

CURSO de Educación Permanente

Historia natural de anfibios y reptiles: diversidad y métodos de estudio en herpetología



Mecanismos de defensa comportamentales y toxinas

Ernesto Elgue

Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados - Herpetología

Facultad de Ciencias – Udelar – herpetologia@fcien.edu.uy

Contexto evolutivo-fisiológico

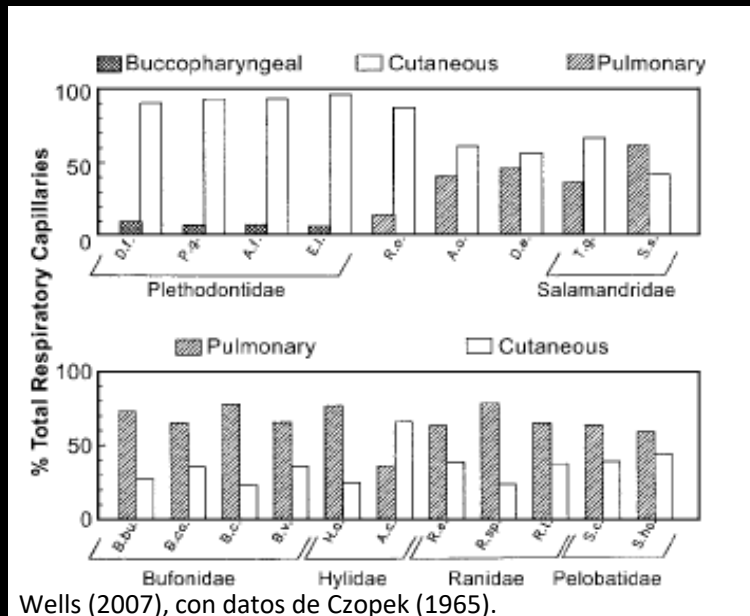
+ Respiración

- Defensa mecánica

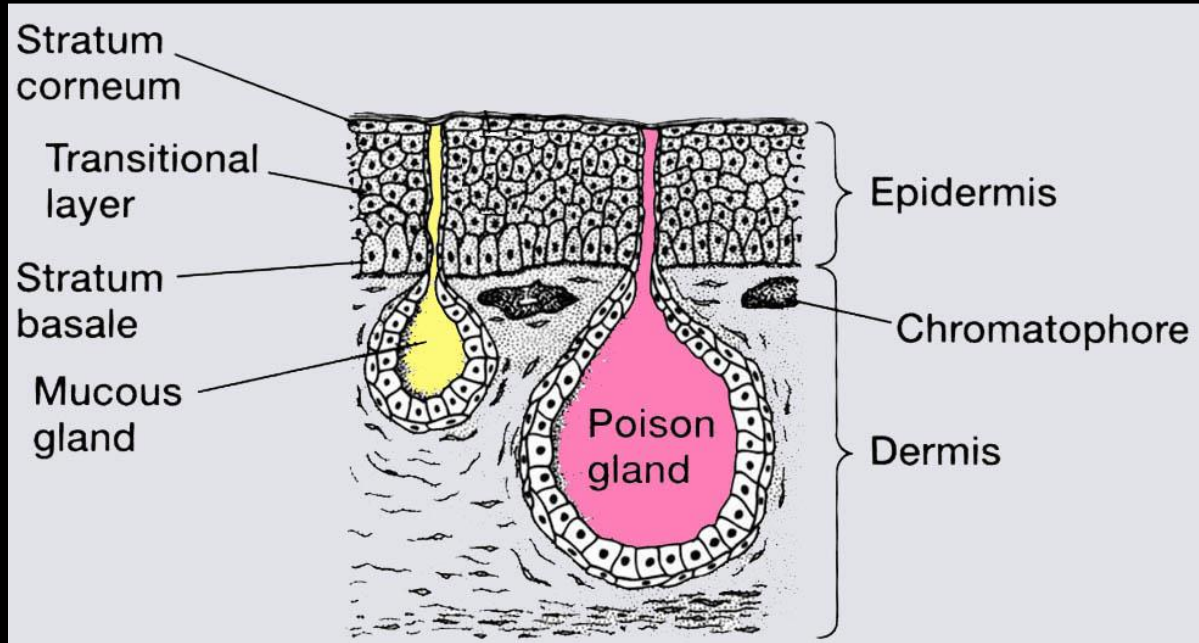
+ Defensa química



Barbourula kalimantanensis



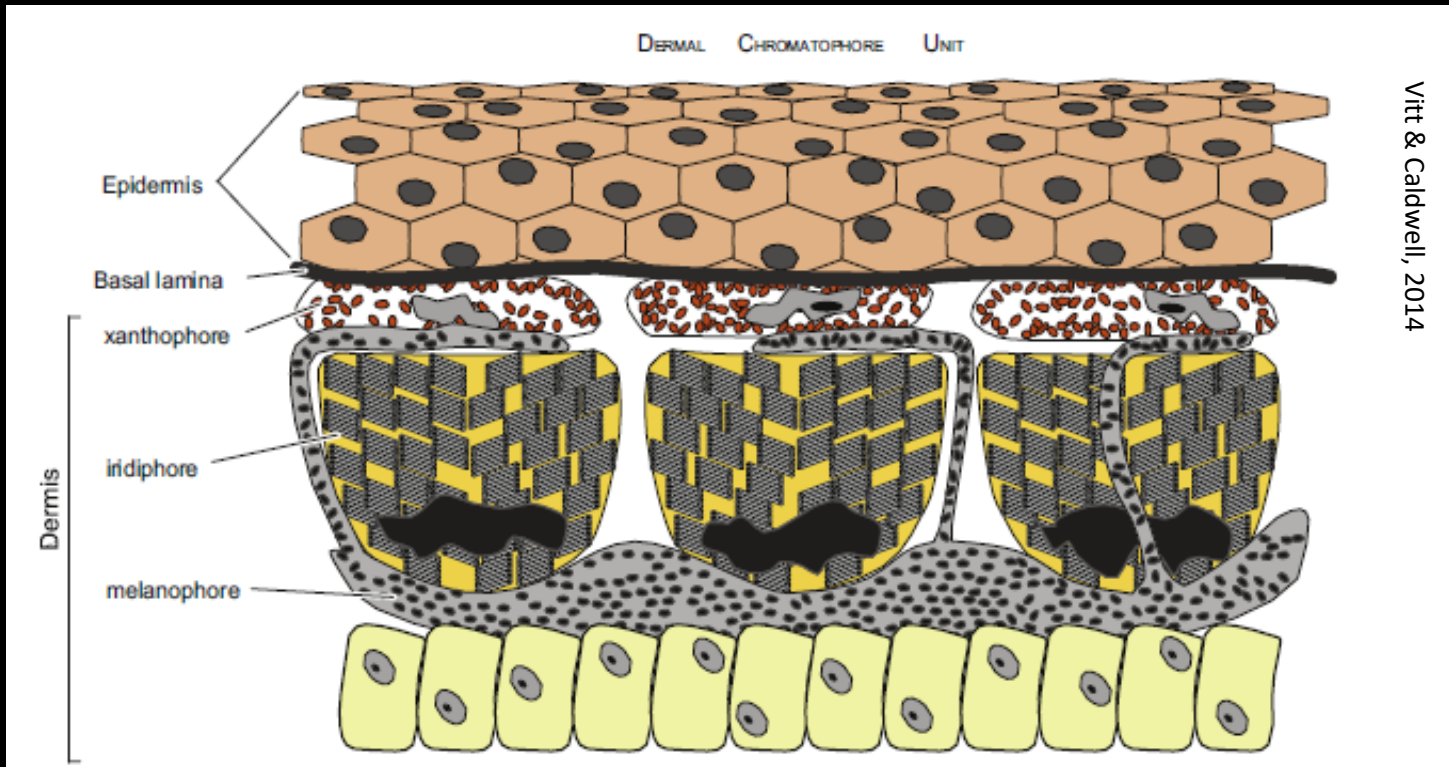
Contexto evolutivo-fisiológico



Glándulas y
macroglándulas



Contexto evolutivo-fisiológico



Estrategias defensivas

COMPORTAMIENTO



- mordidas
- inmovilidad
- saltos
- exhibición de regiones del cuerpo

SECRECIONES

- resbalosa
- pegajosa
- no palatable
- tóxicos

COLORES

- confusión
- disruptiva
- críptico
- dibujos
- aposematismo
- mimetismo

Estrategias defensivas

Diferentes estrategias actúan en las diferentes fases de la predación: localización, identificación, acercamiento, sometimiento, ingestión y digestión.

- DEFENSAS PRIMARIAS: operan independientemente de la presencia de un predador (ej.: mimetismo, camuflaje).



Estrategias defensivas

- DEFENSAS SECUNDARIAS: se activan solo cuando el predador esta presenta

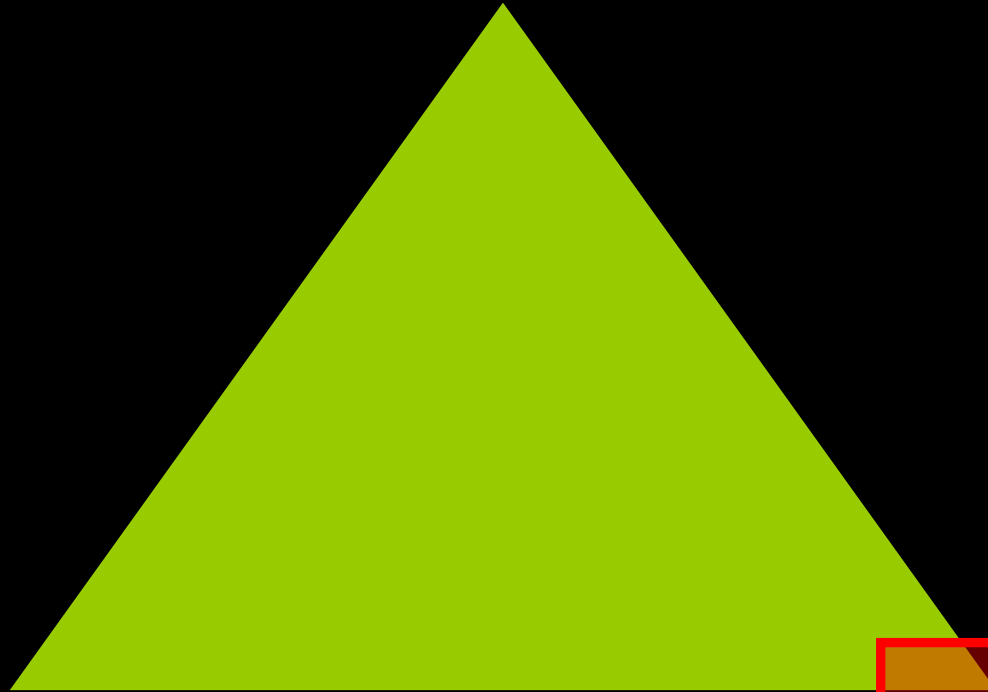


Estrategias defensivas

COMPORTAMIENTO

SECRECIONES

COLORES



Cripticismo

Especie críptica: su coloración o morfología se asemeja a una muestra aleatoria de los aspectos relevantes del entorno en el que vive.



Evita que su presencia sea advertida por sus predadores: el predador no puede discriminar a la presa de su entorno, o esta es confundida con algo que no le interesa.

- Uso eficaz de cripsis por lo general incluye la inmovilidad casi total.
- El color y el patrón pueden variar geográficamente dentro de las spp de anfibios y los individuos en las poblaciones locales suelen coincidir con el microhábitat correspondiente.



Cripticismo



Proceratophrys boiei

Cripticismo



Pseudopaludicola falcipes

Coloración disruptiva

- ✓ Diseños que tienden a “romper” el contorno del cuerpo del animal, disimulando su forma: **animal se vuelve difícil de detectar**
- ✓ Es difícil para los predadores formar imagen de búsqueda fiable, sobre todo contra fondos que varían, como hojarasca.
- ✓ En larvas (anuros: ej. franjas en el cuerpo, la cola y alrededor del ojo, etc) y adultos (ej. franjas dorsales, líneas oscuras a la altura de los ojos o “máscaras” que los ocultan, patrones de manchas irregulares, etc.)



©2011 Pierre Fidenci

(A) *Letodactylus luctator* (B) *Odorrana swinhoana* de Taiwán: manchas en los lados del cuerpo, barras transversales en las patas traseras, y una línea oscura a través del ojo.

Coloración aposemática

- ✓ Muchos anuros y salamandras son de colores brillantes y producen toxinas nocivas o letales a través de sus secreciones glandulares.
- ✓ La coloración llamativa son señales de advertencia de la no palatabilidad para los predadores.



Coloración aposemática

© Gonçalo M. Rosa



Phyllobates terribilis

© Dante B Fenolio



Dendrobates auratus

© Wouter Beukema



Epipedobates tricolor

Mimetismo

- Una especie se asemeja a otra que suele ser venenosa, nociva, agresiva, o que esta protegida de otro modo de la depredación, cuyos colores, olores o comportamientos funcionan como una señal de peligro para el potencial depredador.

1. Mimetismo Batesiano: Especie no tóxica imita una especie tóxica.



Phyllobates lugubris



Eleutherodactylus gaigeae



Notophthalmus viridescens



Pseudotriton ruber



2. Mimetismo Mulleriano: Dos o más especies potencialmente peligrosas se parecen entre sí y cada una es a la vez el modelo y la mímica.

Mimetismo



Ranas de la hojarasca amazónicas que tienen patrones similares y que podrían estar implicadas en la mímica. 1. *Allobates femoralis* (no tóxica); 2. *Allobates gasconi* (no tóxica); 3. *Ameerga trivittata* (tóxica); 4. *Ameerega petersi* (tóxica); 5. *Hyloxalus chlorocraspedus* (tóxica); y 6. *Leptodactylus lineatus* (tóxica). Fotografías: J. P. Caldwell.

¿Puede un individuo ser críptico y aposemático a la vez?



Phyllomedusa iheringii

Estrategias defensivas

COMPORTAMIENTO



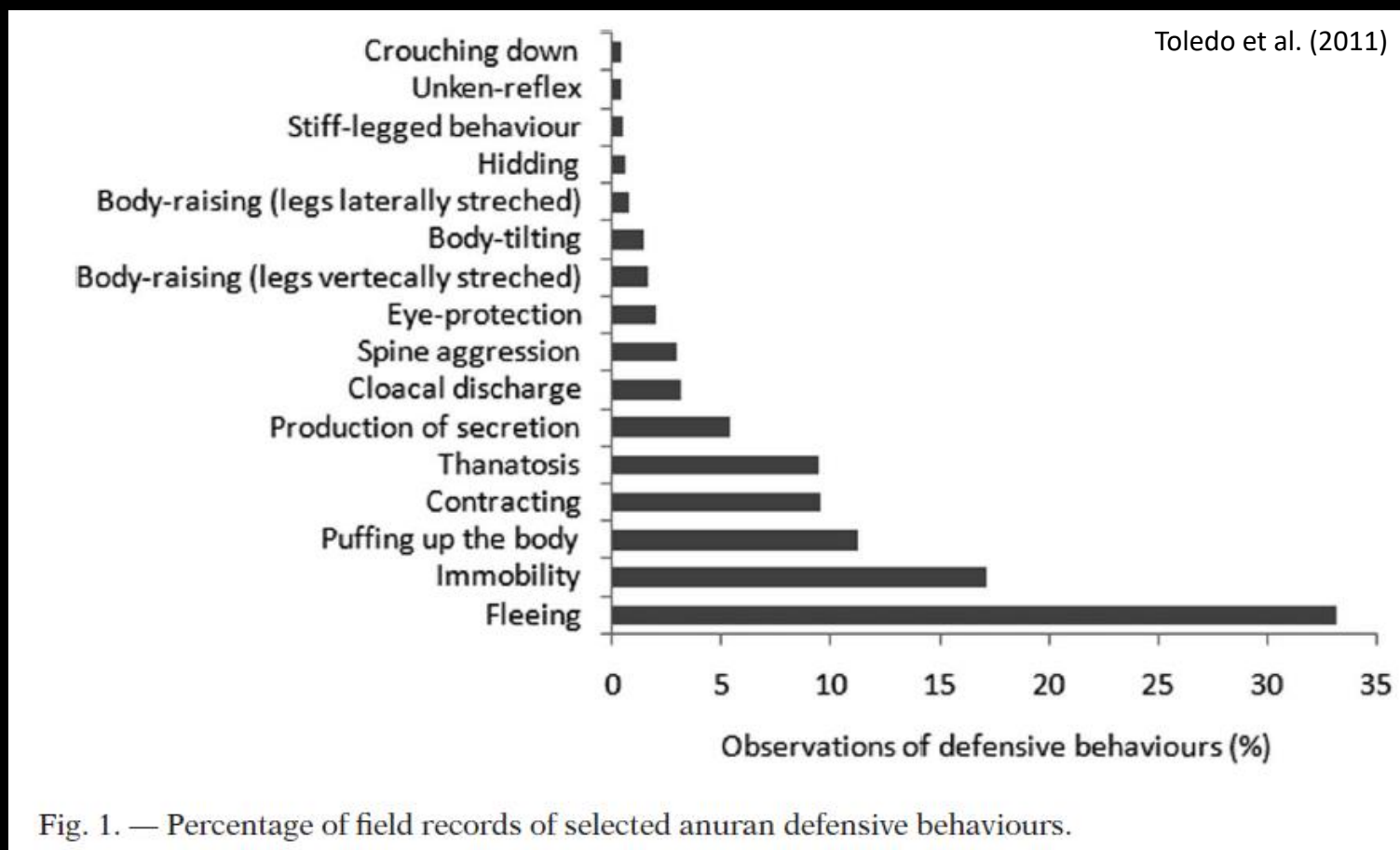
The diagram features a large green equilateral triangle. At the top vertex of the triangle is a red rectangular box containing the word 'COMPORTAMIENTO' in white, bold, uppercase letters. At the bottom-left vertex is the word 'SECRECIONES' in white, bold, uppercase letters. At the bottom-right vertex is the word 'COLORES' in white, bold, uppercase letters. The background is black.

SECRECIONES

COLORES

Comportamientos defensivos

- Comportamientos defensivos en anuros: organizados en 30 categorías.
- El comportamiento más comúnmente observado fue la huida seguido por permanecer inmóvil



Escape o huida activa

- El comportamiento más común
- Escape puede ser rápido y errático, o más lento, pero dirigido y vigoroso. Pueden moverse hacia atrás, trepar, caminar, ir al agua, entrar en madrigueras, etc.
- Ejemplo: **“Comportamiento balling”**: Se mueven como piedra rodante en terreno en pendiente.



Oreophrynella nigra

Escape o huida activa



Inmovilidad

- Las especies suelen permanecer inmóviles como primer defensa frente a un posible predador.
- Condiciones experimentales: ♂ adulto de *Bokermannohyla circumdata* y otro de *Dendropsophus elianeae* (Hylidae) quedaron inmóviles al ser ofrecidos a una serpiente (*Erythrolamprus semiaureus*). Ambos pasaron desapercibidos, no fueron depredados.



Henrique Nogueira



Sandra Ledur

Ocultarse

- Detrás o debajo de un objeto, como una hoja caída en el suelo, vegetación muerta o viva, en cuevas o grietas.



Excavación

- Ante una amenaza, se entierran en el suelo, cavando con sus patas traseras.
- Ej. *Leptodactylus mystaceus*, *Eupemphix nattereri*, *Odontophrynus americanus* (*O. asper*), *Proceratophrys cururu*, *P. moratoi*, *Gastrophryne carolinensis* y *Scaphiopus holbrookii*.



Fragmosis

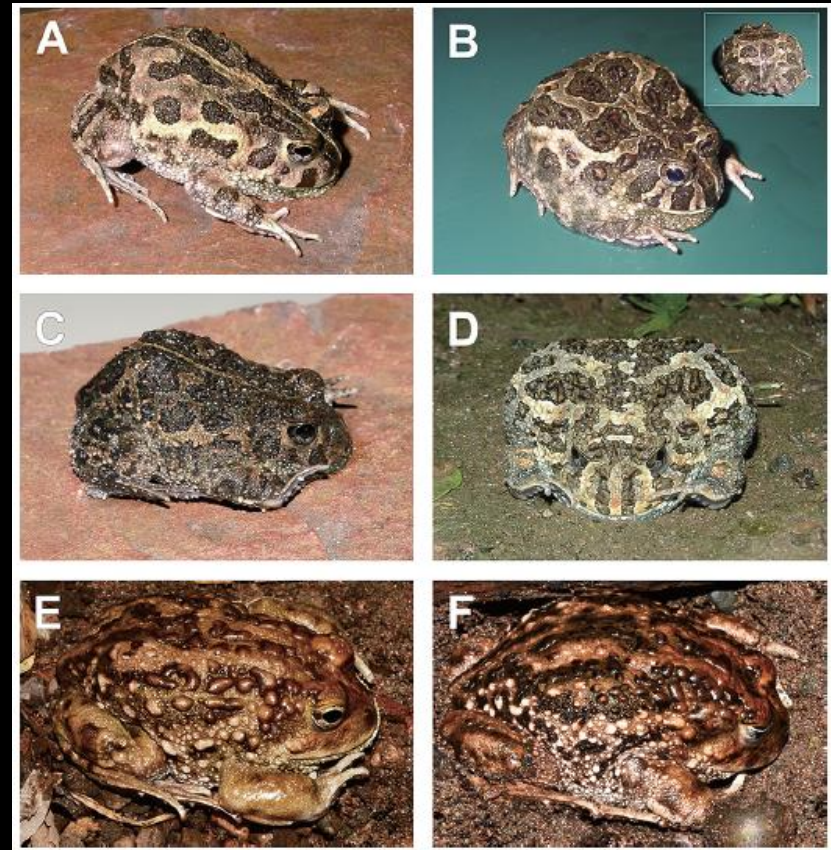
- Anuro usa su cabeza para obstruir acceso a su cuerpo.
- Usan grietas en rocas, madrigueras, agujeros de árboles o bromelias como refugio.
- Se observa por ej. en algunas especies del genero *Rhinella*.



Protección ocular

- En postura inmóvil algunas spp pueden cubrir la cabeza, los ojos y/o el tímpano con antebrazos.
- Pueden arquear el cuerpo hacia arriba y cerrar ojos.
- Ej: Especies del género *Odontophrynus*

➤ Posibles comportamientos sinérgicos. Inflar y elevar el cuerpo. Además, algunas spp producen secreciones olorosas.



Arremeter

- Anuro acorralado puede arremeter al predador como técnica de intimidación.
- Se observó en especies de *Leptodactylus*, *Ceratophrys* y *Rhinella*
- Especies grandes (mas de 7 cm LHC)



➤ Posibles comportamientos sinérgicos. Mientras arremete puede emitir vocalizaciones de advertencia, coloración aposemática, boca abierta, inflar y curvar el cuerpo. Puede terminar en mordiendo o con golpes en la cabeza.

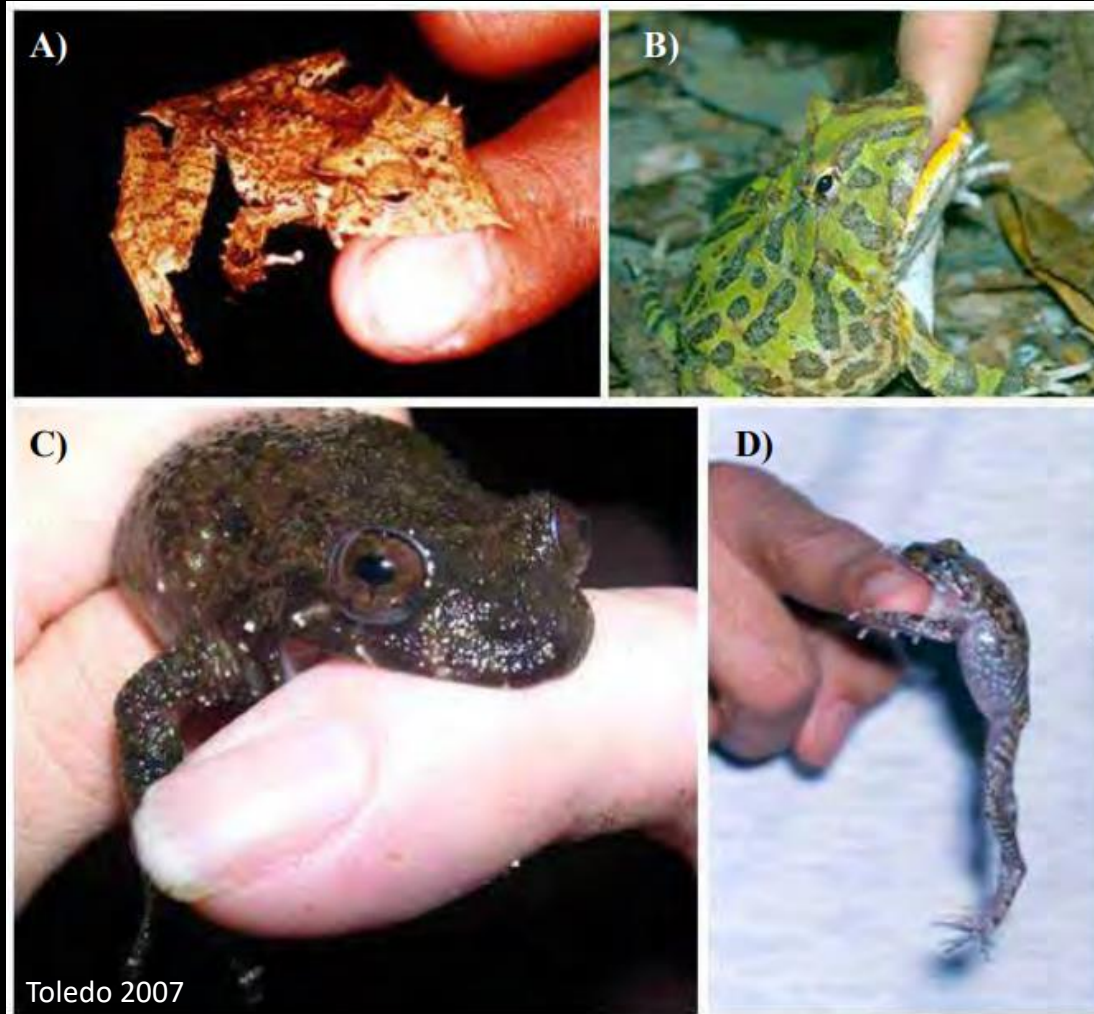
Golpear con la cabeza

- Algunos Leptodactílicos (*Leptodactylus bolivianus*, *L. chaquensis*, *L. luctator*, y *L. podicipinus*) golpean a los predadores con la cabeza.
- En todos los casos, eran hembras cuidando nidos de espuma o renacuajos
- También se vio esta estrategia defensiva en *Rhinella rubescens*, pero no vinculado al cuidado parental



Mordida

- Estrategia reportada para al menos 23 especies de anuros, incluye los géneros *Ceratophrys*, *Cycloramphus*, *Leptodactylus*, entre otros.



Abrir la boca

- Registrado en al menos 18 spp.
- Se suele dar en conjunto con otros comportamientos (ej.: vocalizaciones defensivas y mordida)



Vocalización defensiva

- Gritos defensivos agudos son casi universales entre los vertebrados vocales, pueden ser un carácter basal entre anuros.
- 3 tipos de vocalizaciones defensivas:
 1. De socorro (más común cuando se huye de predador)
 2. De advertencia (grito intimidatorio dirigido a predador)
 3. De alarma (grito de "ayuda" para atraer a otros animales a la escena)





Ceratophrys joazeirensis



Ceratophrys ornata

Sacar la lengua

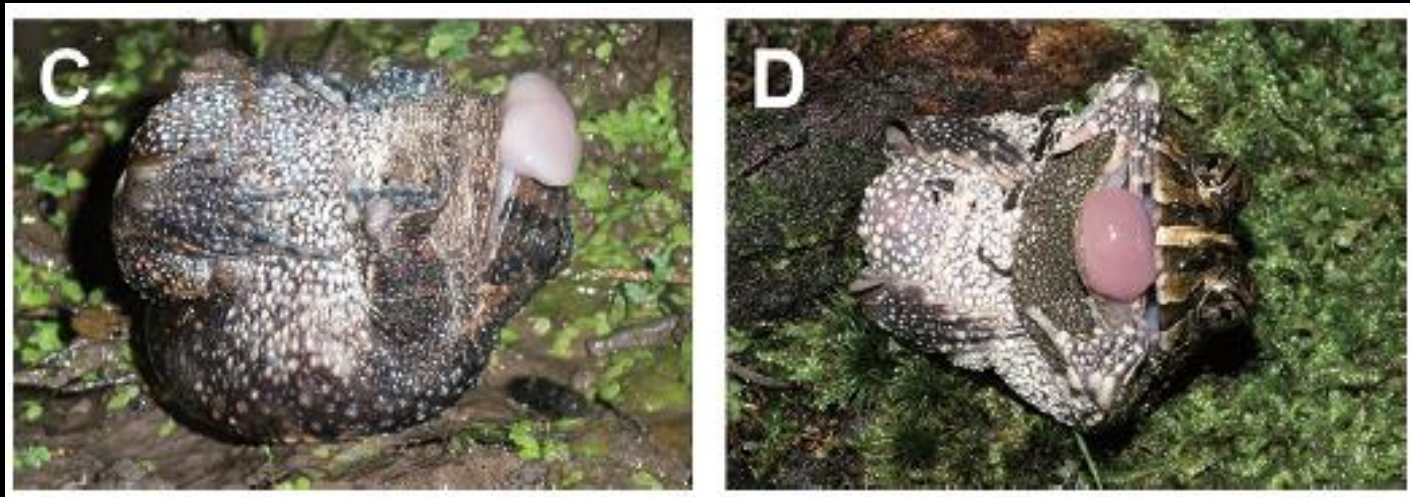
- Perret (1961) describe esta estrategia defensiva en *Acanthixalus spinosus*.
- Entre cierra los ojos, mantiene extremidades inmóviles cerca del cuerpo, y sobresale su naranja/amarillo lengua.



Acanthixalus spinosus (Hyperoliidae)

Sacar la lengua

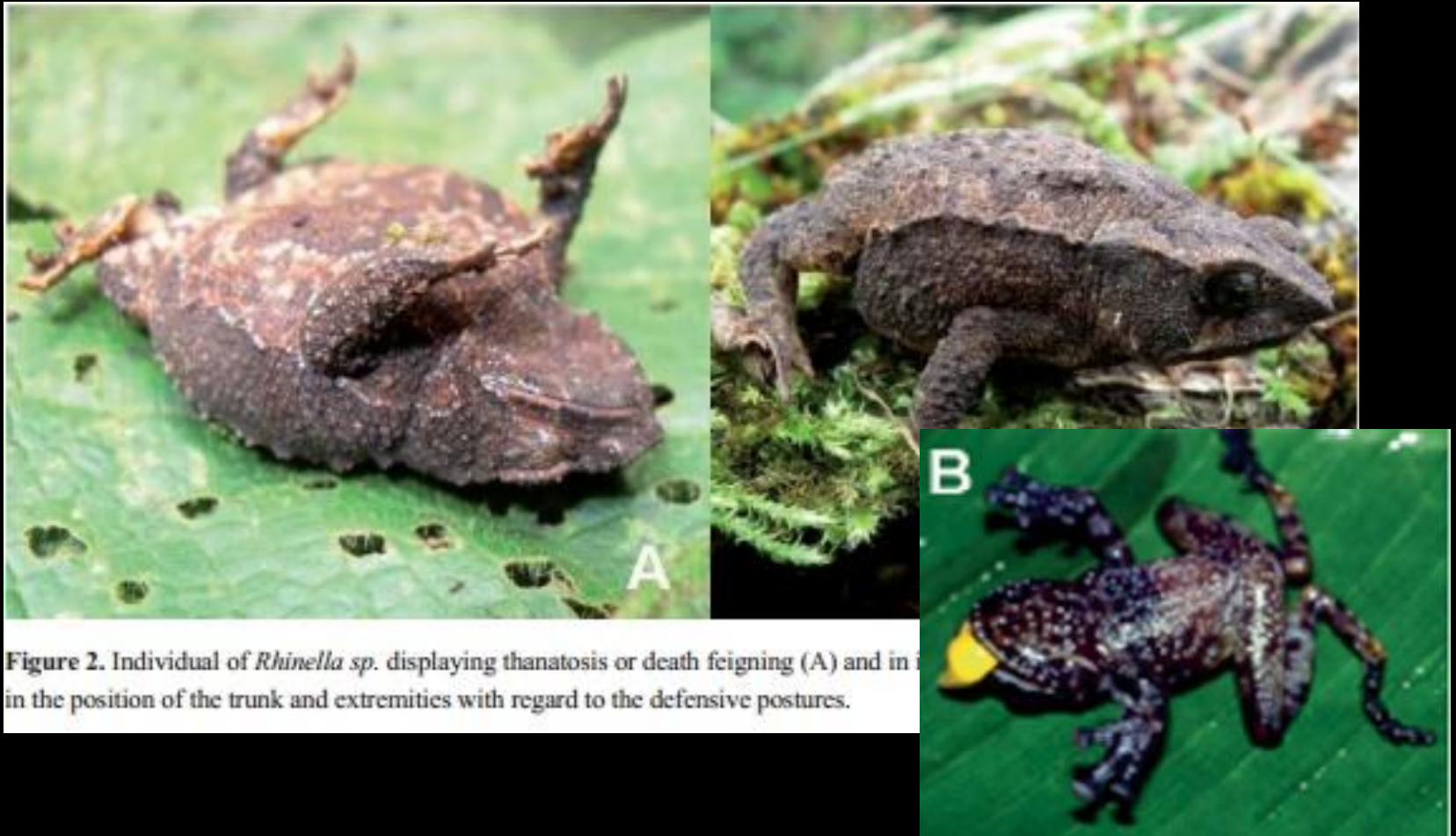
- Posibles comportamientos sinérgicos. Puede mostrarse con tanatosis o contracción.



Odontophrynus lavillai y *O. americanus*

Tanatosis

- Fingir la muerte para que el predador pierda interés
- Se presenta en múltiples especies de diferentes familias



Contracción

- Estrategia defensiva revisada recientemente, se coloca aparte de tanatosis
- Animal permanece inmóvil, patas traseras se doblan y se mantiene cerca del cuerpo
- Algunos también arquean el cuerpo y la cabeza es flexionada ventralmente.
- Varias spp de Bufonidae, Cycloramphidae e Hylidae (característica del género *Phyllomedusa*)

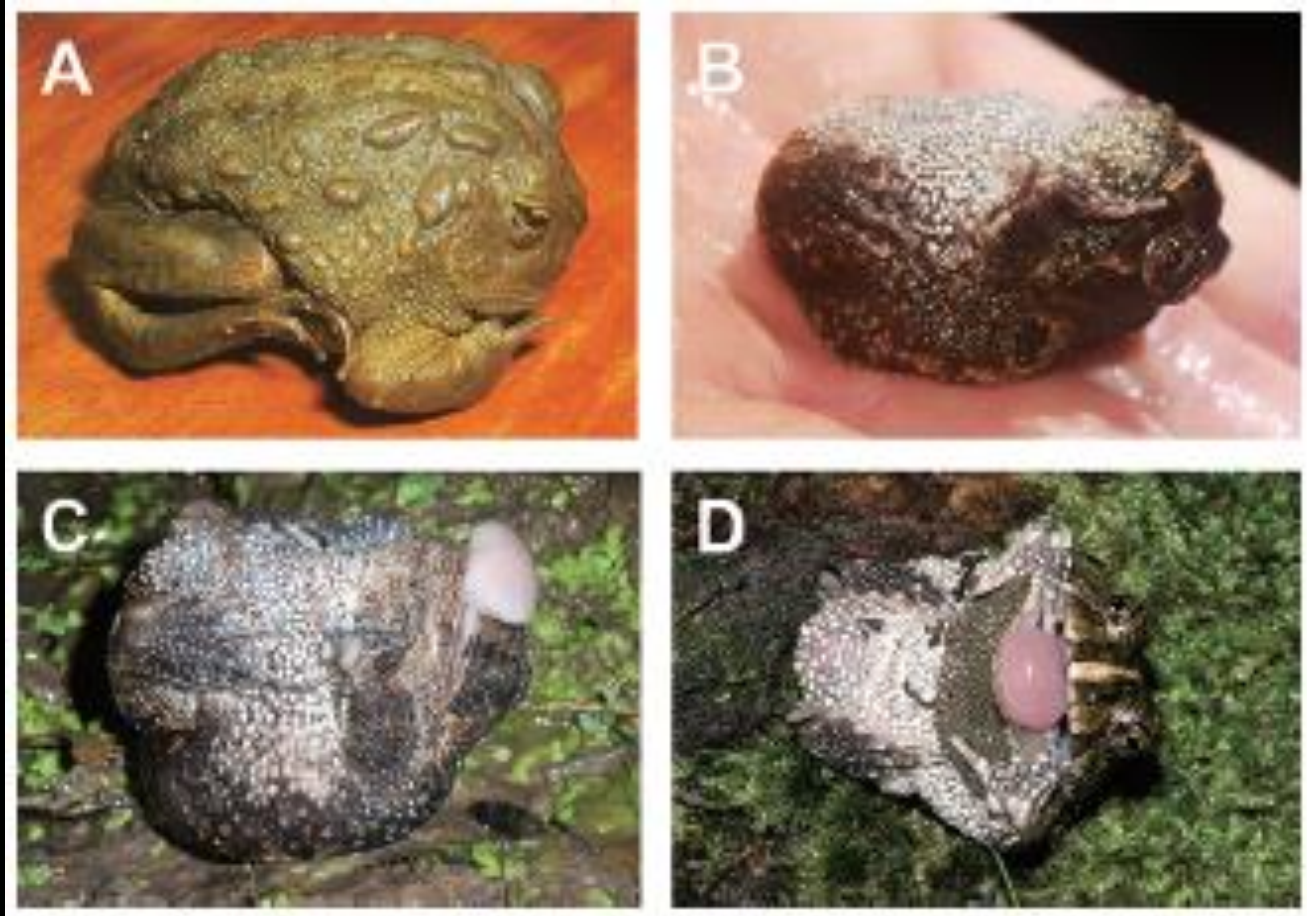
Michel de Aguiar Passos



Phyllomedusa bahiana

Contracción

Presente en varias especies del género *Odontophrynus*, presente conjuntamente con otros comportamientos.



Unken reflex

- Género *Bombina* (Bombinatoridae), *Melanophryniscus* (Bufonidae), *Pseudophryne* (Myobatrachidae) y *Smilisca* (Hylidae).
- Amenaza: Levantan extremidades del sustrato y arquean el cuerpo mostrando colores aposemáticos del vientre, garganta y superficies ventrales de pies y manos.
- Pueden cerrar ojos y producir secreciones nocivas.



Unken reflex



Melanophryniscus montevidensis

Melanophryniscus devincenzii



Voltearse

- Ante una amenaza saltan y terminan con zona ventral hacia arriba (Ej. *Scinax hiemalis* y *Melanophryniscus cambaraensis*), o simplemente pueden dar la vuelta sobre la parte posterior (Ej. *Pseudophryne bibronii*, *P. semimarmorata*) generalmente mostrando coloración aposemática.



*Melanophryniscus
cambaraensis*



- Posibles comportamientos sinérgicos. Inmovilidad seguido por tanatosis y eventualmente huyendo.

Inflarse

- Ante una amenaza llenan pulmones con aire, ampliando así su tamaño
- En suelo, vegetación, flotando en agua, o mientras es atacado
- Presente en varias familias de anuros
- Al desinflarse pulmones, algunos bufónidos pueden emitir sonido por la espiración

Odontophrynus maisuma



➤ Posibles comportamientos sinérgicos. Inmovilidad, elevación del cuerpo

Elevación del cuerpo

- Ojos pueden estar cerrados. Se pueden mostrar colores aposemáticos y manchas glandulares (similares a ojos, ocultas en postura normal)
- Presente en muchas familias y conjuntamente con otros comportamientos defensivos
- Dos tipos:

1. Elevar cuerpo con piernas estiradas verticalmente



Leptodactylus luctator



Physalaemus biligonigerus

Elevación del cuerpo

- 2. Elevar cuerpo con piernas estiradas lateralmente. hocico cerca o tocando suelo



Aplastodiscus cochranae



Elachistocleis bicolor

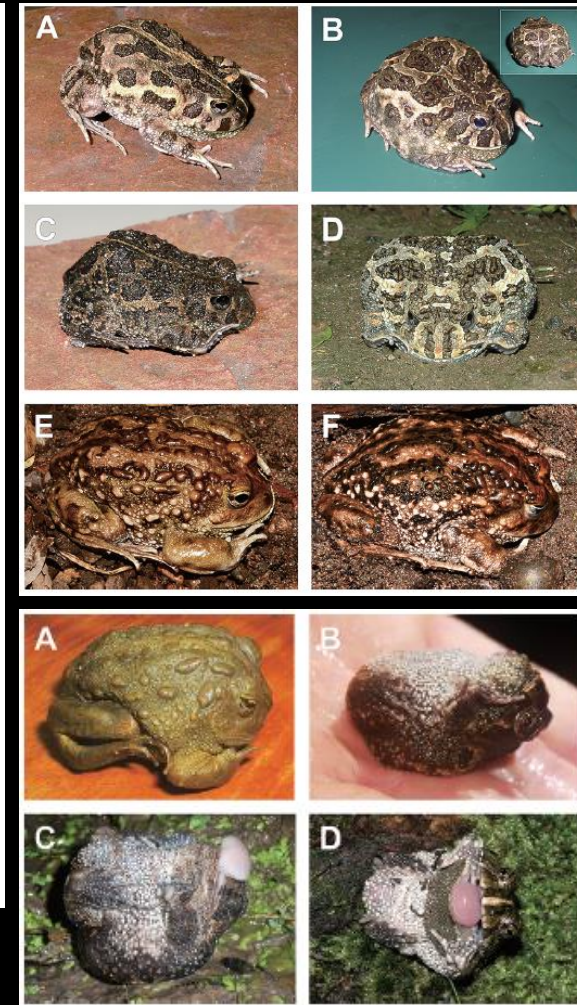
Múltiples comportamientos

➤ Recopilación de comportamientos en especies del género *Odontophrynus*

TABLE 2. Defensive displays in the genus *Odontophrynus*. BR body raising; CD crouching down; CO contracting; DI digging; EP eye protection; PB puffing up the body; PS production of secretions; TP tongue protrusion; SL stiff-legged; CL cloacal discharge.

| Groups/Species | Behaviour | | | | | | | | | |
|---------------------------|----------------|------------------|----------------|--------------------|----------------|----------------|--------------------|------------------|------------------|----------------|
| | BR | CD | CL | CO | DI | EP | PB | PS | SL | TP |
| americanus | | | | | | | | | | |
| <i>O. americanus</i> | X ⁰ | X ^{0,1} | X ¹ | X ^{0,2} | X ³ | X ⁰ | X ^{0,1} | X ^{0,4} | X ^{3,5} | X ⁰ |
| <i>O. cordobae</i> | | | | | | | X ⁰ | X ⁰ | | |
| <i>O. lavillai</i> | | X ⁰ | | X ⁰ | | X ⁰ | X ⁰ | | | X ⁰ |
| <i>O. maisuma</i> | | | | | | | X ⁶ | | | |
| <i>O. aff. americanus</i> | | | | | | | X ⁰ | | | |
| occidentalis | | | | | | | | | | |
| <i>O. achalensis</i> | | | | X ⁰ | | | | X ⁰ | | |
| <i>O. barrioi</i> | | X ⁰ | | | | | | X ⁰ | | |
| <i>O. occidentalis</i> | | | | X ⁰ | | | X ⁰ | X ⁰ | | |
| cultripes | | | | | | | | | | |
| <i>O. carvalhoi</i> | | | | X ^{2,7,8} | X ⁹ | | X ^{7,8,9} | | | |
| <i>O. cultripes</i> | X ⁷ | | | X ⁷ | | | X ⁷ | | | |

⁰present study; ¹Toledo et al. (2011); ²Toledo et al. (2010); ³Rolim (2017); ⁴Laspiur et al. (2010) as *O. cf. americanus*; ⁵Maffei and Ubaid (2016); ⁶Moreira and Smaniotta (2015); ⁷Borges-Nojosa et al. (2016, contracting as 'thanatosis', and body raising as 'deimatic behaviour'); ⁸Bezerra et al. (2010, contracting as 'death feigning'); ⁹da Costa et al. (2017).



Borteiro et al. (2018)

Comportamiento deimático

- Conjunción de varias estrategias defensivas (elevación del cuerpo, inflarse, cubrirse los ojos, secreción de sustancias, aposematismo, mimetismo)
- Algunos autores lo interpretan como una combinación de cripticismo y aposematismo, incluyendo el elemento sorpresa, ausente en estos dos por separado.

¿Cómo evolucionaron las estrategias defensivas para llegar a este comportamiento complejo?

Dos hipótesis principales:

- El deimatismo se desarrolla en el camino evolutivo que va desde el cripticismo al aposematismo. Poder reducir la visibilidad baja la probabilidad de ser detectada.
- Un ancestro críptico adquiere comportamientos disuasores ante los predadores, y luego evoluciona el aposematismo.



Physalaemus biligonigerus

Evolution of macroglands and defensive mechanisms in Leiuperinae (Anura: Leptodactylidae)

DAIANA PAOLA FERRARO^{1,*}, MARTÍN OSCAR PEREYRA^{2,◊}, PASCUAL EMILIO TOPA³
and JULIÁN FAIVOVICH¹

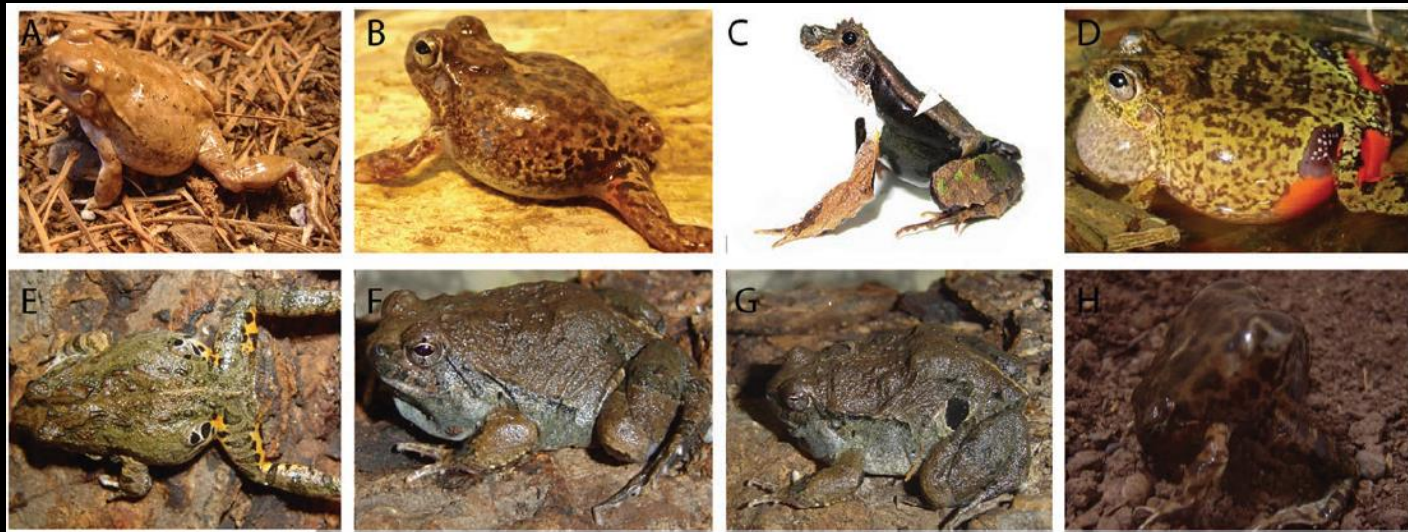
¹*División Herpetología, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia' (CONICET), Buenos Aires, Argentina*

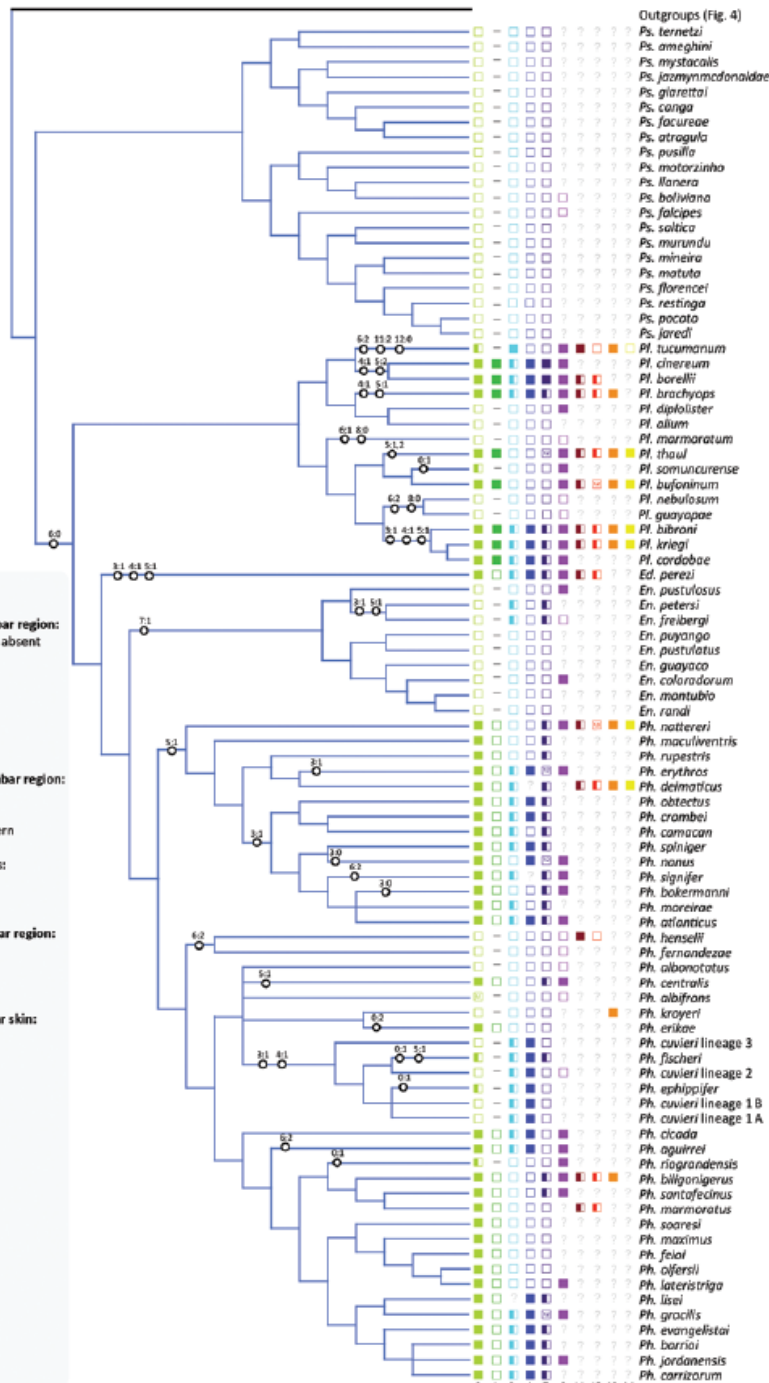
²*Laboratorio de Genética Evolutiva 'Claudio J. Bidau', Instituto de Biología Subtropical (IBS, CONICET), Universidad Nacional de Misiones (UNaM), Posadas, Misiones, Argentina*

³*Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CONICET), La Plata, Buenos Aires, Argentina*

Received 22 June 2020; revised 26 September 2020; accepted for publication 15 October 2020

- Leiuperinae (Anura: Leptodactylidae): Modelo de estudio adecuado para el estudio del deimatismo, presenta especies con diferentes combinaciones de características asociadas (aposematismo, cripticismo, macroglándulas, comportamientos).





- Outgroups (Fig. 4)
- Ps. ternetzi*
 - Ps. ameghini*
 - Ps. mystacalis*
 - Ps. jazmymcdonaldiae*
 - Ps. glaretoi*
 - Ps. canga*
 - Ps. facureae*
 - Ps. atragula*
 - Ps. pusilla*
 - Ps. motorzinha*
 - Ps. flamera*
 - Ps. boliviana*
 - Ps. falcipes*
 - Ps. saltica*
 - Ps. murundu*
 - Ps. mineira*
 - Ps. matuta*
 - Ps. florencei*
 - Ps. restinga*
 - Ps. pocoto*
 - Ps. jaredi*
 - Pl. tucumanum*
 - Pl. cinereum*
 - Pl. borellii*
 - Pl. brachyops*
 - Pl. diploster*
 - Pl. alium*
 - Pl. marmoratum*
 - Pl. thaul*
 - Pl. somuncurensis*
 - Pl. bufanum*
 - Pl. nebulosum*
 - Pl. guayapae*
 - Pl. bibroni*
 - Pl. kriegli*
 - Pl. cordobae*
 - Ed. perezi*
 - En. pustulosus*
 - En. petersi*
 - En. firebergi*
 - En. puyango*
 - En. pustulatus*
 - En. guayaco*
 - En. coloradorum*
 - En. mantubo*
 - En. rinali*
 - Ph. noteveri*
 - Ph. maculiventris*
 - Ph. rupestris*
 - Ph. erythros*
 - Ph. delmaticus*
 - Ph. obtectus*
 - Ph. cramei*
 - Ph. camacan*
 - Ph. splinifer*
 - Ph. nanus*
 - Ph. signifer*
 - Ph. bokermanni*
 - Ph. moreirae*
 - Ph. atlanticus*
 - Ph. hensell*
 - Ph. fernandezae*
 - Ph. albonotatus*
 - Ph. centralis*
 - Ph. albifrons*
 - Ph. kroyeri*
 - Ph. erikae*
 - Ph. cuvieri* lineage 3
 - Ph. fischeri*
 - Ph. cuvieri* lineage 2
 - Ph. ephippifer*
 - Ph. cuvieri* lineage 1B
 - Ph. cuvieri* lineage 1A
 - Ph. clada*
 - Ph. aguirrei*
 - Ph. riograndensis*
 - Ph. biligonigerus*
 - Ph. santofecinus*
 - Ph. marmoratus*
 - Ph. soaresi*
 - Ph. maximus*
 - Ph. felei*
 - Ph. olfersi*
 - Ph. lateristriga*
 - Ph. lisei*
 - Ph. gracilis*
 - Ph. evangelistai*
 - Ph. barrioi*
 - Ph. jordanensis*
 - Ph. carrizorum*

Pseudopodidcola

Pleurodema

Engystomops

LEPTOPERINAE

Physalaemus

CHARACTERS

- Skin structure of inguinal/lumbar region:**
 - glandular tissue or macrogland absent
 - patches or glandular tissue
 - macroglands developed
- Position of macrogland:**
 - inguinal
 - lumbar
- Colour pattern in inguinal/lumbar region:**
 - similar to the surrounding skin
 - bright colour
 - brown, contrasting colour pattern
- Colour pattern in hidden thighs:**
 - similar to the surrounding skin
 - bright colour
- Eyespots on the inguinal/lumbar region:**
 - absent
 - one dark spot
 - various dark spots
- Type Ib serous glands in lumbar skin:**
 - absent
 - present
- 'Crouching down' behaviour:**
 - absent
 - partial
 - full
- Rear elevation:**
 - absent
 - partial
 - full
- Body inflation:**
 - absent
 - present
- Eye-protection:**
 - absent
 - present

Comportamiento deimático

Conclusiones:

- Machas de ojos y coloración aposemática parece haber surgido múltiples veces en la evolución del grupo
- Macroglándulas surgieron tres veces en la evolución del grupo, y se perdieron siete veces posteriormente



Los resultados apoyan la hipótesis que existe un ancestro críptico de Leiuperinae, y surge primero el comportamiento, y luego la coloración aposemática

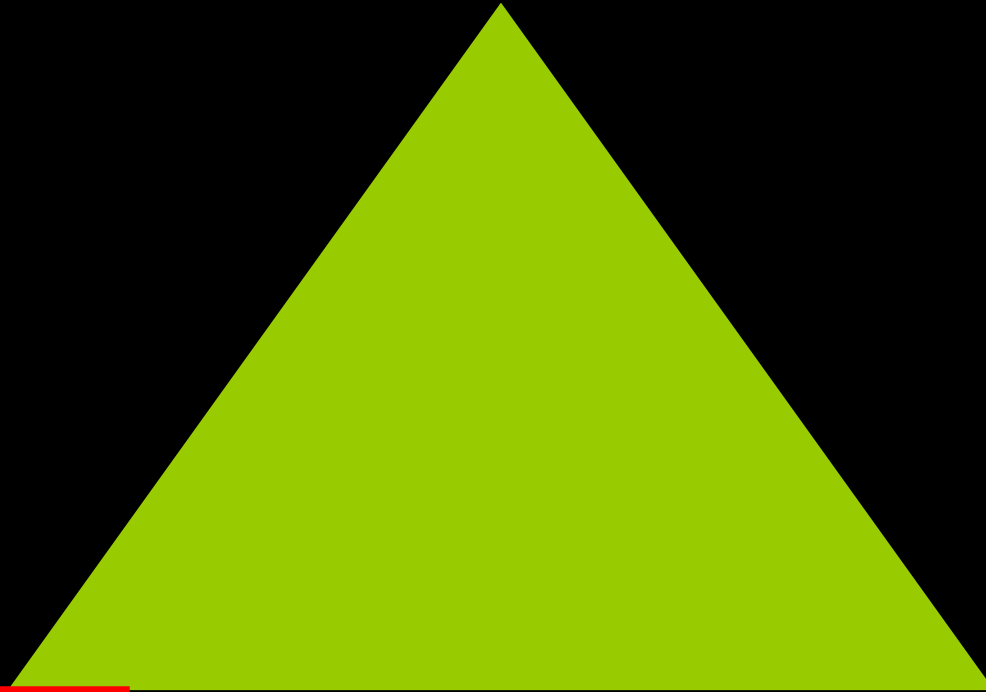


Estrategias defensivas

COMPORTAMIENTO

SECRECIONES

COLORES



Defensas químicas

- ✓ Anfibios producen una amplia gama de productos químicos contra predadores, que van desde ligeramente irritantes y desagradables hasta vomitivos y letales.
- ✓ Glándulas granulares se pueden propagar uniformemente en la superficie dorsal (ej. dendrobátidos) o pueden estar concentradas en grandes masas glandulares (evidentes en muchas salamandras y ranas).
- ✓ Componentes nocivos y tóxicos: aminas biogénicas (afectan función de sistemas vascular y nervioso), péptidos (modifican función cardíaca), bufadienolides y alcaloides (perjudiciales en transporte y metabolismo celular normal, altamente tóxicos).



Secreciones

■ 1 spp puede liberar más de un tipo de secreción al mismo tiempo. Por ej. adhesiva y nociva (Ej. *Trachycephalus venulosus*) u odorífera y nociva (Ej. *Leptodactylus labyrinthicus*).

➤ **4 tipos de secreciones:**

1. ODORÍFERA: varía de mal olor (como pimienta) a tipo florales.

2. ADHESIVA: Secreciones viscosas. El predador no puede tragar a la presa, incluso puede quedar por varias horas el pegote en las mandíbulas.

3. NOCIVAS: secreciones tóxicas producidas por varias especies.

4. RESBALADIZAS: secreciones lubricantes producidas generalmente por especies acuáticas o semi-acuáticas, como pípidos, ranidos y leptodactílydos.

Gymnophiona

- Atacan a través de mordidas
- Segregan gran cantidad de sustancias mucosas por todo su cuerpo: dificultan la sujeción
- Sustancias con grado variable de toxicidad
 - Ej. *Typhlonectes compressicauda* las sustancias tóxicas fueron letales para *Hoplias malabaricus*.



Toxinas



Phylllobates terribilis

Proteínas y péptidos

Phylloceruleína



Physalaeminas



Ceruleína



Toxinas

Aminas

Bufotenina y Deshirobufotenidina



Esteroides

Bufoadienólidos y Bufotoxinas

Toxinas

Alcaloides

Polares: Tetrodotoxinas



© 2005 Robert Puschendorf



No polares: Batracotoxinas



Pumiliotoxinas



Estudio de caso

Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs

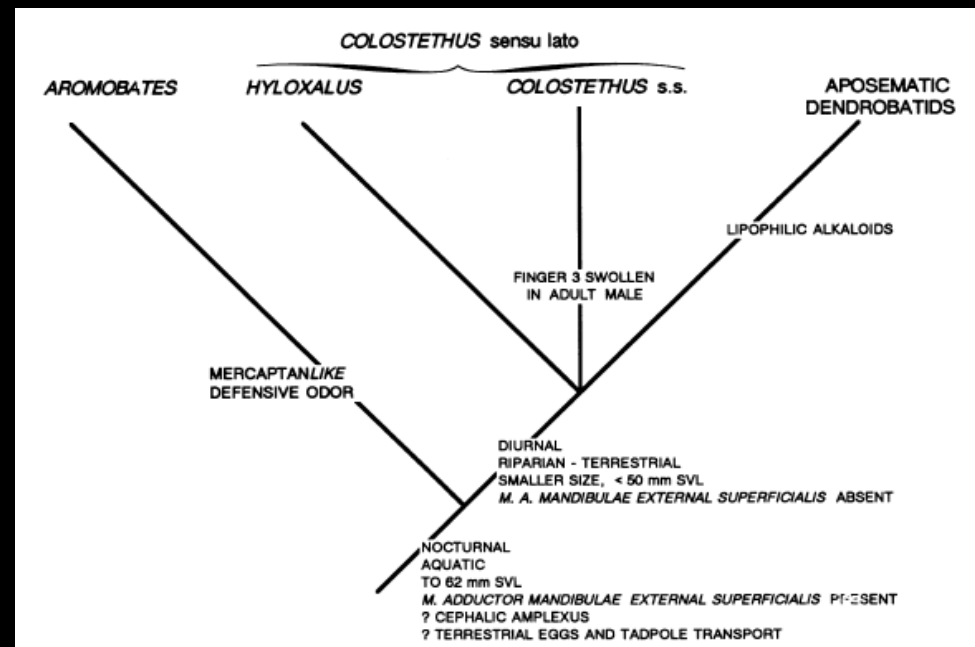
Juan Carlos Santos^{†‡§}, Luis A. Coloma[‡], and David C. Cannatella[†]

[†]Section of Integrative Biology C0930, University of Texas, Austin, TX 78712; and [‡]Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Avenida 12 de Octubre y Roca, Apartado 17-01-2184, Quito, Ecuador

Edited by David B. Wake, University of California, Berkeley, CA, and approved August 22, 2003 (received for review June 9, 2003)

Consideraciones Filogenéticas

- Se supone origen único de los compuestos complejos (toxinas)
- Análisis moleculares proponen un único origen de la toxicidad
- Otros datos han sugerido varios orígenes de la toxicidad, existencia de convergencia



Myers et al. 1991

Estudio de caso

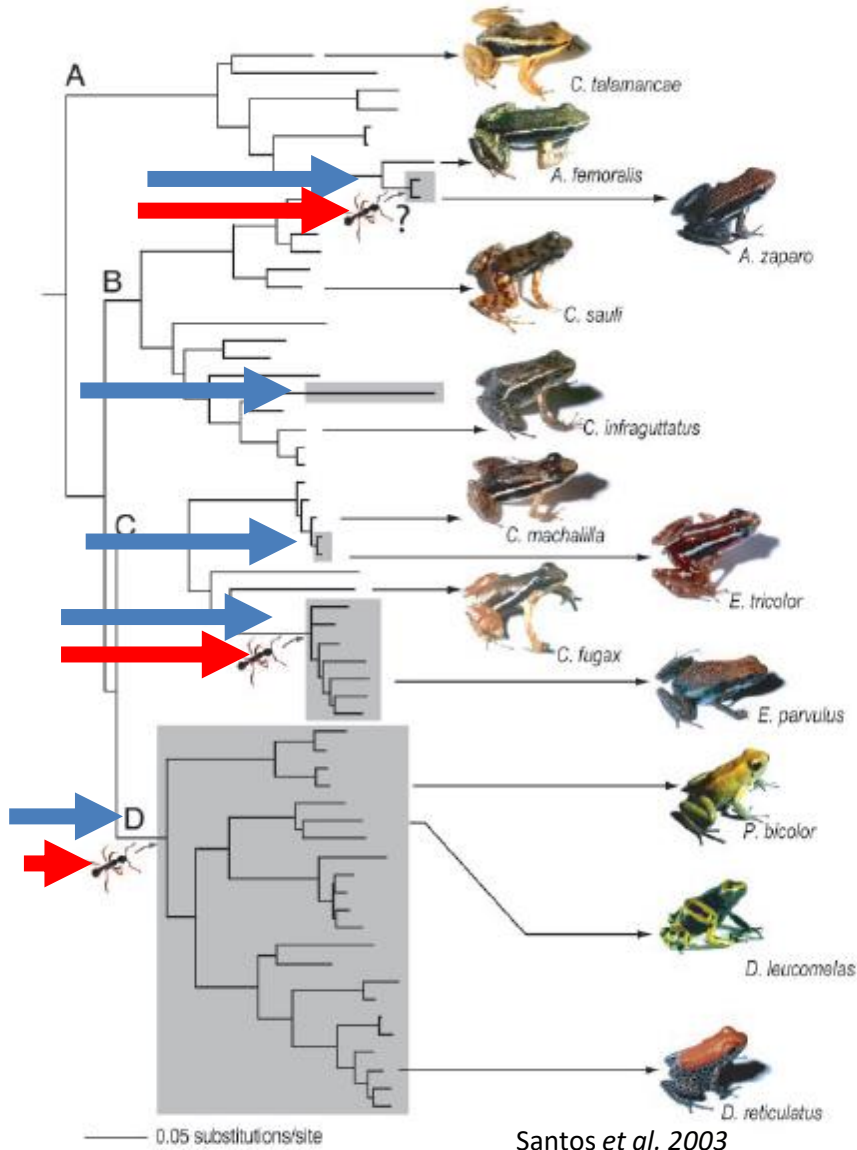
Consideraciones Ecológicas

- Especies aposemáticas suelen tener dieta especialista (hormigas, termitas, ácaros)
- Especies crípticas suelen tener dieta generalista

Si la dieta tiene asociación con la toxicidad,
¿Cuántas veces surgió la dieta especializada en lo linajes?



¿Coloración aposemática, toxicidad y dieta especialista aparecieron más de una vez en el linaje?



El aposematismo evolucionó cinco veces independientemente en los linajes

La dieta especialista surgió tres veces en los linajes

Estudio de caso

Hábitos diurnos



Coloración de advertencia

Cabeza y lengua
más pequeñas



Dieta especialista



Búsqueda activa
de presas

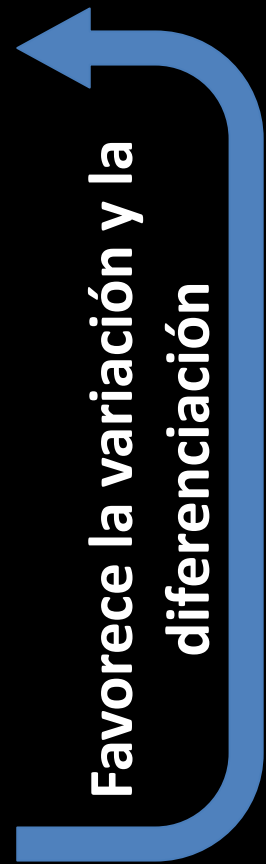
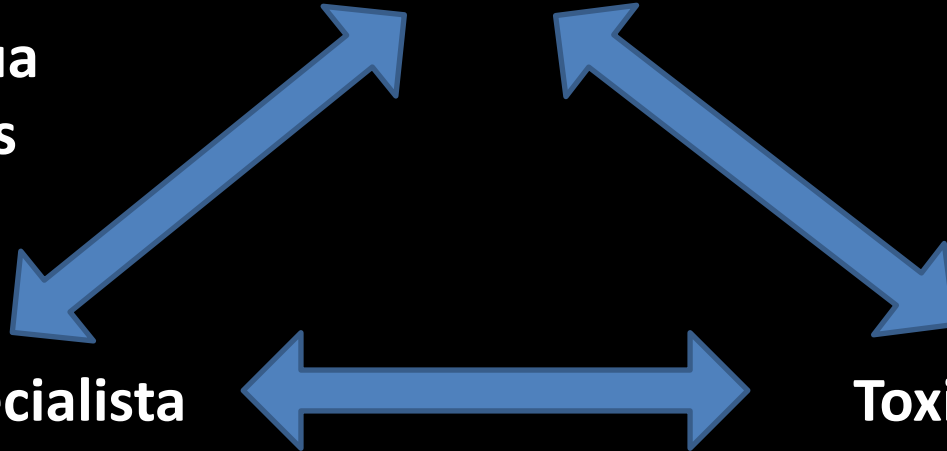


Metabolismo elevado



Alta tasa de variación molecular

Toxicidad



Favorece la variación y la
diferenciación