

– Résumé de diplôme –

Évolution des signaux de couleur chez les lézards

par

Arnaud BADIANE

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

Thèse de doctorat soumise le 15 décembre 2017 et approuvée le 19 Septembre 2018 à Macquarie University (Department of Biological Sciences), Sydney, Australie.

Directeurs de thèse : Asst. Prof. Martin Whiting (*Macquarie University, Australie*), Dr Pau Carazo (*University of Valencia, Espagne*).

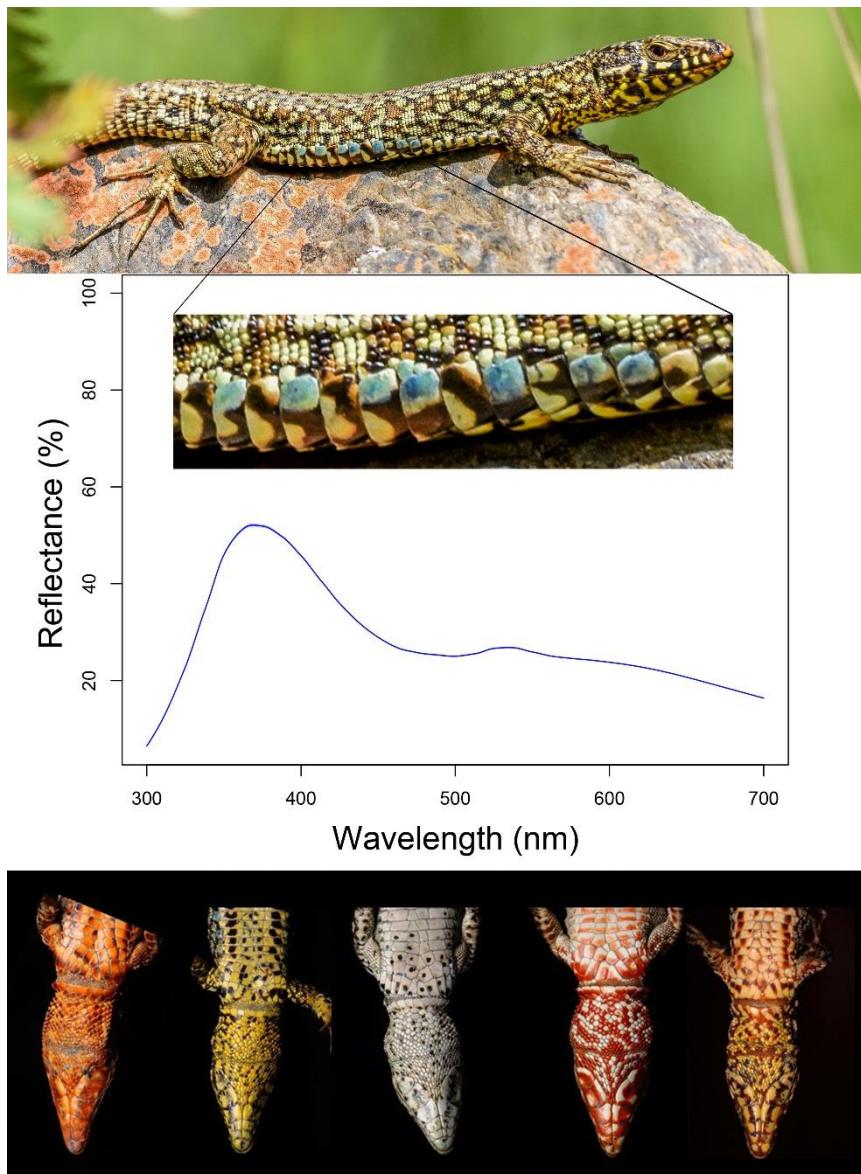
Examinateurs : Prof. Martin Stevens (*University of Exeter, Royaume-Uni*), Prof. Matthew Shawkey (*Ghent Univeristy, Belgique*), Dr. Kaspar Delhey (*Monash University, Australie*)

Les animaux utilisent une étonnante diversité de signaux de communication qui s'étend des signaux chimiques (p. ex. phéromones) aux signaux visuels (p. ex. couleur, mouvement) en passant par les signaux acoustiques (p. ex. chant des oiseaux – Bradbury & Vehrencamp, 2011). L'étude de ces signaux nous permet de comprendre tout un éventail de processus biologiques tels que la socialité ou encore certains événements de spéciation. En théorie, deux forces de sélection participent conjointement à façonner l'évolution d'un signal. L'une agit sur l'aspect stratégique du signal, c'est-à-dire sur tout élément associé au contenu informatif du signal (p. ex. la fiabilité du signal), alors que l'autre agit sur l'aspect tactique du signal qui renvoie à l'efficacité avec laquelle un signal est transmis, perçu, et traité par le receveur (c. à d. efficacité du signal) dans son environnement (Guilford & Dawkins, 1991, Searcy & Nowicki, 2005). Comprendre précisément comment ces forces évolutives interagissent pour former un signal fonctionnel est indispensable pour démêler la complexité associée à la communication animale et à son évolution.

Les signaux de couleur, souvent spectaculaires, constituent une catégorie de signaux qui a naturellement mené les scientifiques à s'y intéresser. Alors que les couleurs produites à partir de pigments tels que les caroténoïdes ou la mélanine ont fait l'objet d'un grand nombre de travaux scientifiques, ce n'est que récemment que les couleurs de nature structurelle (produites à partir de structures cristallines) telles que l'ultraviolet (UV) ont été considérées comme intéressantes dans un contexte de communication (Kemp *et al.* 2012). Nous ne sommes pas encore capables d'expliquer précisément comment les différentes composantes d'un signal de couleur, et particulièrement UV, répondent aux pressions de sélection stratégiques et tactiques.

L'objectif général de cette thèse est donc d'étudier les variations tactiques et stratégiques des signaux UV en utilisant le lézard des murailles (*Podarcis muralis*) comme modèle. En effet, cette espèce est idéale pour aborder ces questions car, en plus d'être dotée d'une vision sensible à l'UV (Martin *et al.* 2015), les mâles arborent le long leurs flancs une ligne discontinue de couleur UV-bleue entrecoupée de tâches noires et adjacente à leur couleur ventrale (c. à d. orange, jaune, ou blanche selon les individus) (Figs 1). En outre,

nous avons utilisé le scinque à langue bleue (*Tiliqua scincoides*) et son comportement spectaculaire pour étudier les couleurs UV dans un contexte fonctionnel différent.



Figures 1 : Haut - Photographie d'un mâle du lézard des murailles issu d'une population des Pyrénées avec ses signaux UV-bleus bien visibles (Photo : Arnaud Badiane). Milieu - spectre moyen des signaux UV-bleus des 1 042 mâles *Podarcis muralis* inclus dans cette thèse. Bas - Polymorphisme de couleurs ventrales des mâles *P. muralis* (Photos : Javier Abalos).

Figures 1: Up - Picture of a male common wall lizard from a population of the Pyrenees showing its distinctive UV-blue signals (Picture: Arnaud badiane). Middle - average spectrum of UV-blue signals of 1,042 males *Podarcis muralis* included in this thesis. Bottom - Ventral polymorphism in males *P. muralis* (Photos: Javier Abalos).

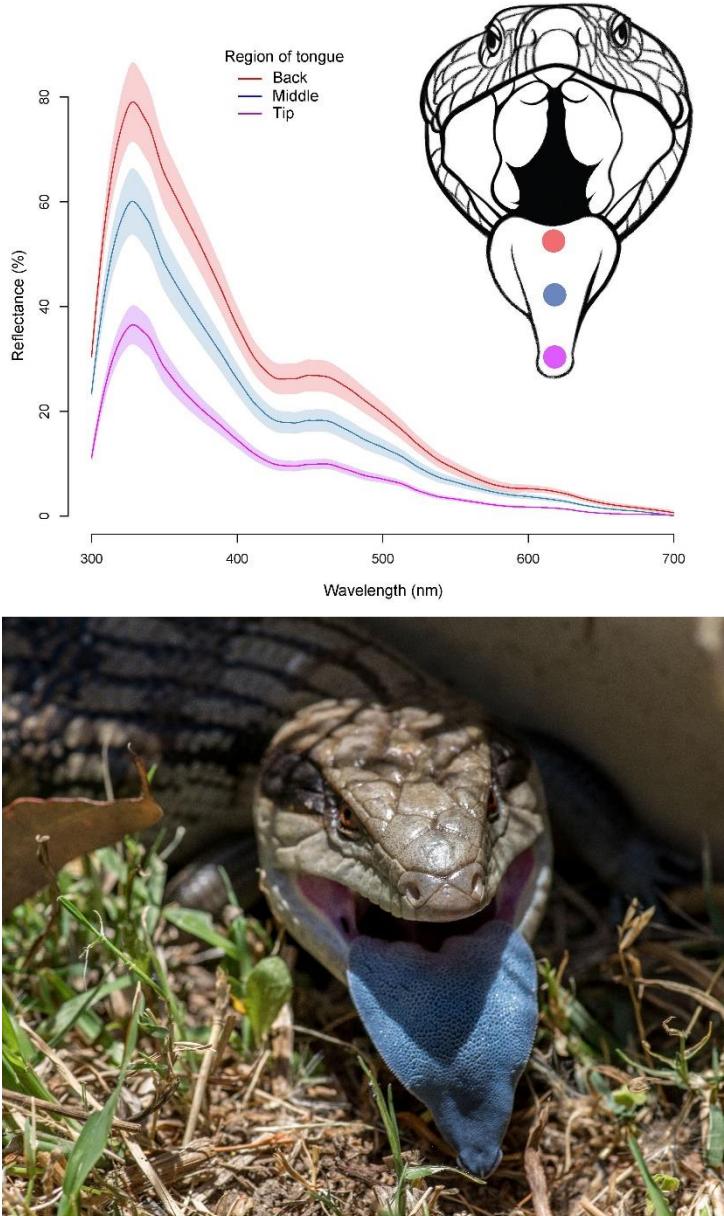
Dans un premier temps, les patchs UV chez *P. muralis* étant relativement petits, nous nous sommes confrontés à des difficultés pour les mesurer objectivement de manière consistante. Cela nous a donc conduit à étudier la relation entre la taille des patchs de couleur et l'erreur de mesure en utilisant un spectrophotomètre de réflectance selon la méthode d'usage la plus courante. En utilisant des matériaux artificiels ainsi que les couleurs naturelles du lézard des murailles, nous avons donc pu caractériser la magnitude de l'erreur de mesure en fonction de la taille d'un patch de couleur, et ce pour différentes combinaisons de couleurs de patch et de fond. En effet, plus le patch de couleur est petit, plus la couleur de fond a tendance à contaminer ce patch, donnant alors lieu à un spectre chimérique, c'est-à-dire déformé. Cette étude (Badiane *et al.* 2017) s'inscrit dans un effort scientifique récent visant à standardiser les méthodes de mesures objectives des patchs de couleur.

Nous avons ensuite exploré les variations adaptatives des signaux UV en fonction des conditions environnementales au niveau intra-populationnel à une échelle très locale et au niveau inter-populationnel à une échelle plus globale. D'une part, en utilisant un jeu de données composé de dix localités couvrant un gradient altitudinal sur les versants nord et sud des Pyrénées (une seule population), nous avons démontré que certaines composantes des signaux UV (p. ex. saturation, teinte, taille et nombre des patchs, contrastes visuels) des mâles du lézard des murailles répondent aux variations des conditions bioclimatiques (selon un axe mésique-xérique) de manière à optimiser la transmission du signal (c. à d. réponse tactique). D'autre part, en s'appuyant sur un second jeu de données composé de six populations (France, Italie, Croatie) divergentes sur les plans écologique et génétique, nous avons montré qu'au niveau inter-populationnel les conditions bioclimatiques affectent les mêmes composantes des signaux UV qu'au niveau intra-populationnel, et ce dans une direction similaire. Cela suggère donc que la sélection tactique joue un rôle important dans l'évolution de ces composantes UV aussi bien à une échelle locale que globale.

Un troisième jeu de données regroupant les deux précédents nous a permis d'explorer le contenu informatif de ces signaux. Nos résultats indiquent que parmi toutes les composantes UV, seule la saturation UV est significativement corrélée avec une mesure composite de qualité des mâles, et cette première est négativement corrélée avec certaines composantes UV impliquées dans la réponse tactique. Ces résultats couplés avec ceux des études sur la réponse tactique montrent donc que la saturation UV porte le contenu informatif du signal et répond à la sélection stratégique alors que d'autres composantes telles que la teinte, le nombre et la taille des patchs UV, ainsi que la quantité de mélanine autour des patchs répond la sélection tactique de sorte à améliorer l'efficacité du signal. En revanche, la brillance du signal semble répondre à d'autres forces évolutives, éventuellement en rapport avec des processus de thermorégulation.

Enfin, nous avons utilisé le scinque à langue bleue (*Tiliqua scincoides*) pour examiner la couleur UV dans un contexte fonctionnel différent. Ces lézards australiens sont célèbres pour exposer soudainement leur énorme langue bleue quand un prédateur les menace (Figs 2). Malgré son aspect spectaculaire, ce comportement n'avait jamais été étudié empiriquement. En utilisant treize individus sauvages, nous avons non seulement démontré que leur langue est en fait ultraviolette, mais que l'arrière de la langue est plus intense que la pointe (Figs 2). Ensuite, nous avons mis en place un dispositif expérimental simulant une attaque de différents prédateurs modèles sur ces lézards pour identifier l'élément déclencheur de ce comportement. Nos résultats montrent que ce comportement se déclenche dans le stade final d'une attaque, ce qui correspond avec ce qu'on attendrait d'un comportement déimatique (Badiane *et al.* 2018). En effet, un comportement déimatique est un comportement qui vise à surprendre et troubler un prédateur afin de permettre la fuite. Dans ce cas, le scinque à langue bleue, qui présente une coloration corporelle cryptique,

expose brusquement sa langue démesurée et intensément colorée, ce qui pourrait provoquer une certaine confusion chez le prédateur.



Figures 2 : Haut - Spectres de la pointe, du milieu et de l'arrière de la langue du scinque à langue bleue. Bas - Photographie du scinque à langue bleue *Tiliqua scincoides* exposant sa langue face à une menace prédatrice (Photo : Arnaud Badiane).

Figures 2: Up - Spectra of the tip, middle and back of the tongue of blue-tongued skinks. Bottom - Picture of the blue-tongued skink *Tiliqua scincoides* exposing its tongue to a predatory threat (Picture: Arnaud Badiane).

En conclusion, cette thèse doctorale apporte une pierre à l'édifice de l'étude de l'évolution des signaux de couleur. Après avoir raffiné les techniques de mesure, elle permet de mieux comprendre comment les signaux UV, qui sont relativement peu étudiés, répondent à différentes pressions de sélection chez le lézard des murailles. De plus, nous décrivons pour la première fois un comportement déimatic impliquant une couleur UV chez un lézard, ce qui démontre davantage la diversité fonctionnelle de ces couleurs.

Mots clés : Signaux de couleur ; communication ; ultraviolet ; lézard

Keywords: Colour signals; communication; ultraviolet; lizard

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Badiane A., Pérez i de Lanuza G., Garcia-Custodio M.C., Carazo P. & Font E. 2017 – Colour patch size and measurement error using reflectance spectrophotometry. *Meth. Ecol. Evol.*, 8: 1585-1593.
- Badiane A., Carazo P., Price-Rees S.J., Ferrando-Bernal M. & Whiting M.J. 2018 – Why blue tongue? A potential UV-based deimatic display in a lizard. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 72: 104-114
- Bradbury J.W. & Vehrencamp S.L. 2011 – *Principles of animal communication* (2nd éd.). Sunderland MA, Sinauer. 697 p.
- Guilford T. & Dawkins M.S. 1991 – Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim. Behav.*, 42: 1–14.
- Kemp D.J., Herberstein M.E. & Grether G.F. 2012 – Unraveling the true complexity of costly color signaling. *Behav. Ecol.*, 23: 233–236.
- Martin M., Le Galliard J.F., Meylan S. & Loew E.R. 2015 – The importance of ultraviolet and near-infrared sensitivity for visual discrimination in two species of lacertid lizards. *J. Exp. Biol.*, 218: 458-465.
- Searcy W.A. & Nowicki S. 2005 – *The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems*. Princeton University Press. 288 p.

Résumé communiqué par Arnaud BADIANE
Arnaud.badiane@gmail.com