. *Evolution*, 48(3), 853-867.
- Kizirian, D., Trager, A., Donnelly, M.A. and Wright, J.W., 2004. Evolution of Galapagos Island lava lizards (Iguania: Tropicuridae: Microlophus). *Molecular phylogenetics and evolution*, 32(3), pp.761-769.
- Marchetti, K., 1998. The evolution of multiple male traits in the yellow-browed leaf warbler. *Animal Behaviour*, 55(2), 361-376.
- Marco, A., & Pérez-Mellado, V. (1999). Mate guarding, intrasexual competition and mating success in males of the non-territorial lizard *Lacerta schreiberi*. *Ethology Ecology & Evolution*, 11(3), 279-286.
- Martín, J. y López, P., 1999. Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammmodromus algirus*. *Ethology*, 105(5), pp.439-447.
- Martins, E. P., Ord, T. J., & Davenport, S. W., 2005. Combining motions into complex displays: playbacks with a robotic lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(4), 351-360.
- McMann, S., 2000. Effects of residence time on displays during territory establishment in a lizard. *Animal Behaviour*, 59(3), pp.513-522.
- Ord, T.J. y Martins, E.P., 2006. Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour*, 71(6), pp.1411-1429.
- Partan, S. R., Otovic, P., Price, V. L., & Brown, S. E., 2011. Assessing display variability in wild brown anoles *Anolis sagrei* using a mechanical lizard model. *Current Zoology*, 57(2), 140-152.
- Peters, R. H., & Peters, R. H. (1986). *The ecological implications of body size* (Vol. 2). Cambridge University Press.
- Snell, H.L., Jennings, R.D., Snell, H.M. and Harcourt, S., 1988. Intrapopulation variation in predator-avoidance performance of Galapagos lava lizards: the interaction of sexual and natural selection. *Evolutionary Ecology*, 2(4), pp.353-369.

- Stanyon, R., & Bigoni, F. (2014). Sexual selection and the evolution of behavior, morphology, neuroanatomy and genes in humans and other primates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 46, 579-590.
- Stebbins, R.C., Lowenstein, J.M. and Cohen, N.W., 1967. A field study of the lava lizard (*Tropidurus albemarlensis*) in the Galapagos Islands. *Ecology*, 48(5), pp.839-851.
- Stone, P.A., Snell, H.L. and Snell, H.M., 1994. Behavioral diversity as biological diversity: introduced cats and lava lizard wariness. *Conservation Biology*, 8(2), pp.569-573.
- Tokarz, R. R. (1985). Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Animal Behaviour*, 33(3), 746-753.
- Watkins, G. G. (1997). Inter-sexual signalling and the functions of female coloration in the tropidurid lizard *Microlophus occipitalis*. *Animal Behaviour*, 53(4), 843-852.

ANEXO A: FIGURAS



Figura 1.- Ejemplares macho (izq.) y hembra (der.) de *Microlophus bivittatus*.



Figura 2.- Comparación de puntajes asignados a coloración nupcial entre una hembra de coloración baja (izq.) y una hembra de coloración intensa (der.).

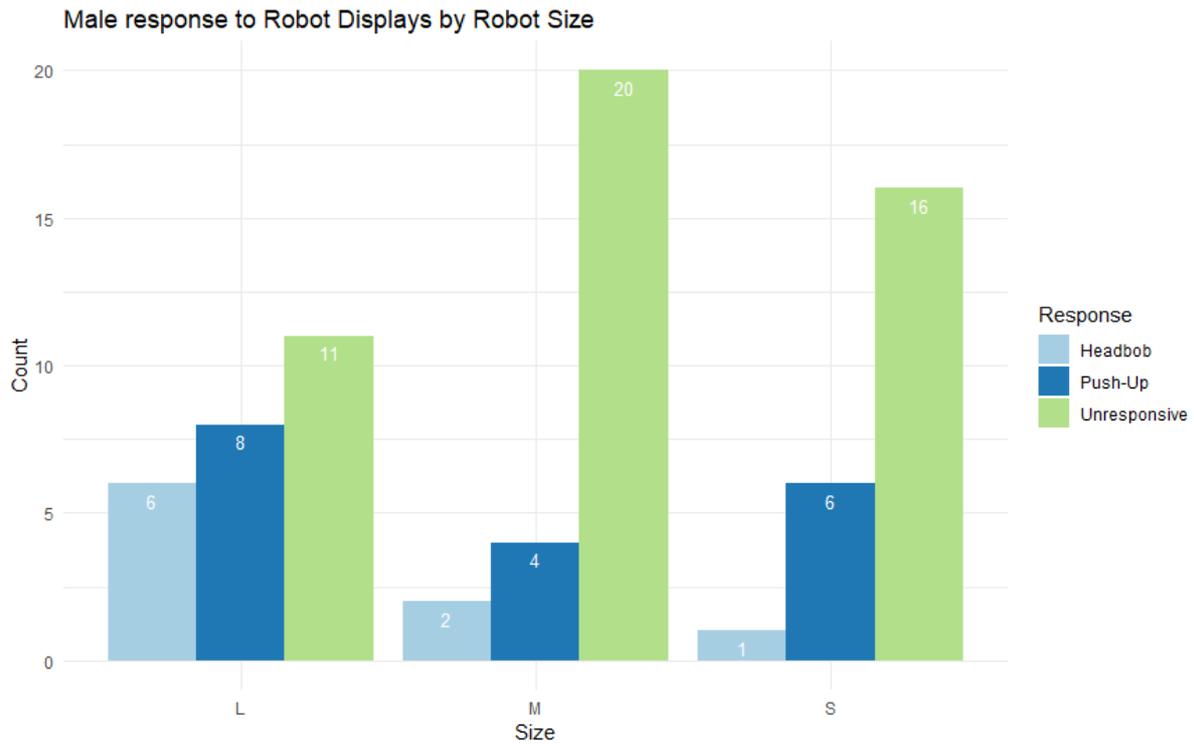


Figura 3.- Gráfico de barras correspondiente al número de respuestas emitidas por lagartijas macho en respuesta a modelos robóticos de tamaño Grande (L), Mediano (M) y Pequeño (S).

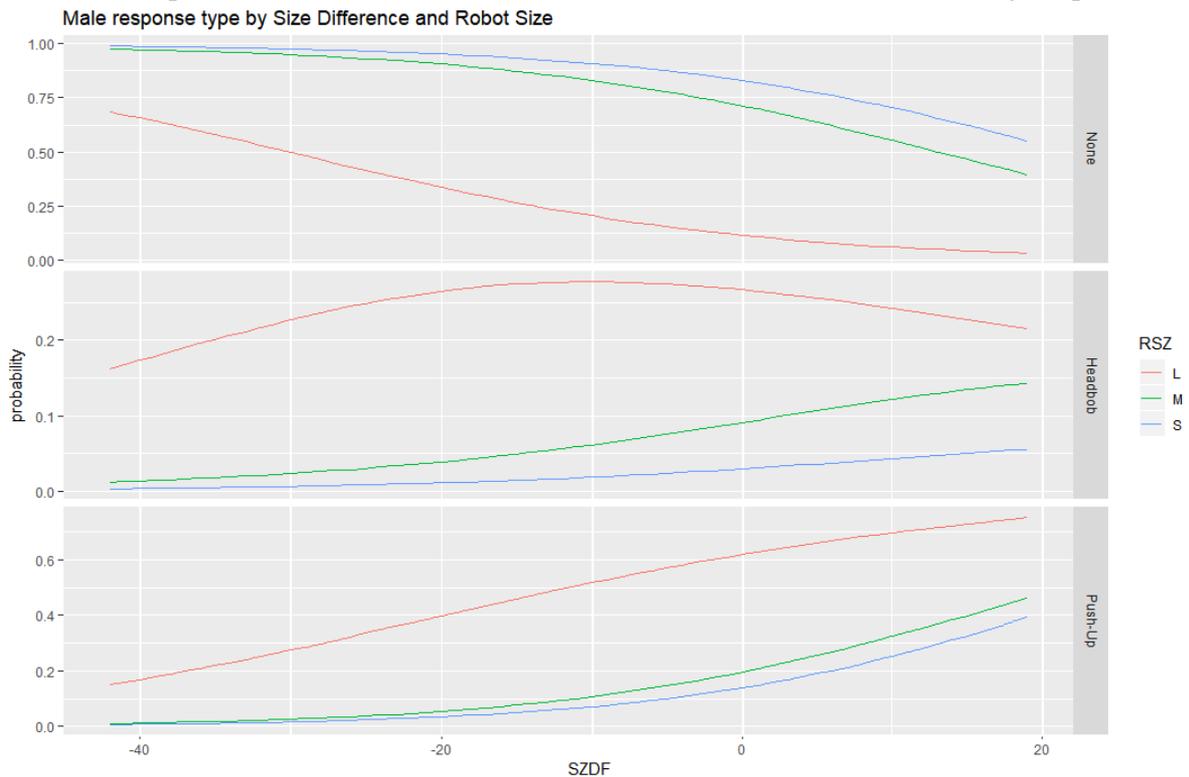


Figura 4.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el tamaño de las lagartijas macho relativo al del modelo del robot emisor y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo.

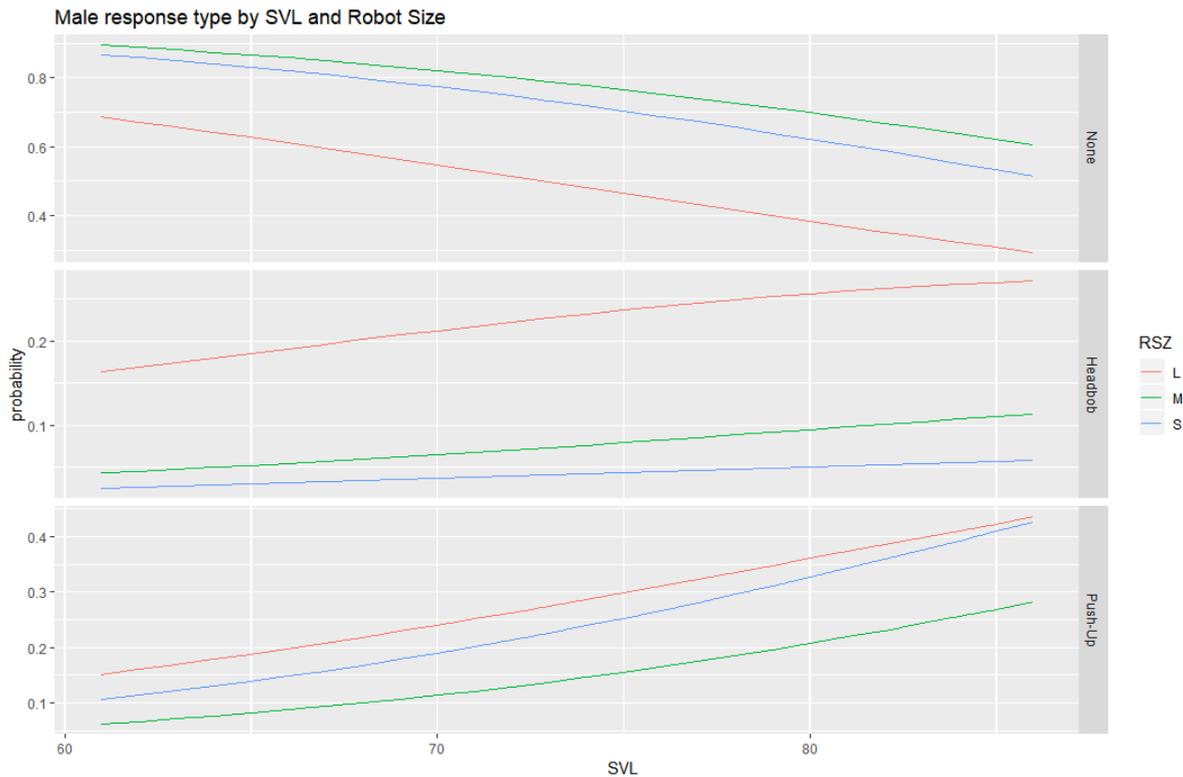


Figura 5.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el tamaño de las lagartijas macho desde su hocico hasta la cloaca (SVL) y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo del robot emisor.

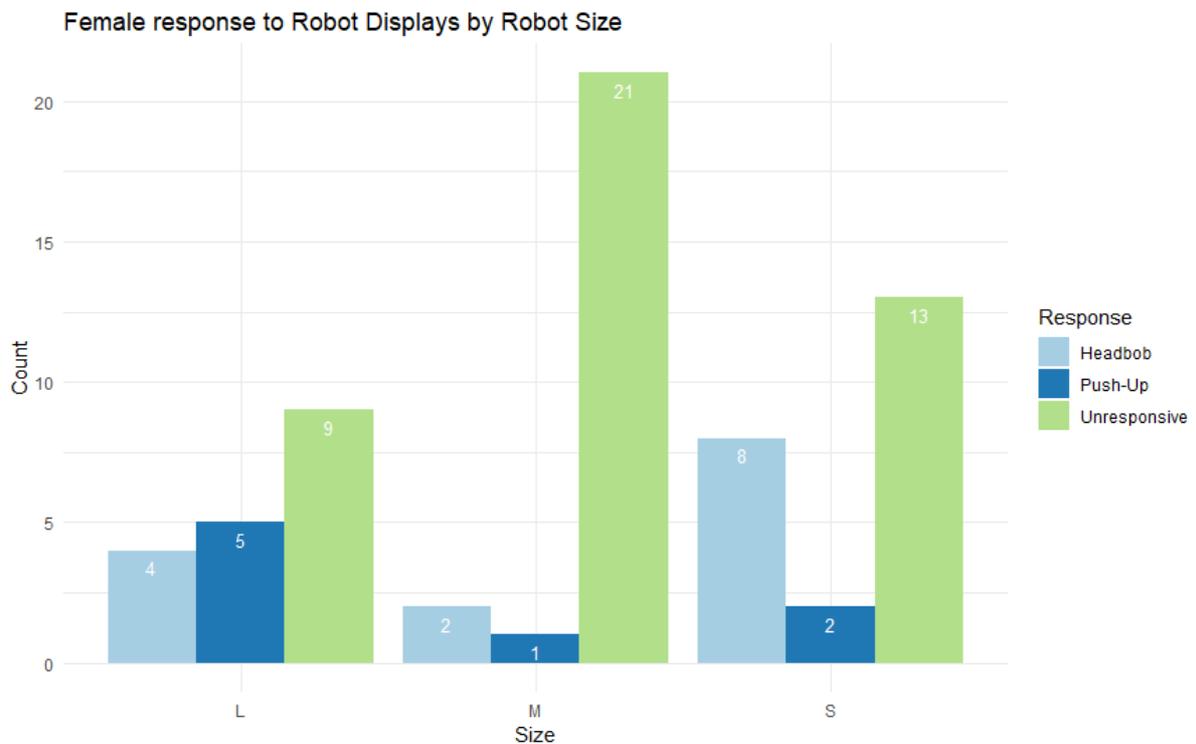


Figura 6.- Gráfico de barras correspondiente al número de respuestas emitidas por lagartijas hembra en respuesta a modelos robóticos de tamaño Grande (L), Mediano (M) y Pequeño (S).

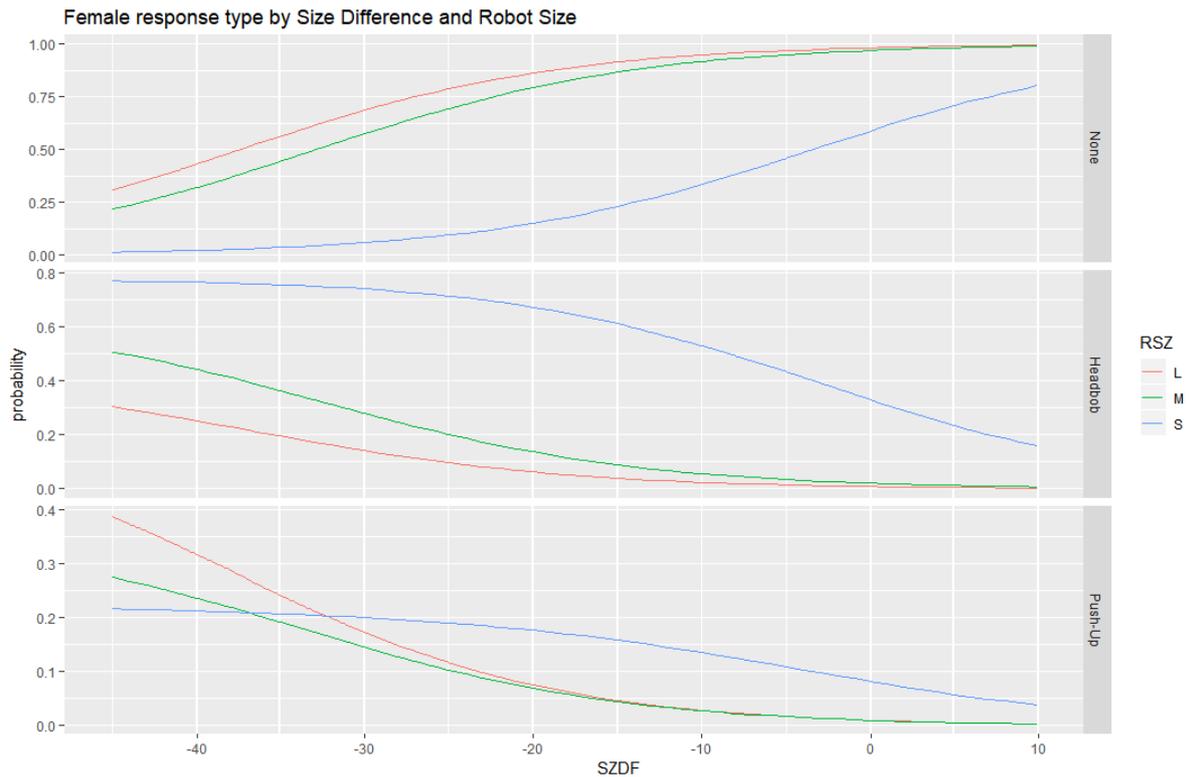


Figura 7.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el tamaño de las lagartijas hembra relativo al del modelo del robot emisor y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo.

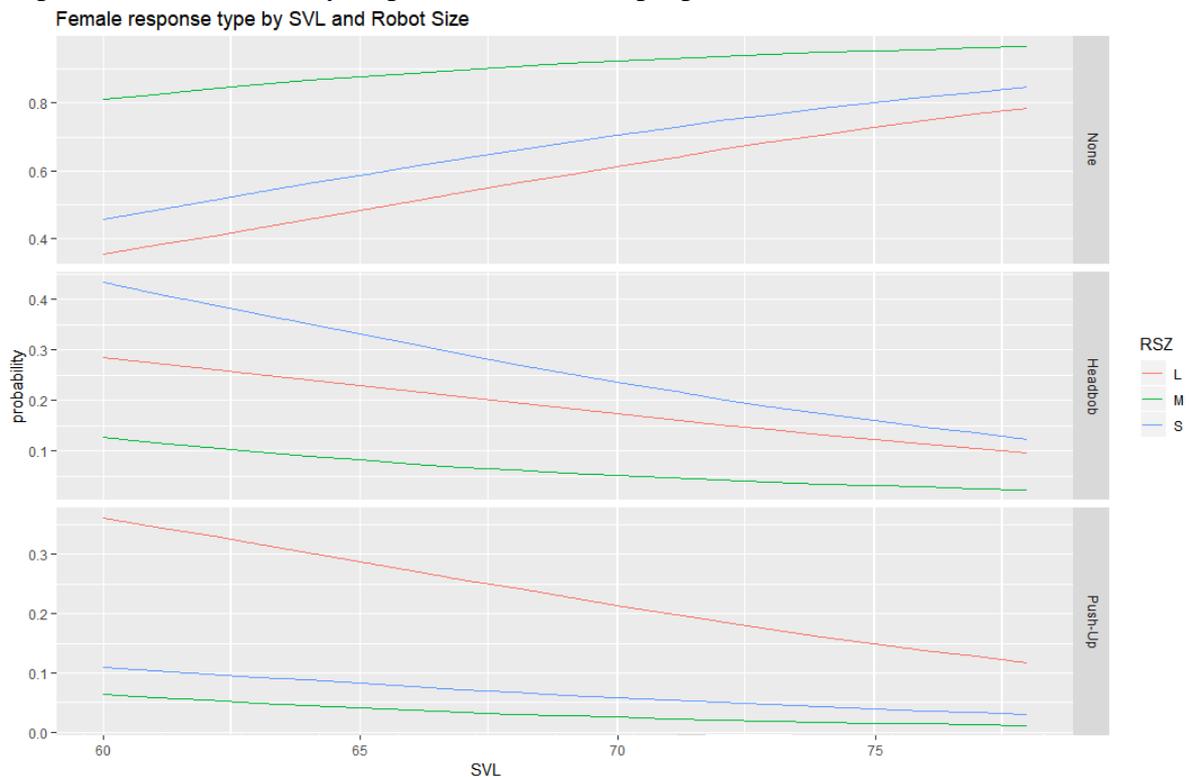


Figura 8.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el tamaño de las lagartijas hembra desde su hocico hasta la cloaca (SVL) y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo del robot emisor.

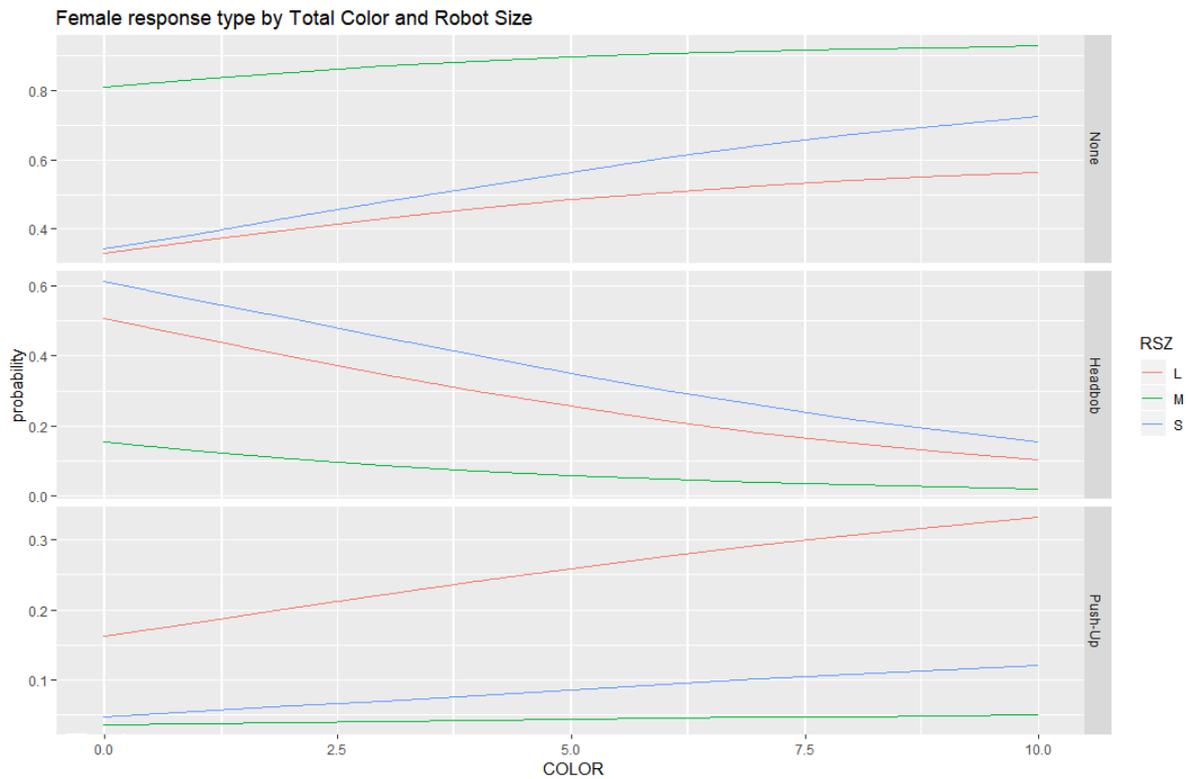


Figura 9.- Gráfico de probabilidades mostrando la relación entre el color nupcial de las lagartijas hembra y su probabilidad de no responder (None), responder con Headbobs y responder con Push-Ups, para cada tamaño del modelo.