



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN ECOLOGÍA

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

Evitación diferenciada en juveniles de
Heloderma horridum mediada por la
coloración

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A

Claudio Rodrigo Rico León

DIRECTORES DE TESIS: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO Y
DR. RODRIGO MACIP RÍOS

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN ECOLOGÍA

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

Evitación diferenciada en juveniles de
Heloderma horridum mediada por la
coloración

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A

Claudio Rodrigo Rico León

DIRECTORES DE TESIS: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO Y
DR. RODRIGO MACIP RÍOS

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 2023



ESCUELA
NACIONAL
DE ESTUDIOS
SUPERIORES
UNIDAD MORELIA

10
años
(2011-2021)

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
SECRETARÍA GENERAL
SERVICIOS ESCOLARES

MTRA. IVONNE RAMÍREZ WENCE

DIRECTORA

DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR

P R E S E N T E

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 09** del **Comité Académico** de la **Licenciatura en Ecología** de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia, celebrada el día **07 de diciembre de 2022**, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional del alumno **Claudio Rodrigo Rico León** de la Licenciatura en **Ecología**, con número de cuenta **417094476**, con el trabajo titulado: "**Evitación diferenciada en juveniles de *Heloderma horridum* mediada por la coloración**", bajo la dirección como tutor del **Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño** y como co-tutor al **Dr. Rodrigo Macip Ríos**.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

Presidente:	Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
Vocal:	Dr. Daniel David Beck
Secretario:	Dr. Rodrigo Macip Ríos
Suplente:	Dr. Milan Janda
Suplente:	Dr. Ernesto Raya García

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Morelia, Michoacán a 16 de marzo de 2023.

DRA. YUNUEN TAPIA TORRES
SECRETARIA GENERAL

CAMPUS MORELIA

Antigua Carretera a Pátzcuaro N° 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta
58190, Morelia, Michoacán, México. Tel: (443)689.3500 y (55)5623.7300. Extensión Red UNAM: 80614
www.enesmorelia.unam.mx

Agradecimientos profesionales

Agradezco a la ENES Morelia por proveer un ambiente en el cual pude desarrollarme académicamente.

Agradezco a la licenciatura en Ecología, la cuál abrió mi panorama sobre lo que implica estudiar dentro de las ciencias naturales, en especial más allá de la descripción de lo que observamos.

También agradezco al Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica por permitirme desarrollar en él mi proyecto original con los materiales necesarios y siempre con libertad.

Agradezco al Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño por apoyar mi proyecto e impulsarme a realizar trabajos originales sin restricciones.

Agradezco a los Doctores Rodrigo Macip Ríos, Ernesto Raya García, Milan Janda, Daniel David Beck y a Ken Oyama Nakagawa por formar parte de mi jurado de examen y contribuir al mejoramiento de este documento.

Agradecimientos personales

Agradezco a mis padres por brindarme siempre apoyo para realizar actividades de mi interés.

Agradezco a Pedro Emiliano Cortez Rodríguez, amigo con quién desarrollé originalmente las ideas principales para este proyecto en una salida de campo.

Índice

Resumen	6
I Introducción	8
1.1 Aposematismo	8
1.2 <i>Heloderma horridum</i> (Helodermatidae)	11
1.2.1 Descripción de la especie	11
1.2.2 Sistema de veneno	14
1.2.3 Coloración	14
II Objetivos	17
III Materiales y métodos	18
3.1 Creación de los modelos	18
3.2 Zona de estudio	20
3.3 Colocación de los modelos	22
3.4 Revisión de los modelos	26
3.5 Proporciones volumétricas y partes atacadas	29
3.6 Análisis estadístico	30
IV Resultados	31
4.1 Resultados generales	31
4.2 Ataques por aves	31
4.3 Partes del cuerpo atacadas	35
4.4 Partes atacadas contra su proporción volumétrica	36
4.5 Consideraciones sobre los modelos desaparecidos	37
4.6 Cámaras	38
V Discusión	39
5.1 Diferencias en la tasa de ataques de los morfos	39
5.2 Consideraciones sobre la percepción de los atacantes a los modelos	39
5.3 Consideraciones sobre las otras variables	40
5.3.1 Fondos	40
5.3.2 Estratos	40
5.3.3 Ambiente	41
5.4 Partes atacadas	42
5.5 Implicaciones de ser aposemático	43
5.6 Conspicuidad en la cercanía y camuflaje a la distancia	44
5.7 Melanismo ontogénico	45
5.8 Uso de cámaras para el estudio	47
VI Conclusiones	48
VII Referencias	49

Resumen

Las señales de advertencia, cómo los colores contrastantes, suelen indicar a posibles depredadores que una presa es potencialmente peligrosa. *Heloderma horridum* también conocido como ‘escorpión’, es una especie de lagarto venenoso que se distingue por su llamativa coloración negra con amarillo, particularmente en las fases juveniles, y que habita en los bosques tropicales secos del occidente de México. Actualmente no se ha evaluado si esta distintiva coloración representa una ventaja para evitar la depredación en *H. horridum*. En éste estudio se evaluó el efecto de los patrones de coloración sobre la depredación de *H. horridum*. Utilizando modelos de arcilla, se comparó la tasa de depredación entre dos tratamientos, modelos que replican la coloración de los juveniles (negros con amarillo) y modelos marrones (color no encontrado en *H. horridum*, pero usado aquí como tratamiento control) bajo diferentes condiciones. Además de esto, se aplicaron tratamientos de fondo (natural y blanco) y estrato (arbóreo y suelo); y se tomaron en cuenta los ambientes en que fueron colocados (selva baja y selva mediana). Los modelos fueron revisados diariamente y se registró el número de marcas y las partes del cuerpo atacadas. Se encontraron diferencias significativas en la incidencia de ataques ligadas a la coloración de los individuos y al tipo de hábitat, además de una distribución no aleatoria de los ataques en las diferentes partes del cuerpo. Los resultados demuestran que la coloración conspicua puede ser una estrategia efectiva para evitar la depredación de juveniles en *H. horridum*, y que la incidencia de ataque puede variar en función del tipo de hábitat, permitiendo comprender aspectos ecológicos poco conocidos de la especie.

Abstract

Warning signals, like contrasting colours, usually advertise to possible predators that a prey is potentially dangerous. *Heloderma horridum*, also known as “escorpión”, is a venomous lizard species distinguished by its striking black and yellow coloration, particularly during the juvenile stage, that inhabits the tropical dry forests of western Mexico. At the present time, it has not been evaluated whether such distinctive coloration gives *H. horridum* an advantage to avoid predation. Using clay models, the incidence of attacks was compared between two treatments, models that replicate the juvenile’s coloration (black and yellow) and brown models (not present in *H. horridum* but used here as a control treatment) under different conditions. Besides the color, treatments of background (natural and white), layers (forest floor and trees) were applied, plus the environments in which the models were placed (upland and riparian). The models were inspected each day and the number of attacks to each part was written down. Significant differences were found regarding the color of the models and the type of habitat, besides a non-random distribution to incidence of attacks to different body parts. The results show that conspicuous coloration can be an effective strategy to avoid predation in juveniles of *H. horridum*, and that the incidence of attacks can vary according to the type of habitat, which allows us to elucidate some uncommon ecological aspects of the species.

I Introducción

1.1 Aposematismo

El aposematismo es una estrategia de señalización que disminuye la depredación donde una defensa primaria (la señal de advertencia) está asociada a una defensa secundaria (ser infructuoso para posibles atacantes) (Mappes, 2005; Ruxton *et al.*, 2019), es decir, advierte a los depredadores que es posible que la presa sea peligrosa (venenosa, agresiva), desagradable al comerla (tóxica) o simplemente difícil de atrapar (Marples *et al.*, 2005). Estas señales pueden ser desde las auditivas cómo el cascabel en las serpientes del género *Crotalus* (Greene, 1988), los colores conspicuos y contrastantes de ciertas orugas (Tullberg *et al.*, 2005), de las ranas de la familia dendrobatidae (Maan y Cummings, 2012), o de las serpientes coralillo (Brodie III, 1993).

Es de esperarse que el aposematismo se exprese en presas cuyas defensas no sean obvias, como un animal con glándulas de veneno y colmillos ocultos, mientras que lo inverso también sería cierto, como en el caso de un alacrán, que cuenta con un aguijón muy evidente y por lo tanto no es necesario que advierta su peligro (Caro y Ruxton, 2019).

Una ventaja de las señales visuales es que estas son inherentes a los individuos, es decir, siempre están presentes, por lo que la presa no necesita percatarse de la presencia del depredador para que la señal opere (Ruxton *et al.*, 2019).

Para que exista una comunicación visual eficiente, se espera que estas sean tan conspicuas como sea posible respecto al fondo visual (Endler, 1990), aunque el ser conspicuo y el ser críptico no son estrategias opuestas como se pudiera pensar y de

hecho pueden presentarse en conjunto y con estados intermedios de conspicuidad (Marshall, 2000; Tullberg *et al.*, 2005; Barnett *et al.*, 2016; Barnett *et al.*, 2017).

Los colores llamativos y altamente contrastantes podrían parecer contraproducentes, pues surge la pregunta de por qué un organismo quisiera ser visible ante posibles depredadores. Por mucho tiempo, el pensamiento dominante fue que la selección antiapostática, donde los organismos menos abundantes o raros (en función de su coloración en éste caso) son depredados más frecuentemente, sería un problema para la evolución inicial de morfos conspicuos (Lindström *et al.*, 2001). Sin embargo, se ha observado que los depredadores evitan presas y morfos con los que no tienen experiencia previa (Smith, 1977). Esta 'cautela' puede explicarse a través de dos mecanismos. Estos son, el conservadurismo en la dieta, donde los depredadores se alimentan solo de presas consumidas anteriormente a pesar de haberse familiarizado visualmente con otras (Marples y Kelly, 1999; Marples *et al.*, 2005; Mappes *et al.*, 2005) y la neofobia, que se expresa como un miedo hacia ciertas presas sin haber tenido experiencia anterior con éstas pero que puede ser cambiada en un periodo muy corto tras una única experiencia (Braveman y Jarvis, 1978; Marples y Kelly, 1999). Estos mecanismos pueden dar lugar a que una nueva variación en la coloración no sea eliminada de forma inmediata por los depredadores e incluso se fije en las poblaciones (Marples *et al.*, 2005).

Sin embargo, esta evitación inicial sólo sería beneficiosa mientras el morfo sea poco abundante en las poblaciones, pues la evitación en sí depende de ser un morfo raro (Marples y Kelly, 1999). Para que la coloración conspicua se vuelva más común en las poblaciones, esta debe aportar otros beneficios más allá de la neofobia y la indiferencia de los depredadores.

En este sentido, se ha visto que el aposematismo tiene otras formas de evitar la depredación, como agilizar el aprendizaje de los depredadores sobre el peligro de la presa a través de colores más contrastantes con el fondo (Gittleman y Harvey, 1980) y el volverse más distintivo respecto a otras presas reduce los errores de reconocimiento (ser confundidos con una presa más deseable) en depredadores experimentados (Guilford, 1986; Sheratt y Beatty, 2003).

Además de esto el aposematismo conlleva otras ventajas indirectas como la posibilidad de obtener recursos en tiempo y espacio que no es posible para otras especies por el riesgo a la depredación (Speed *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2003).

En resumen, el aposematismo trae beneficios directos al evitar la depredación de distintas formas. En depredadores inexpertos, genera un sesgo en el forrajeo (conservadurismo dietario) o provoca neofobia, mientras que el ser conspicuo hace más fácil para los depredadores aprender que una presa es infructuosa una vez que han llevado a cabo un ataque y, por otro lado, en depredadores experimentados el ser distintivo hace más fácil diferenciarlos de otras posibles presas más deseables.

Endler (1990) propone que las mediciones de conspicuidad, en este caso relacionado al aposematismo, deben ser medidas directamente por sus efectos conductuales y consecuencias en la adecuación, del mismo modo que Ruxton *et al.* (2019) plantean que para que una coloración sea considerada como aposemática el fenotipo debe estar asociado con una defensa secundaria y haber evolucionado como una señal, a manera de defensa primaria (principalmente de forma disuasiva) que altera la conducta de los depredadores y aumenta la supervivencia de la presa.

De esta forma, una de las predicciones que se puede tener sobre una presa con colores aparentemente relacionados al aposematismo, es que ésta experimenta menores tasas de depredación comparado con morfos u organismos no aposemáticos. Sin embargo, encontrar dicha variación de colores en la naturaleza y particularmente observar ataques en el hábitat natural es particularmente difícil. Es por ello que se recurre a la creación de modelos de materiales maleables, que conservan marcas de ataques previos, los cuáles posteriormente se pueden identificar, lo cuál se ha vuelto una estrategia popular para evaluar la depredación (Brodie III, 1993; Rangen *et al.*, 2000; Wüster *et al.*, 2004; Valkonen *et al.*, 2011).

1.2 *Heloderma horridum* (Helodermatidae)

1.2.1 Descripción de la especie

Heloderma horridum o “escorpión” es un lagarto venenoso de talla mediana (85~90 cm cuando adulto) que se distribuye en las selvas bajas y medianas del Pacífico mexicano en los estados de Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Estado de México, Morelos y Oaxaca (Beck, 2005; Reiserer *et al.*, 2013). *Heloderma* es uno de los pocos géneros de lagartos que es venenoso.

Esta especie cuenta con una densa cobertura de osteodermos que le dan el nombre al género (Figura 1). Iacoviello *et al.* (2020) demostraron en *Heloderma suspectum* (especie del desierto de Sonora conocida como monstruo de Gila) que los osteodermos son de gran dureza y con características físicas que le permiten resistir a fuerzas externas. Notablemente los osteodermos se encuentran cubriendo las partes

expuestas de su cuerpo, cubriendo la parte dorsal y las extremidades, pero ausentes en la parte ventral del tronco (Bogert y Martín del Campo, 1956).



Figura 1. Vistas anteriores y posteriores de dos individuos adultos de *H. horridum* encontrados en la estación de Biología de Chamela en la costa de Jalisco. Nótese las grandes garras que usan al escalar y la densa cobertura de osteodermos con que cuenta la especie, especialmente en la cabeza. Como se puede notar, los patrones en negro con amarillo se rompen en individuos de mayor tamaño volviéndose menos uniformes respecto a las franjas observadas en juveniles, y además los individuos adultos pueden tomar un color cercano al café.

De movimientos lentos, los escorpiones suelen desplazarse poco, prefiriendo estar ocultos en refugios la mayor parte del tiempo. La especie es crepuscular y de hábitos semiarbóreos, habiendo sido observada trepando hasta 7 m. Además, tiene un

interesante patrón de actividad a lo largo del año, con un pico de actividad en el mes de mayo, periodo con elevadas temperaturas en el cuál aún no llegan las lluvias y la cobertura de la vegetación para esconderse es muy escasa, lo cual expone a especies de lagartos a la depredación (Lister y García, 1992; García *et al.*, 2010).

Como depredador de nidos, su dieta consiste principalmente en crías de pequeños mamíferos y aves, además de huevos tanto de aves como de otros lagartos como iguanas (principalmente *Ctenosaura pectinata*). Encontrar nidos es una actividad complicada pues los padres suelen esforzarse en ocultar a sus crías, lo cual se complica aún más considerando los ambientes estacionales en los que se distribuye. Para lidiar con la dificultad de encontrar presas los helodermas se valen de un agudo sistema quimiosensorial, moviendo rápidamente la lengua para obtener información química a través del órgano vomeronasal, similar a como se observa en serpientes y varánidos (Beck, 2005). Este método les permite no solo encontrar posibles presas con precisión, si no también detectar posibles depredadores en las cercanías (Balderas-Valdivia y Ramírez-Bautista, 2005).

Se han observado directamente a individuos de serpientes de talla grande como *Boa sigma* y *Drymarchon melanurus* alimentarse de *H. horridum*, y posiblemente sea depredado por otras serpientes como *Crotalus basiliscus* (Balderas-Valdivia y Ramírez Bautista, 2005), además se sospecha que podría ser depredado por algunos mamíferos grandes como ocelotes y pumas (comunicación personal del Dr. Daniel Beck). Sin embargo, poco se conoce sobre sus depredadores, en especial en sus primeros años de vida cuando son más vulnerables y posiblemente tengan otros depredadores. Pero se sospecha de otros vertebrados que atacan a reptiles en varias etapas de vida como caracaras, halcones, buitres con los que la especie es simpátrica (Ernst y Ernst,

2011).

1.2.2 Sistema de veneno

Los helodermas cuentan con un sistema especializado para administrar el veneno a través de su mordida, que si bien, no es tan complejo como el de algunas serpientes venenosas como las vipéridas, cuenta con grandes glándulas de veneno y ranuras profundas en sus dientes (Bogert y Martín del Campo, 1956).

A diferencia de otros reptiles venenosos, las glándulas de veneno se encuentran en la mandíbula inferior y el veneno fluye por capilaridad cuando muerde de forma sostenida a sus presas o depredadores. La mordedura y el veneno, aunque muy dolorosos, no tienen reportes fiables de muertes en humanos (Beck, 2005; Bogert y Martín del Campo, 1956), y el uso de su veneno es aún tema de debate, pues a pesar de que el veneno tiene características consistentes para la depredación (matar a sus presas) (Koludarov *et al.*, 2014), esta especie es en principio una depredadora de nidos, siendo su principal alimento huevos, volantones de aves y crías de mamíferos. Es por esto que se especula que la administración de veneno probablemente no es esencial en la depredación (Koludarov *et al.*, 2014) y que funge como defensa contra depredadores.

1.2.3 Coloración

La especie cuenta con una singular coloración que ha sido catalogada como críptica (Bogert y Martín del Campo, 1956), aposemática (Miranda *et al.*, 2022; Clark *et al.*, 2017) o ambas (Beck, 2005). La coloración consiste en un fondo negro con puntos

y franjas muy marcadas color amarillo en neonatos y juveniles (Figura 2), que generalmente se van rompiendo en patrones de puntos más dispersos conforme crecen (Figura 1), eventualmente perdiéndose o haciéndose menos notable en los individuos de mayor talla (Reiserer *et al.*, 2013).

Estos contrastantes colores (negros con amarillo) son usualmente asociados con el aposematismo (Stevens y Ruxton, 2012) pues son semejantes a los que se observan en otras especies venenosas o tóxicas que se han demostrado como aposemáticas como salamandras (Caspers *et al.*, 2020), abejas (Plowright y Owen, 1980), ranas de la familia Dendrobatidae (Maan y Cummings, 2012), y se plantea que el dominio de estos colores dentro de especies aposemáticas es debido a diversos factores como el contraste que proveen contra los fondos en los que se encuentran los organismos, su resistencia a las sombra y a los cambios de iluminación, su contraste cromático y lumínico, la posibilidad de un camuflaje a la distancia donde los colores se ‘mezclen’ o que estos colores sean distintivos a los de especies más deseables (Stevens y Ruxton, 2012). Todo esto permite pensar que la coloración cumple con una función aposemática en *H. horridum*.

Siguiendo los criterios de Ruxton *et al.* (2019) y Endler (1990) para determinar aposematismo, *Heloderma horridum* cuenta con una defensa secundaria (su veneno), por lo que queda probar que la coloración funciona como señal y altera la conducta de posibles depredadores de forma que aumenta la supervivencia de la presa. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue determinar si la coloración de *H. horridum* le confiere una ventaja frente a depredadores visuales, a través de una disminución en la tasa de depredación.



Figura 2: Individuo neonato-juvenil encontrado dentro de la Estación de Biología de Chamela. Nótese el aún pequeño tamaño de los osteodermos en general y el color marcadamente más oscuro, con las contrastantes franjas y puntos amarillos antes de 'romperse'. Fotografías por Eli Maya.

II Objetivos

General

- Identificar si la coloración de individuos juveniles de *Heloderma horridum* les confiere una ventaja frente a depredadores avianos a través de una disminución en la incidencia de ataque.

Específicos

- Determinar si el uso de distintos estratos por la especie tiene un efecto sobre la incidencia de ataques.
- Determinar si los usos de hábitat de la especie tienen un efecto sobre su depredación.
- Determinar si las partes del cuerpo son atacadas de manera no aleatoria por depredadores avianos.
- Determinar si algunas de las características físicas y ecológicas de *H. horridum* cómo los osteodermos en la cabeza, y sus hábitos de depredador de nidos pueden ser mejor entendidas por medio de los resultados.

III Materiales y métodos

3.1 Creación de los modelos

Para obtener las réplicas con el mayor parecido posible a los individuos juveniles de *Heloderma horridum*, se diseñó un modelo por computadora de un individuo juvenil. El modelo posee una longitud del hocico a la cloaca de 13 cm, y una cola de 9 cm de longitud, tamaño que representa el de un individuo entre neonato y los primeros dos años de vida (Beck, 2005). El modelo fue posicionado con una forma curva similar a una letra C, semejante a cómo se observa en los helodermas al caminar (Figura 2). Además, el modelo simula los aún pequeños osteodermos presentes en la piel de los individuos juveniles.

Se utilizó una impresora 3D modelo Form 2 de FormLabs con resina fotopolimérica gris para obtener una versión física del modelo a la cual se le limaron imperfecciones (Figura 3). Este modelo fue utilizado como positivo para la creación de moldes (el negativo) hechos de silicona (Figura 3). Estudios anteriores sobre aposematismo se han limitado a animales con formas simples como las serpientes y las orugas que pueden ser hechos con facilidad a mano, y para lograr formas más complejas se valen de animales muertos para crear moldes. Sin embargo, el método aquí presentado permite mantener la forma de los individuos vivos, posicionar con mayor exactitud e incluso abre la posibilidad de modificar a placer otras características para experimentar. Se eligió la creación de moldes de una sola cara para no complicar el proceso de extracción de estos y facilitar su colocación en campo. Esto significó una pérdida de detalle en las patas, pero no afectó de manera sustancial la forma de los

modelos. El uso de moldes aseguró que todas las réplicas tuvieran exactamente la misma forma y tamaño.



Figura 3. Modelo impreso en 3D de *Heloderma horridum* y un molde de silicona obtenido a partir de este.

Posteriormente, se derritió arcilla de escultor sin azufre para modelar (marca Isemarf) a 95°C aproximadamente, la cual fue vertida en los moldes. Se dejó reposar el molde con la arcilla líquida por 40 minutos hasta que esta solidificó y enfrió para repetir el proceso. La mitad de los modelos permaneció con el color original marrón de la arcilla y únicamente se le añadieron dos puntos negros con marcador a manera de ojos (morfo marrón) (Figura 4), mientras que la otra mitad fue pintada con aerosol negro mate no tóxico y libre de plomo. Una vez seca la capa de aerosol, se le añadieron detalles en amarillo con pintura base agua a los modelos negros para semejar los patrones

observados en un *Heloderma horridum* juvenil, siguiendo a Beck (2005) y Reiserer *et al.* (2013) dando como resultado el morfo conspicuo (Figura 4). Se añadió laca para cabello a los modelos para evitar que se derritieran con el calor, y también se roció repelente de insectos para evitar marcas por estos y salsa de chile habanero para ahuyentar a mamíferos, ya que, en general, el uso de modelos maleables no es apto para evaluar ataques por mamíferos y estos pueden generar marcas indeseadas (Rangen *et al.*, 2000), y la capsaicina (sustancia que produce el picor en los chiles) no tiene efecto sobre las aves (Tewksbury y Nabhan, 2001).

3.2 Zona de estudio

El estudio se realizó en 2019 y 2020 cerca del inicio del otoño en la Estación de Biología Chamela, dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. Ubicada en la costa del Pacífico Mexicano, en el estado de Jalisco dentro del municipio de La Huerta (19°22'–19°35' N, 104°56'–105°03' O). En 2019 se realizó el estudio del 18 de septiembre al 18 de octubre y en 2020 del 5 de octubre al 12 de noviembre.

La vegetación predominante dentro de la estación de Biología Chamela es el bosque tropical seco, y el clima es de tipo cálido subhúmedo (Aw) según la clasificación de Köppen, donde destaca una marcada estacionalidad. La temperatura promedio anual es de 22.1°C y la precipitación anual es de 800 mm en promedio, pero con una alta varianza (RUOA). En esta reserva existe una alta diversidad de plantas y muchos endemismos. Este tipo de bosque es amenazado en todo el mundo por actividades antrópicas, cómo la agricultura y la ganadería.

Los meses secos se presentan generalmente entre noviembre y junio, mientras que las lluvias se suelen dar entre julio y octubre, aproximadamente. Septiembre es el mes que concentra la mayor cantidad de lluvia (Maass *et al.*, 2018), por lo que una vez finalizado éste periodo se encuentra el máximo de lluvias, con la mayor cobertura foliar (Parker *et al.*, 2018).

Se eligió colocar los modelos dentro de los caminos de la Estación de Biología Chamela para facilitar su colocación y revisión (Figura 5). Se eligieron dos sitios dentro de la estación, separados por alrededor de 1.7 km, mismos que fueron usados en ambos años de forma no simultánea. Se eligieron ambos sitios ya que cubren diferentes proporciones de selva baja y mediana, siendo el primer sitio dominado por colinas (selva baja) y el segundo dominado por la cercanía a los arroyos (selva mediana), por lo cuál se añaden las variables del ambiente, (selva baja y selva mediana). En conjunto, la proporción de modelos dentro de la selva mediana y dentro de la selva baja es muy cercana a una división 50/50. Con la colocación de modelos (véase abajo) el trayecto con modelos en cada sitio es de aproximadamente 1.9 km, por lo que se logró a cubrir porciones considerables de selva baja y mediana con diferentes características de pendiente, cobertura vegetal, orientación, cercanía a arroyos, etc.

Es de recalcar que el primer año de muestreo tuvo considerablemente más lluvia que el segundo, tanto en total cómo particularmente durante el muestreo, con 271 mm de lluvia durante el muestreo en 2019 comparado con solo 13 mm de lluvia en 2020 (RUOA).

3.3 Colocación de los modelos

Un total de 160 réplicas fueron colocadas en los sitios previamente seleccionados. En la Figura 4 se pueden observar diferentes variaciones de éstas y su colocación en campo. Como se mencionó anteriormente, la mitad de las réplicas presentaban una coloración negro y amarillo (morfo conspicuo), y la otra mitad fue color marrón (morfo marrón). Para representar las características semi arbóreas de la especie, se colocaron la mitad de las réplicas sobre tablas de contrachapado, asegurándolas con clavos de aluminio y posicionándolas con la menor inclinación posible sobre ramas de los árboles encontrados en los senderos a una altura de entre 1.50 m y 1.80 m. La otra mitad de las réplicas fueron colocadas en el suelo. Por otro lado, la mitad de las réplicas fueron posicionadas sobre un fondo blanco para que estas sean un objetivo visible para depredadores y asegurarse que, de obtener menos ataques en alguna coloración, esto no se deba a un efecto críptico del modelo con el entorno inmediato.

Por lo tanto, se tienen tres factores manipulados directamente (además del factor ambiente dependiente de dónde se colocaron): color (marrón o negro y amarillo), estrato (suelo o arbóreo) y fondo (natural o blanco). Estos factores dan un total de 8 combinaciones posibles que fueron colocadas siempre en el siguiente orden (20 veces para el total de 160), repitiéndose: color negro y amarillo sobre árbol en fondo blanco (NAB), color marrón sobre árbol en fondo natural (MAN), color negro y amarillo sobre el suelo en fondo blanco (NSB), color marrón sobre el suelo en fondo natural (MSN), color negro y amarillo sobre árbol en fondo natural (NAN), color marrón sobre árbol en fondo blanco (MAB), color negro y amarillo sobre el suelo en fondo natural (NSN) y color marrón sobre el suelo en fondo blanco (MSB). (Figura 4).



Figura 4: Modelos posicionados en campo con diferentes variaciones en color (morfo marrón y conspicuo en negro con amarillo), fondos (natural y blanco) y estratos (árbol y suelo). Como se puede notar, los modelos conservan la forma en C semejante a cómo se observa naturalmente en la especie (Figura 2) y el relieve con osteodermos. Arriba, ambos morfos están posicionados en campo en un fondo natural. En medio, a la izquierda, un morfo conspicuo en un árbol con fondo natural; a la derecha un morfo marrón en un árbol con fondo blanco. Abajo, a la izquierda, un morfo marrón, sobre un

árbol en fondo natural; a la derecha, un morfo conspicuo en el suelo con un fondo blanco.

Las 160 réplicas fueron colocadas en un sitio a la vez, siendo los mismos dos sitios en los dos años. Los sitios están separados por aproximadamente 1.7 kilómetros y se dejaron los modelos dos semanas en cada uno (Figura 5). Durante el primer año y en el primer sitio, las réplicas se colocaron del 18 de septiembre al 3 de octubre del 2019 y en el segundo sitio, del 5 al 18 de octubre. Durante el segundo año, las réplicas se colocaron del 11 al 27 de octubre en el primer sitio, y del 28 de octubre al 12 de noviembre en el segundo sitio. Para su colocación, se siguieron los senderos de la estación y se colocó una réplica cada 12 m aproximadamente en el orden recién mencionado y evitando que estuvieran cubiertas por vegetación. Si el sendero atravesaba un arroyo o algún otro accidente geológico que impida el paso o no permita colocar réplicas, se regresó a la bifurcación más próxima y se continuó por ella, o se continuó hasta encontrar nuevamente un transecto adecuado.

Adicionalmente, cinco cámaras trampa marca Cuddeback, fueron colocadas cada vez que se colocaban los modelos o se cambiaba de sitio para intentar capturar en fotografía o video los posibles ataques a las réplicas (Figura 6). Estas cámaras fueron programadas para capturar fotos y vídeos cuando sus sensores infrarrojos se activasen.



Figura 5: En rojo, el primer sitio dónde se colocaron los modelos y en azul el segundo sitio. La imagen muestra territorio dentro de la estación de biología en la temporada de secas, por lo que se puede notar la diferencia entre los sitios de selva baja (ya secos) y los de selva mediana (con tonos verde obscuro, que mantienen su cobertura a lo largo del año). Nótese cómo el primer sitio está dominado por selva baja mientras el segundo lo está por selva mediana.



Figura 6. Modelo NAN colocado frente a una cámara (arriba a la izquierda) con la intención de capturar posibles ataques.

3.4 Revisión de los modelos

Todos los días se revisaron las réplicas comenzando aproximadamente a las 8:45 a.m. Se buscaron marcas de posibles depredadores en las réplicas y se determinó si el ataque fue causado por un ave o por un mamífero, siguiendo a Brodie (1993) y Valkonen *et al.* (2011). Se buscaron todas las réplicas que no se encontraron en el lugar en el que fueron colocadas. En caso de no encontrarse, se consideraron como un ataque de ave de presa considerando la fuerza necesaria para mover a una réplica y siguiendo a Valkonen *et al.* (2011). Se tomó nota de las partes del cuerpo en las que ocurrieron

los ataques (cabeza, tronco, patas o cola), del tipo de atacante identificado y de cuántas marcas había en cada zona. También se tomaron fotografías de las marcas. Una vez finalizada la revisión, se sustituyó por una réplica correspondiente sin marcas. Siguiendo estudios pasados (Brodie, 1993; Wüster *et al.*, 2004; Valkonen *et al.*, 2011;), una réplica con múltiples marcas se consideró como un solo evento de ataque, pues estas marcas generalmente están concentradas en una sola zona y corresponden a un solo tipo de atacante (aves o mamíferos).

No fue posible revisar las réplicas durante el 19 y 20 de septiembre de 2019 por el paso del huracán Lorena, ni del 1 al 3 de noviembre de 2020 por problemas de transporte hacia la zona de estudio.



Figura 7. Múltiples ataques de aves. Nótese el patrón disperso que suelen tener estos, con pocas marcas paralelas y ocasionalmente algunos puntos.



Figura 8. Múltiples ataques de mamíferos. Nótese las marcas paralelas que suelen dejar los dientes o el patrón espaciado de forma consistente de estos.

3.5 Proporciones volumétricas y partes atacadas

Se calculó el volumen de los modelos y la proporción volumétrica de cada una de las partes (cabeza, tronco, patas y cola) a través de pesarlos en una balanza de laboratorio y de conocer la densidad de la arcilla de escultor. El volumen de las patas fue sumado en uno solo para los análisis (Figura 15).

Se calculó la incidencia de ataques en las diferentes partes del cuerpo de dos formas distintas para ambos morfos:

La primera, de forma binomial cada vez que se tenía una o varias marcas en una zona se consideraba como un ataque a esa zona sin importar el número de marcas en esa zona (por ejemplo, 5 marcas en el tronco se consideraban como un ataque a esa zona, al igual que 1 marca en el tronco) o si existían marcas además de las presentadas en esa zona (por ejemplo 3 marcas en el tronco y 2 en la cola se consideran como un ataque al tronco y uno a la cola). Esto permite saber del total de eventos de ataque, cuántos causaron por lo menos una marca en cada parte. Este no es un escenario suma cero (Figura 14).

Para la segunda forma, se calculó del total de marcas cuántas incidieron en cada parte, lo cual permite comparar la densidad de ataques en cada zona con su proporción volumétrica. (por ejemplo, en este caso, 3 marcas en el tronco y 2 en la cola son consideradas como tal y la suma de todas estas por parte se divide entre el total). Este es un escenario suma cero (Figura 15).

3.6 Análisis estadístico

Se realizaron pruebas de χ^2 cuadrada en el lenguaje de programación R (función "chisq") para analizar si los ataques en modelos se distribuyeron de forma aleatoria o de forma diferenciada hacia las coloraciones utilizadas (conspicua y marrón). Se llevó a cabo la misma prueba para determinar si los estratos (árbol o suelo), los fondos (blanco o natural) y los ambientes (selva baja y selva mediana) tienen un efecto en la proporción de ataques. Las pruebas se realizaron con el total de los datos (los dos años de muestreo) y por año. Para determinar si los ataques a las partes del cuerpo se distribuyeron de forma aleatoria o hacia algún apéndice en específico, también se realizó un análisis de χ^2 cuadrada. Para este análisis se comparó la cantidad de ataques que recibió cada parte con la proporción volumétrica en los modelos. Estos se llevaron a cabo con la suma de todos los ataques en ambos morfos e individualmente por morfo.

Adicionalmente, debido al número de pruebas de χ^2 cuadrada, se realizaron correcciones de Bonferroni para reducir la posibilidad de caer en un error de tipo 1. Las correcciones se llevaron a cabo para los tratamientos de la colocación de los modelos (color, estrato, ambiente, fondo) y para las comparaciones volumétricas en cada una de las partes (cabeza, torso, patas, cola) con los diferentes morfos (café, conspicuo y sumados) por separado. Para ambos casos el α fue de 0.004.

IV Resultados

4.1 Resultados generales

Durante el primer año se lograron observar cuatro individuos de *H. horridum* dentro de los sitios donde se colocaron las réplicas y durante el segundo año se observó uno, lo cual indica que los sitios seleccionados son potencialmente utilizados de forma natural por la especie estudiada.

El muestreo tuvo una duración total de 57 días usando las 160 réplicas, obteniendo un total de 9120 observaciones. Aquellos modelos con marcas que no pudieron ser identificadas como de mamífero o ave, o aquellos con marcas de otros animales (insectos) se dejaron fuera de los análisis (alrededor de 30). Esto nos deja con un total de 392 marcas de ataques que se pudieron identificar como de mamífero o ave. Se registraron 181 ataques de mamíferos y 211 ataques de aves (Figura 9). Se tuvo una única observación de un modelo con marcas tanto de mamífero como de ave.

El número total de ataques de aves fue mayor durante el primer año, para el caso de ataques de mamíferos, el segundo año fue donde se obtuvieron más observaciones (Figura 9). Notablemente, durante el segundo año y en el segundo sitio se acumuló una cantidad muy considerable de ataques de mamíferos (Figura 13).

4.2 Ataques por aves

Como se puede notar en la Figura 10 (con ataques de ave) y en la Figura 11 (con ataques por mamíferos), los primeros sí son selectivos en cuanto a cuál morfo atacan mientras que los segundos no lo son. Debido a que las aves son depredadores visuales y que

los métodos utilizados no fueron aptos para evaluar ataques de mamíferos (Rangen *et al.* 2000), los resultados de aves fueron los de mayor interés para el estudio.

Los modelos conspicuos recibieron menos ataques de ave que los modelos marrones en total y en ambos años ($P < 0.0001$) (Figura 10). Los tratamientos de estrato (árbol y suelo), fondo (natural y blanco) y ambiente (selva mediana y baja) no tuvieron diferencias significativas a pesar de que hubo una tendencia en el segundo año para diferencias en ambiente ($P = 0.024$) y estrato ($P = 0.055$) y al fondo combinando ambos años ($P = 0.063$).

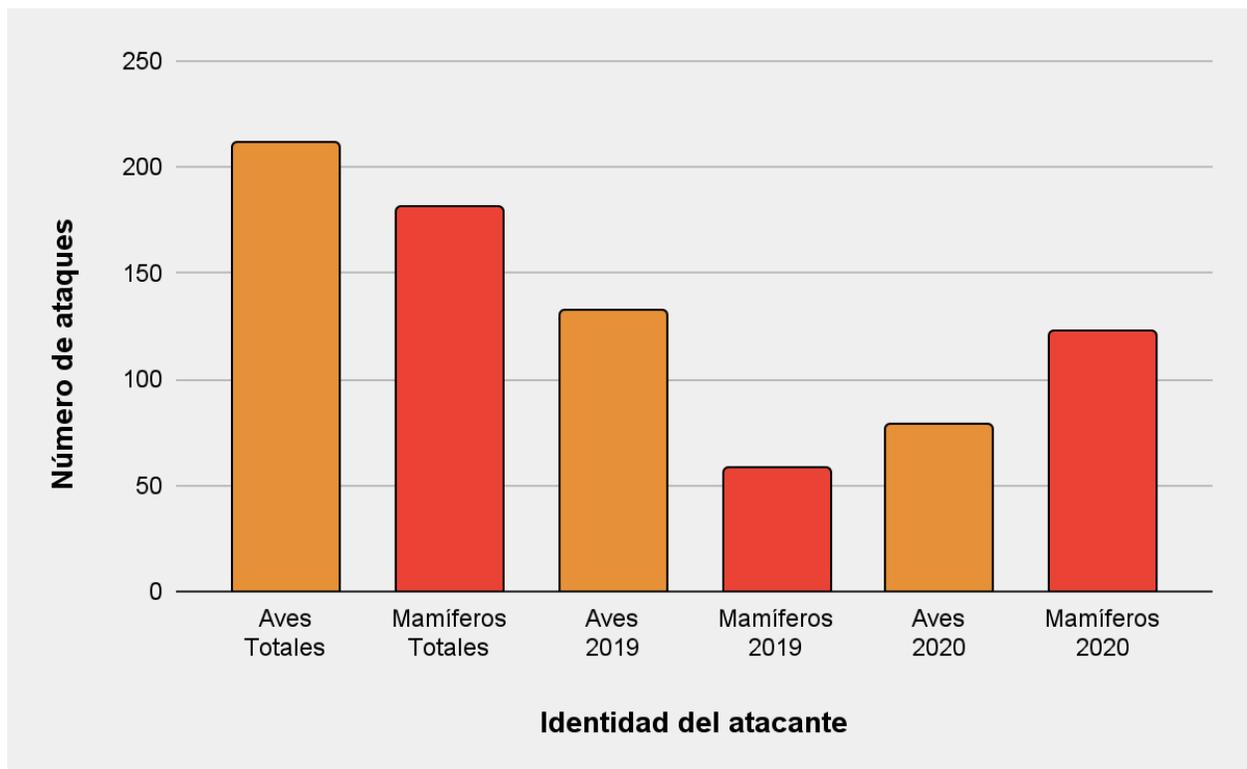


Figura 9. Número total de ataques por grupo en cada año.

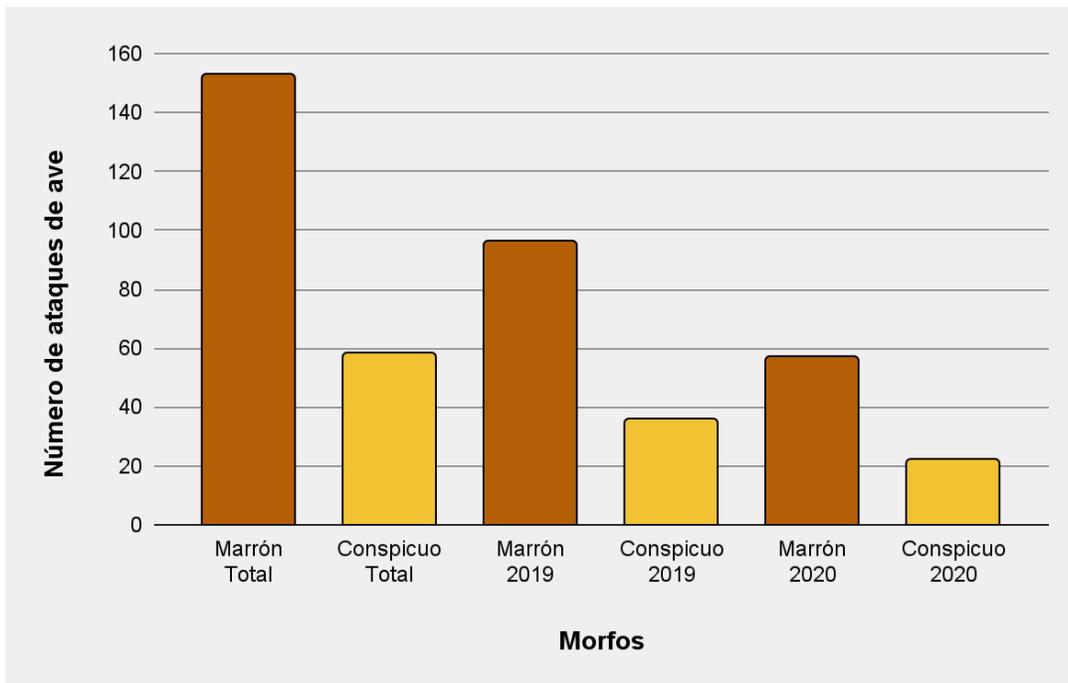


Figura 10. Número de ataques de ave por morfo totales y por año. Las diferencias entre los morfos fueron significativas en todos los casos ($P < 0.0001$).

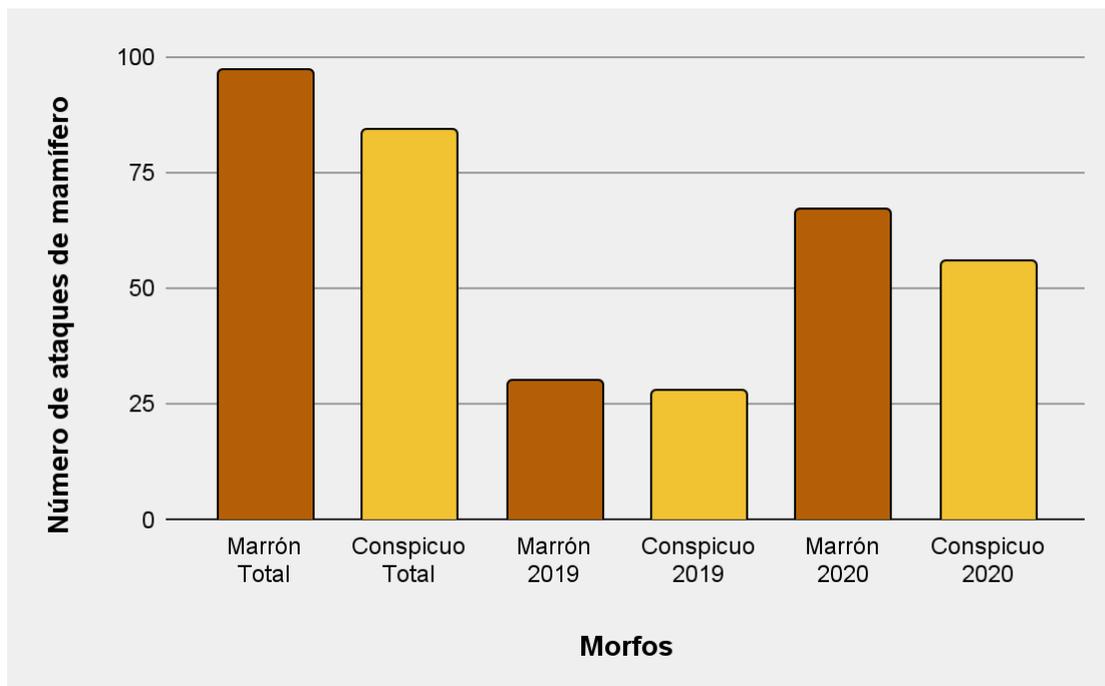


Figura 11. Ataques de mamíferos por morfo totales y por año, nótese el incremento en el número de ataques en 2020. Las diferencias no fueron significativas en ninguno de los casos.

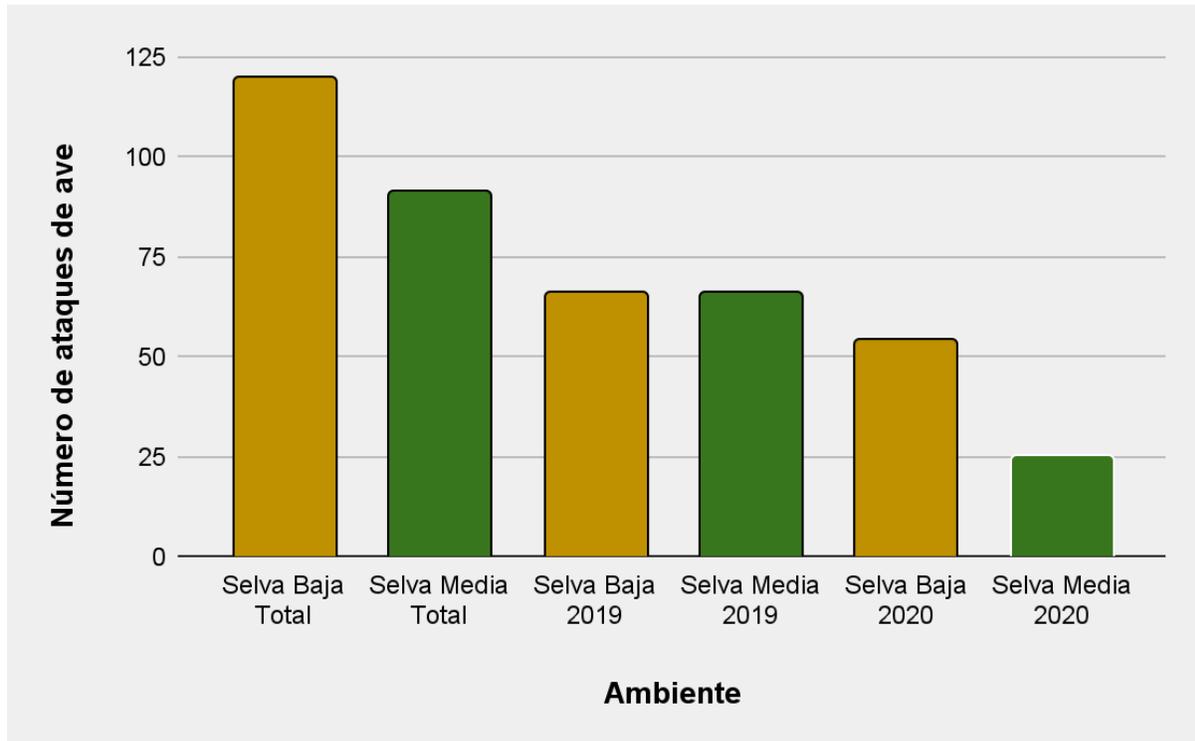


Figura 12. Número de ataques de ave por ambiente totales y por año. A pesar de la tendencia en el segundo año a un mayor número de ataques en la selva baja ($P=0.02486$), las diferencias significativas no se mantienen tras aplicar la corrección de Bonferroni.

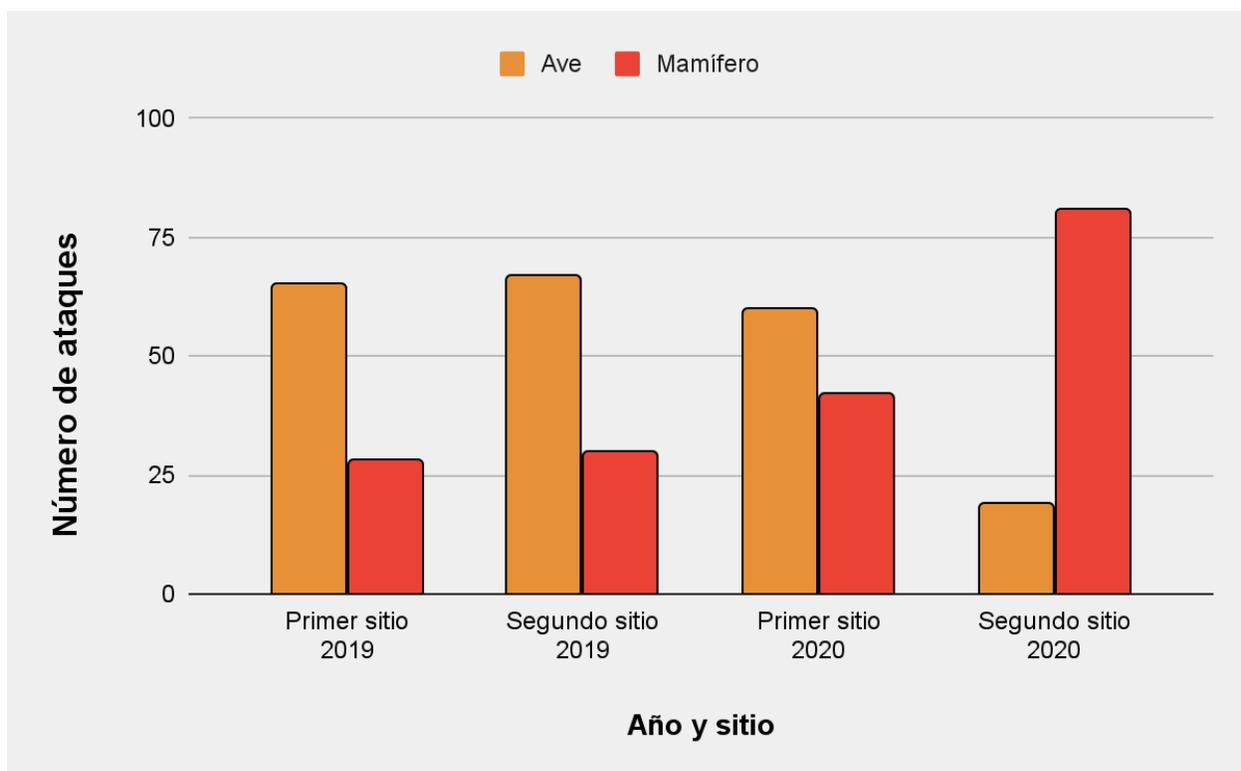


Figura 13. Ataques por tipo de atacante (ave o mamífero) y por sitio en cada uno de los años. De forma muy notable, el segundo sitio en el segundo año concentró una gran cantidad de ataques de mamíferos a pesar de las medidas para repelerlos.

4.3 Partes del cuerpo atacadas

La Figura 14 resume los resultados de las partes del cuerpo atacadas, mostrando el número de eventos de ataque que causaron por lo menos una marca en una parte por morfo. Dentro de los modelos atacados por aves, el morfo conspicuo fue atacado de la siguiente manera: el 51.7% presentaron ataques a la cabeza, 46.5% al tronco, 34.4% a las patas y 17.2% a la cola. Dentro de los modelos marrones el 22.2% presentaron ataques a la cabeza (29.5% menos), 42.4% al tronco (12.1% menos), 44.7% a las patas (9.7% más) y 24.8% a la cola (6.4% más).

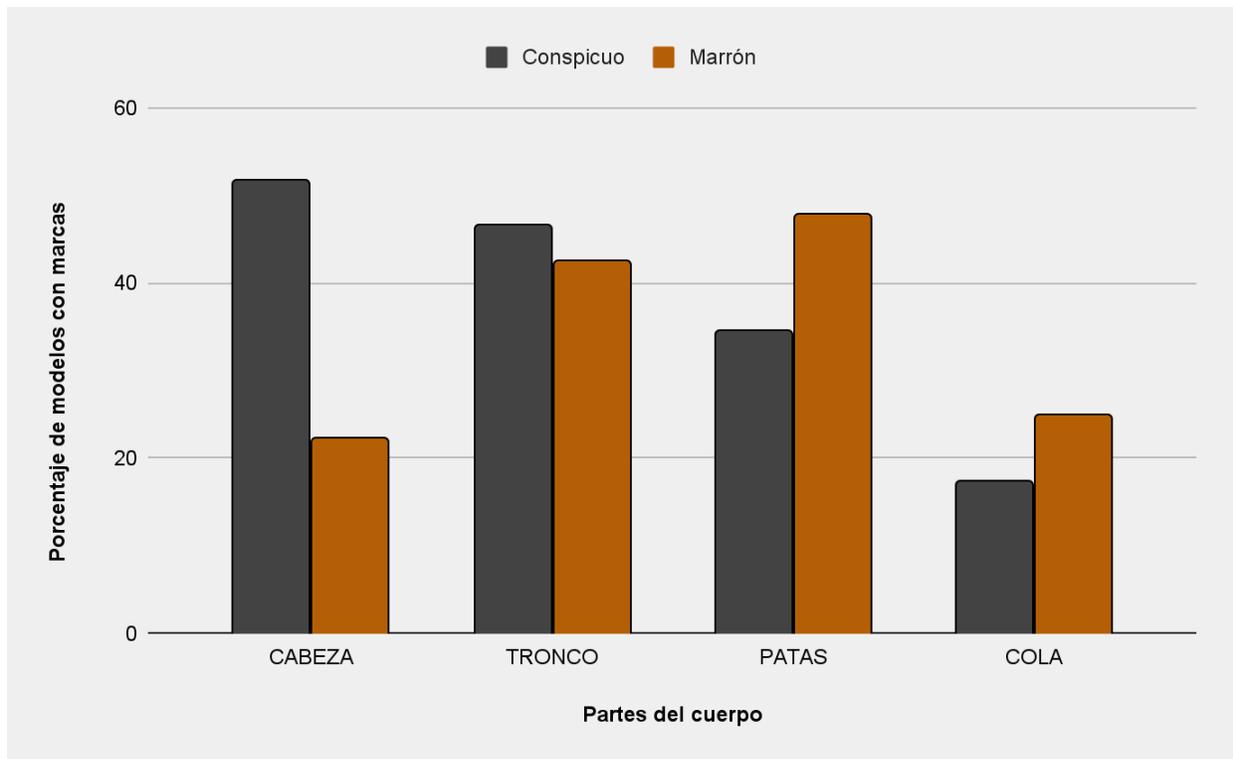


Figura 14. Porcentaje del total de modelos atacados por morfo con al menos un ataque en cada parte. Nótese que este no es un escenario de suma cero.

4.4 Partes atacadas contra su proporción volumétrica

El resumen de la proporción de partes atacadas puede ser visto en la Figura 15. Dentro de los resultados significativos, la cabeza obtuvo más ataques que su proporción volumétrica en los modelos marrón ($P=0.002$) y conspicuos ($P<0.0001$) al igual que el tronco obtuvo menos en todos los casos ($P<0.0001$). Las patas obtuvieron más ataques que su proporción volumétrica cuando se considera la combinación sumatoria de morfos ($P<0.0001$) y en los modelos marrón ($P<0.0001$), no así cuando sólo toma en cuenta los ataques al morfo conspicuo ($P=0.08$). Finalmente, en el morfo conspicuo se obtuvieron significativamente menos ataques en la cola respecto a la proporción volumétrica ($P<0.001$).

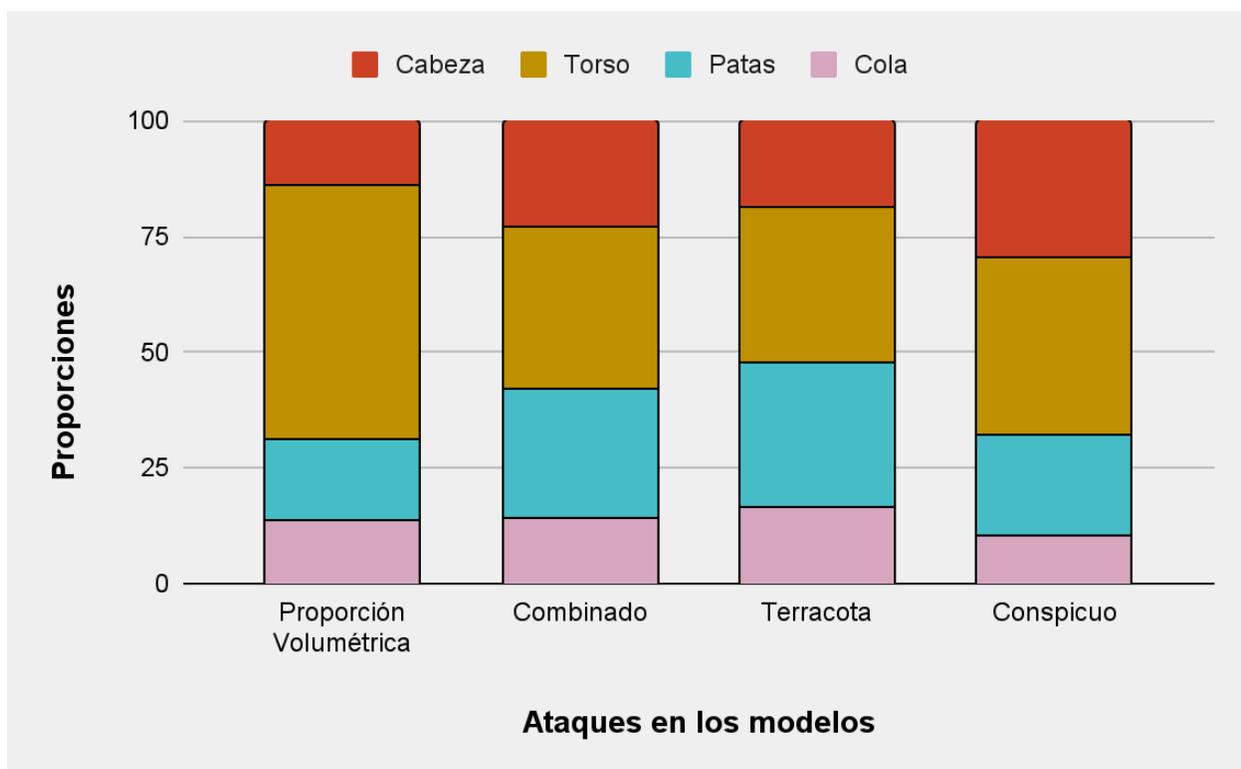


Figura 15. Comparación de la proporción de ataques a las diferentes regiones de los modelos (cabeza, tronco, patas, cola) con la proporción volumétrica de dichas regiones.

4.5 Consideraciones sobre los modelos desaparecidos

Ya que en 2019 durante el paso del huracán Lorena (17 al 22 de septiembre) y la tormenta tropical Narda (28 de septiembre al 1 de octubre) no se observaron caídas de modelos ni desplazamiento de los mismos a pesar de los fuertes vientos y lluvias (solo se observó el desplazamiento de 5 réplicas producto de la repentina aparición de arroyos donde estaban colocados tras la gran cantidad de lluvias durante el huracán Lorena), es razonable pensar que se necesita de una fuerza considerable e intención para que un modelo sea desplazado o arrancado de su sitio.

4.6 Cámaras

Como se mencionó anteriormente, esta metodología no se considera adecuada para evaluar ataques de mamíferos (Rangen *et al.*, 2000), pero las cámaras fueron capaces de captar a mamíferos acercándose a los modelos e incluso interactuando con ellos. Entre los mamíferos que se captaron en la zona están coyotes y ratones que interactuaron con los modelos a través de olerlos, voltearlos o morderlos, además de ocelotes y venados que pasaban por la zona. De estos solo los coyotes y ocelotes podrían ser considerados como depredadores potenciales de *H. horridum*, aunque no necesariamente se les vio atacando los modelos. Algunas aves fueron captadas por las cámaras, pero ningún ataque de aves fue captado por éstas, a pesar de que se registraron ataques de ave en algunos de los modelos que eran monitoreados por estas.

V Discusión

5.1 Diferencias en la tasa de ataques de los morfos

El morfo conspicuo recibió menos ataques que el morfo marrón ($P < 0.0001$). Esto es consistente con la hipótesis de que la función de la coloración en *H. horridum* es aposemática y marca la primera vez que se demuestra aposematismo dentro de un lagarto, lo cual es relativamente raro (Miranda *et al.*, 2022). Este resultado es consistente con las conclusiones a las que se llegó con diversos organismos venenosos o tóxicos como serpientes coralillo (Brodie III, 1993; Buasso *et al.*, 2006), vipéridos (Wüster *et al.*, 2004; Niskanen y Mappes, 2005; Valkonen *et al.*, 2011) y salamandras (Kuchta, 2005).

5.2 Consideraciones sobre la percepción de los atacantes a los modelos

La distribución no aleatoria de los ataques (Figura 15) apunta a que las aves percibieron a los modelos como presas potenciales.

Es necesario considerar también que posiblemente algunos de los ataques no estaban destinados a la depredación, ya que *H. horridum* es una especie depredadora de nidos (Beck, 2005), cabe la posibilidad de que algunos de los ataques fueran resultado de que los atacantes percibieran los modelos como una amenaza a sus crías o huevos, o incluso a sí mismos. No obstante, sea que los ataques estuvieran dirigidos a depredación o a la defensa, los resultados apuntan a que la coloración de *H. horridum* reduce la incidencia de ataques a través del aposematismo.

Por otro lado, también es necesario considerar que los atacantes focales de este estudio, las aves, poseen una visión tetracromática, alcanzando el ultravioleta (Cuthill *et al.*, 2000), es decir, son capaces de ver colores más allá del espectro visible para los

humanos, por lo que es posible que los modelos e individuos vivos de *H. horridum* presenten diferencias en su coloración, las cuales sean imperceptibles para los humanos. Pese a esto, se ha visto que los patrones que parecen vistosos para humanos también los son para aves (Vorobyev *et al.*, 2000) y que las señales en el espectro ultravioleta por sí mismas no son efectivas como señales aposemáticas (Lyytinen *et al.*, 2001) y se ha visto experimentalmente en polillas que estas son incluso más depredadas durante el día cuando reflejan dentro del espectro ultravioleta (Lyytinen *et al.*, 2004), por lo que la ausencia de estas señales posiblemente no tiene un impacto para los objetivos de este estudio.

5.3 Consideraciones sobre las otras variables

5.3.1 Fondos

La conservación de las diferencias en la proporción de ataques entre morfos aún considerando a los diferentes fondos da robustez a que dicha diferencia no es ocasionada por crisis, pues siendo los modelos muy visibles o no para los depredadores, las diferencias se mantienen.

5.3.2 Estratos

La conservación de la diferencia aún dentro de los diferentes estratos (suelo y árboles) sugiere que los hábitos semiarbóreos de *H. horridum* no le confieren una ventaja para evitar depredadores. Sin embargo, es necesario considerar que el presente estudio se realizó únicamente durante la temporada de lluvias, por lo que es posible que la gran estacionalidad de los bosques tropicales secos, en particular, los cambios en la cobertura foliar tengan un impacto sobre la depredación en distintos estratos (y posiblemente en los diferentes ambientes de selva mediana y selva baja por los mismos motivos)

ya que notablemente, múltiples especies de lagartos encontrados en el mismo sitio de estudio como *Anolis nebulosus*, *Sceloporus melanorhinus* y *Sceloporus uniformis* muestran una menor actividad en los árboles y también sitios de percha más bajos durante la temporada seca como una posible estrategia para evitar depredadores (García *et al.*, 2010; Lister y García, 1992). Aún considerando esto, posiblemente la proporción de ataques a los diferentes morfos se mantenga y sea únicamente el total de ataques lo que cambie. También es de notar que se sabe que *H.horridum* trepa hasta 7 metros de altura(aunque no necesariamente los juveniles) (Beck, 2005), por lo que es posible que las alturas a las que se colocaron los modelos no hayan sido suficientes para cubrir toda la variación de alturas a las que se puede encontrar la especie.

5.3.3 Ambiente

La falta de diferencias totales entre los ambientes podría deberse al fuerte impacto que tuvo el huracán Patricia en 2015 sobre la cobertura vegetal del sitio de estudio (Parker *et al.*, 2018), con los sitios de selva mediana volviéndose más abiertos y volviéndose similares a los de selva baja, por lo tanto, permitiendo a depredadores encontrar sus presas más fácilmente.

El segundo año mostro una tendencia (no significativa tras la corrección de Bonferroni, $P=0.02$) entre el total de ataques en la selva baja y la selva mediana que podrían explicarse porque el muestreo en el segundo año inició considerablemente más tarde y a que durante el segundo año hubo mucho menos lluvia, particularmente durante el periodo de muestreo, con apenas 13 mm de lluvia durante el muestreo en 2020 comparados con los 271 mm durante el muestreo en 2019 (que incluye el paso del huracán Lorena y la tormenta tropical Narda) (RUOA).

Además de esto, el segundo sitio (dominado por la selva mediana) durante el

segundo año mostró una cantidad muy considerable de ataques de mamíferos, siendo casi el doble de los encontrados en el primer sitio ese año y más del doble que los presentados en el primer año con los dos sitios combinados (Figura 13). Todo esto ocurrió a pesar de las medidas para repeler a los mamíferos, siendo la mayoría de los atacantes roedores que dejaron grandes marcas expuestas tras múltiples mordidas (Figura 8). Esto pudo haber oscurecido ataques causados anteriormente por las aves o incluso evitar que las aves los atacaran al observar las marcas de ataque y las deformaciones, ya que, se sabe que las aves son capaces de elegir entre diferentes alimentos con información visual tan pequeña como las patas de un insecto (Dattilo *et al.*, 2016).

5.4 Partes atacadas

Notablemente la cabeza concentró muchos de los ataques a pesar de representar una pequeña parte del volumen (tan solo 13% del volumen). El número de ataques a la cabeza fue significativamente mayor a su proporción volumétrica en ambos morfos (Figura 15), sin embargo, el 51.7% de los eventos de ataque al morfo conspicuo tuvieron al menos una marca en la cabeza, mientras que en el morfo marrón solo 22.2% (Figura 14). Las aves que atacan a presas peligrosas suelen ser depredadores especializados y atacar a la cabeza (Smith, 1973; 1976). Esto como un mecanismo que les permite matar a la presa o posible peligro de forma inmediata.

De forma sobresaliente, los helodermas presentan una cobertura de osteodermos en las partes expuestas de su cuerpo a los ataques, careciendo de estas en la parte ventral de su cuerpo (Bogert y Martín del Campo, 1956), lo cual permite a los helodermas resistir fuerzas externas (Iacoviello *et al.*, 2020). Esta es particularmente densa en la

cabeza, que cuenta con osteodermos de gran tamaño, los cuales en individuos adultos están fusionados al cráneo (Bogert y Martín del Campo, 1956). Es muy probable que la densa cobertura de osteodermos en la cabeza de los helodermas funcione como una defensa adicional frente a depredadores especializados.

5.5 Implicaciones de ser aposemático

Notablemente, el aposematismo también conlleva otras características ecológicas. Uno de los beneficios que obtienen las especies aposemáticas es la posibilidad de obtener recursos que para otras especies representan un riesgo elevado de depredación (Speed *et al.*, 2010). Por ejemplo, las ranas de la familia Dendrobatidae están activas durante el día, contrario a otras ranas que suelen ocultarse durante este periodo (Santos *et al.*, 2003). El aposematismo les permite separarse temporalmente de otras especies y evitar la competencia por alimento.

En el caso de *H. horridum* al ser esta una especie depredadora de nidos y huevos, su coloración podría permitirle obtener estos alimentos en un tiempo y espacio que otras especies no pueden. Su excelente capacidad de trepar le permite a esta especie alimentarse de huevos fuera del alcance de otros organismos, sin embargo, el lento movimiento de la especie lo deja expuesto durante estos periodos. Es aquí cuando el aposematismo podría fungir como un facilitador al advertir a posibles atacantes o depredadores de su peligro. Posiblemente muchos padres se ven en la necesidad de abandonar a sus crías o huevos ante la presencia de un individuo de *H. horridum* al no desear lidiar con estos.

Temporalmente, *H. horridum* presenta un interesante patrón de actividad, teniendo su pico de actividad durante el mes de mayo, siendo este el mes más cálido

en la región y con una escasa cobertura foliar previo a las lluvias, lo cual expone a las presas a posibles depredadores. Sin embargo, este mes coincide con la temporada de puesta de huevos de *Ctenosaura pectinata* (Valenzuela López, 1981), uno de los alimentos más ingeridos por *H. horridum* en la zona (Beck, 2005). Mientras que muchas especies de reptiles tienen menos actividad durante este período, posiblemente para evitar la depredación por la ausencia casi total de vegetación (Lister y García, 1992; García *et al.* 2010), la advertencia de peligro podría permitir a *H. horridum* obtener su alimento sin que esto conlleve un gran riesgo de ser depredado.

Aunado a esto, si el aposematismo permite mayor libertad de movimiento o acceso a nuevos recursos, es posible que también permita tasas de crecimiento más rápidas y maduración temprana o un mayor tamaño al momento de la maduración (Stevens y Ruxton, 2012). Hagman y Forsman (2003) encontraron que en ranas de la familia Dendrobatidae, el aposematismo y un mayor tamaño corporal han evolucionado de forma simultánea, algo beneficiosos pues las presas con señales de tamaño grande son más evitadas que aquellas con señales pequeñas (Gamberale y Tullberg, 1996; Gamberale y Tullberg, 1998; Forsman y Merilaita, 1999; Hagman y Forsman, 2003; Niskanen y Mappes, 2005; Valkonen *et al.*, 2011).

Siendo los helodermas unos de los lagartos más grandes del continente americano, es posible que esto pueda explicarse a través de una eficiente obtención y uso de recursos, algo especialmente útil en un ambiente como el bosque tropical seco, además del beneficio de presentar señales de advertencia más grandes.

5.6 Conspicuidad en la cercanía y camuflaje a la distancia

Como se mencionó en la introducción, la coloración de *H. horridum* ha sido catalogada

como críptica, aposemática o ambas. Es importante mencionar que, aunque se suele pensar sobre el aposematismo (o colores conspicuos) y cripsis como dos estrategias en polos opuestos, en realidad es que estos pueden presentarse de forma simultánea en un organismo (Marshall, 2000; Tullberg *et al.*, 2005; Bholin *et al.* 2008; Caro *et al.*, 2013; Honma *et al.*, 2015; Barnett *et al.*, 2016; Barnett *et al.*, 2017)

Bogert y Martín del Campo (1956) plantearon que la coloración del escorpión cumple una función puramente críptica. Sin embargo, sus conclusiones parten de la premisa de que el escorpión es un animal nocturno cuya coloración es difícil de observar durante la noche. La afirmación de que estos son animales nocturnos es errónea, pues los escorpiones tienen hábitos crepusculares (Beck 2005) y no es inusual verlos durante otros periodos del día, y la dificultad de observarlos se expresa de forma anecdótica. Los resultados de este estudio muestran que la coloración de los escorpiones es efectiva como disuasorio de ataques sin necesidad de ser críptica.

Por otro lado, Beck (2005) plantea que la coloración del escorpión es críptica a la distancia y conspicua (aposemática) en la cercanía. Esta estrategia es efectiva ya que la conspicuidad es potencialmente costosa, pues atrae la atención de enemigos. Es preferible evitar los encuentros con depredadores siempre que sea posible (cosa que facilita la cripsis), pero una vez que se es encontrado, advertir una defensa secundaria (veneno) a través de una defensa primaria reduce los costos de un posible enfrentamiento (Higginson y Ruxton 2010, Ruxton *et al.* 2019).

Aunque los resultados muestran que la diferencia de ataques no se debe a un efecto críptico, los resultados no descartan que la coloración de *H. horridum* pueda ser críptica a ciertas distancias. Futuros estudios podrían dar luz sobre estas hipótesis.

5.7 Melanismo ontogénico

Visto que la coloración en juveniles es efectiva contra los ataques y depredación, surge la duda sobre por qué estos organismos se vuelven menos conspicuos cuando crecen, siendo algunos individuos casi totalmente negros o negro-café cuando adultos (Bogert y Martín del Campo, 1956). El cambio de coloraciones de conspicuas a crípticas es raro y se espera que solo se presente en situaciones particulares, como cuando los beneficios de ser conspicuo son pequeños y no aumentan con un mayor tamaño de la señal de advertencia (Higginson y Ruxton, 2010). Por ejemplo, se ha visto que un tamaño corporal más grande tiene un efecto pequeño o nulo en la detectabilidad en los colores crípticos, pero un efecto muy grande en los organismos con colores conspicuos (Mänd *et al.*, 2007; Lindstedt *et al.*, 2007).

Otra posible explicación es que con su gran tamaño corporal cuando adultos, las señales de advertencia serían muy grandes y por lo tanto las posibilidades de encuentro con depredadores serían demasiado altas, de tal forma que incluso los beneficios del aposematismo se pierden. Esto porque a pesar de que el aposematismo es efectivo, es mejor evitar encuentros con depredadores en primer lugar.

Otra posibilidad es que, con su gran tamaño corporal y otras defensas, la presión selectiva no sea suficiente como para mantener el aposematismo al máximo en los estadios adultos.

El por qué las especies del género *Heloderma* presentan una clina de melanismo ontogénico, siendo casi nulo en las especies norteamericanas (con *Heloderma suspectum* y *Heloderma exasperatum* mostrando colores muy conspicuos cuando adultos) hasta la desaparición casi total de los colores claros en las especies más sureñas durante la adultez (*Heloderma alvarezii* y *Heloderma charlesbogerti*) es una pregunta abierta y de

interés, pues al habitar estas especies en ambientes tan similares nos podría dar pistas de los pequeños detalles que marcan los límites de la expresión del aposematismo.

5.8 Uso de cámaras para el estudio

Las cámaras se posicionaron con la intención de capturar posibles ataques de aves. Sin embargo, a pesar de la programación de las cámaras para maximizar esto, no fue posible la captura de ataques en fotos o vídeos aun cuando se vieron marcas de aves en los modelos frente a las cámaras. Las cámaras lograron captar mamíferos que se acercaron a los modelos y aves que se mantuvieron de forma estática cerca de estos. Esto posiblemente se deba a que este tipo de cámaras está diseñado para maximizar capturas de mamíferos grandes y reducir los de aves, por lo que, a pesar de los esfuerzos de maximizar estos eventos, las cámaras no se accionan de forma adecuada en estas circunstancias. Además de esto, es de esperarse que un evento de ataque de ave sea corto y veloz, haciéndolo difícil de capturar. El bajo número de cámaras (5) comparado con el total de modelos (160) complica aún más esto

En estudios futuros, otro tipo de cámaras o programación de estas sería ideal para lograr capturar de forma adecuada ataques de aves y profundizar quiénes son los atacantes de la especie.

VI Conclusiones

Los resultados aquí presentados son consistentes con la hipótesis de que la coloración de *H. horridum* disminuye la incidencia de ataques, particularmente de depredadores que se guían por la vista. Este es el primer estudio donde se ha evaluado experimentalmente aposematismo en un lagarto.

El uso de modelos creados por computadora e impresos en 3D podrían volverse una herramienta invaluable para estudios no solo sobre aposematismo, sino sobre depredación en general, pues esto permite la creación de modelos con características precisas sobre los animales, ya que éstas pueden ser alteradas a detalle, como el tamaño de las diferentes partes del cuerpo, las proporciones, presencia o ausencia de escamas, osteodermos etc. Además, el uso de moldes hechos a partir de los modelos impresos en 3D garantiza que todas las réplicas de estos sean iguales, por lo que se puede manipular posteriormente otras variables de interés como el color de los modelos.

Futuros estudios deberán considerar la estacionalidad del sitio de estudio, pues es posible que durante este periodo las interacciones de depredador-presa sean diferentes. Además, es importante ahondar en el por qué la coloración de esta especie no se mantiene en los estadíos adultos, comparando con el resto del género *Heloderma* y analizando la posibilidad de mimetismos.

VII Referencias

- Balderas-Valdivia, C. J., & Ramírez-Bautista, A. (2005). Aversive behavior of beaded lizard, *Heloderma horridum*, to sympatric and allopatric predator snakes. *The Southwestern Naturalist*, 50 (1), 24-31.
- Barnett, J. B., Redfern, A. S., Bhattacharyya-Dickson, R., Clifton, O., Courty, T., Ho, T., ... & Cuthill, I. C. (2017). Stripes for warning and stripes for hiding spatial frequency and detection distance. *Behavioral Ecology*, 28(2), 373-381.
- Barnett, J. B., Scott-Samuel, N. E., & Cuthill, I. C. (2016). Aposematism: balancing salience and camouflage. *Biology Letters*, 12(8), 20160335.
- Beck, D. D. (2005). *Biology of Gila monsters and beaded lizards* (Vol. 9). Univ of California Press.
- Bogert, C. M., & Martín del Campo, R. (1956). The gila monster and its allies: the relationships, habits, and behavior of the lizards of the family Helodermatidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 109 (1).
- Bohlin, T., Tullberg, B. S., & Merilaita, S. (2008). The effect of signal appearance and distance on detection risk in an aposematic butterfly larva (*Parnassius apollo*). *Animal Behaviour*, 76(3), 577-584.
- Braveman, N. S., & Jarvis, P. S. (1978). Independence of neophobia and taste aversion learning. *Animal Learning & Behavior*, 6(4), 406-412.
- Buasso, C. M., Leynaud, G. C., & Cruz, F. B. (2006). Predation on snakes of Argentina: effects of coloration and ring pattern on coral and false coral snakes. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 41(3), 183-188.
- Brodie III, E. D. (1993). Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution*, 47(1), 227-235.

- Caro, T., & Ruxton, G. (2019). Aposematism: unpacking the defences. *Trends in ecology & evolution*, *34*(7), 595-604.
- Caro, T., Stankowich, T., Kiffner, C., & Hunter, J. (2013). Are spotted skunks conspicuous or cryptic?. *Ethology Ecology & Evolution*, *25*(2), 144-160.
- Caspers, B. A., Krause, E. T., Hermanski, I., Wiesbrock, C., Kastrup, F. W., & Steinfartz, S. (2020). Developmental costs of yellow colouration in fire salamanders and experiments to test the efficiency of yellow as a warning colouration. *Amphibia-Reptilia*, *41*(3), 373-385.
- 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.
- Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennett, A. T., Church, S. C., Hart, N. S., & Hunt, S. (2000). Ultraviolet vision in birds. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 29, pp. 159-214). Academic Press.
- Dátalo, W., Aguirre, A., De la Torre, P. L., Kaminski, L. A., García-Chávez, J., & Rico-Gray, V. (2016). Trait-mediated indirect interactions of ant shape on the attack of caterpillars and fruits. *Biology letters*, *12*(8), 20160401.
- Endler, J. A. (1990). On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, *41*(4), 315-352.
- Ernst, C. H., & Ernst, E. M. (2011). *Venomous Reptiles of the United States, Canada, and Northern Mexico*(Vol. 1). JHU Press.
- Forsman, A., & Merilaita, S. (1999). Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, *13*(2), 131-140.

- García, A., Valtierra-Azotla, M., & Lister, B., (2010). Behavioral responses to seasonality by two Sceloporine lizard species from a tropical dry forest. *Animal Biology*, 60(1), 97-113.
- Gamberale, G., & Tullberg, B. S. (1996). Evidence for a peak-shift in predator generalization among aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1375), 1329-1334.
- Gamberale, G., & Tullberg, B. S. (1998). Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1399), 889-894.
- Greene, H. W. (1988). Antipredator mechanisms in reptiles. *Biology of the Reptilia*, 16(1), 1-152.
- Gittleman, J. L., & Harvey, P. H. (1980). Why are distasteful prey not cryptic?. *Nature*, 286, 149-150.
- Guilford, T. (1986). How do "warning colours" work? Conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. *Animal Behaviour*. 34, 286-288
- Hagman, M., & Forsman, A. (2003). Correlated evolution of conspicuous coloration and body size in poison frogs (Dendrobatidae). *Evolution*, 57(12), 2904-2910.
- Higginson, A. D., & Ruxton, G. D. (2010). Optimal defensive coloration strategies during the growth period of prey. *Evolution*, 64(1), 53-67.
- Honma, A., Mappes, J., & Valkonen, J. K. (2015). Warning coloration can be disruptive: aposematic marginal wing patterning in the wood tiger moth. *Ecology and Evolution*, 5(21), 4863-4874.
- Iacoviello, F., Kirby, A. C., Javanmardi, Y., Moeendarbary, E., Shabanli, M., Tsolaki,

- E., ... & Bertazzo, S. (2020). The multiscale hierarchical structure of *Heloderma suspectum* osteoderms and their mechanical properties. *Acta Biomaterialia*, 107, 194-203.
- Justin Marshall, N. (2000). Communication and camouflage with the same 'bright' colours in reef fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 355(1401), 1243-1248.
- Koludarov, I., Jackson, T. N., Sunagar, K., Nouwens, A., Hendriks, I., & Fry, B. G. (2014). Fossilized venom: the unusually conserved venom profiles of *Heloderma* species (beaded lizards and gila monsters). *Toxins*, 6(12), 3582-3595.
- Kuchta, S. R. (2005). Experimental support for aposematic coloration in the salamander *Ensatina eschscholtzii xanthoptica*: implications for mimicry of Pacific newts. *Copeia*, 2005(2), 265-271.
- Lindstedt, C., Lindström, L., & Mappes, J. (2008). Hairiness and warning colours as components of antipredator defence: additive or interactive benefits?. *Animal Behaviour*, 75(5), 1703-1713.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Lyytinen, A., & Mappes, J. (2001). Strong antiapostatic selection against novel rare aposematic prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(16), 9181-9184.
- Lister, B. C., & Aguayo, A. G. (1992). Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology*, 717-733.
- Lyytinen, A., Alatalo, R. V., Lindström, L., & Mappes, J. (2001). Can ultraviolet cues function as aposematic signals?. *Behavioral Ecology*, 12(1), 65-70.
- Lyytinen, A., Lindström, L., & Mappes, J. (2004). Ultraviolet reflection and predation

- risk in diurnal and nocturnal Lepidoptera. *Behavioral Ecology*, 15(6), 982-987.
- Maan, M. E., & Cummings, M. E. (2012). Poison frog colors are honest signals of toxicity, particularly for bird predators. *The American Naturalist*, 179(1), E1-E14.
- Maass, M., Ahedo-Hernández, R., Araiza, S., Verduzco, A., Martínez-Yrizar, A., Jaramillo, V. J., ... & Sarukhán, J. (2018). Long-term (33 years) rainfall and runoff dynamics in a tropical dry forest ecosystem in western Mexico: Management implications under extreme hydrometeorological events. *Forest Ecology and Management*, 426, 7-17.
- Mänd, T., Tammaru, T., & Mappes, J. (2007). Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evolutionary Ecology*, 21(4), 485-498.
- Mappes, J., Marples, N., & Endler, J. A. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in ecology & evolution*, 20(11), 598-603.
- Marples, N. M., & Kelly, D. J. (1999). Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes?. *Evolutionary Ecology*, 13(7), 641-653.
- Marples, N. M., Kelly, D. J., & Thomas, R. J. (2005). Perspective: the evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution*, 59(5), 933-940.
- Miranda, R. B., Klaczko, J., Tonini, J. F., & Brandão, R. A. (2022). Escaping from predators: a review of Neotropical lizards defence traits. *Ethology Ecology & Evolution*, 1-31.
- Niskanen, M., & Mappes, J. (2005). Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology*, 74(6), 1091-1101.
- Parker, G., Martínez-Yrizar, A., Álvarez-Yépez, J. C., Maass, M., & Araiza, S. (2018).

- Effects of hurricane disturbance on a tropical dry forest canopy in western Mexico. *Forest Ecology and Management*, 426, 39-52.
- Plowright, R. C., & Owen, R. E. (1980). The evolutionary significance of bumble bee color patterns: a mimetic interpretation. *Evolution*, 622-637.
- Rangen, S. A., Clark, R. G., & Hobson, K. A. (2000). Visual and olfactory attributes of artificial nests. *The Auk*, 117(1), 136-146.
- Reiserer, R. S., Schuett, G. W., & Beck, D. D. (2013). Taxonomic reassessment and conservation status of the beaded lizard. *Heloderma horridum*, 7(1)74-96.
- Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos, Observatorio Atmosférico Chamela
<https://www.ruoa.unam.mx/index.php?page=estaciones&id=5>
- Ruxton, G. D., Allen, W. L., Sherratt, T. N., & Speed, M. P. (2019). *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry*. Oxford university press.
- Santos, J. C., Coloma, L. A., & Cannatella, D. C. (2003). Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(22), 12792-12797.
- Sherratt, T. N., & Beatty, C. D. (2003). The evolution of warning signals as reliable indicators of prey defense. *The American Naturalist*, 162(4), 377-389.
- Smith, S. M. (1973). A study of prey-attack behaviour in young loggerhead shrikes, *Lanius ludovicianus* L. *Behaviour*, 44(1-2), 113-140
- Smith, S. M. (1976). Predatory behaviour of young turquoise-browed motmots, *Eumomota superciliosa*. *Behaviour*, 56(3-4), 309-320.
- Smith, S. M. (1977). Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great kiskadees (Aves: Tyrannidae). *Nature*, 265, 535-536.

- Speed, M. P., Brockhurst, M. A., & Ruxton, G. D. (2010). The dual benefits of aposematism: predator avoidance and enhanced resource collection. *Evolution*, *64*(6), 1622-1633.
- Stevens, M., & Ruxton, G. D. (2012). Linking the evolution and form of warning coloration in nature. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1728), 417-426.
- Tewksbury, J. J., & Nabhan, G. P. (2001). Directed deterrence by capsaicin in chillies. *Nature*, *412*(6845), 403-404.
- Tullberg, B. S., Merilaita, S., & Wiklund, C. (2005). Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1570), 1315-1321.
- Valenzuela, L. G. (1981). Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (reptiles: iguanidae) en la costa de Jalisco. *Facultad de Ciencias, UNAM. México. DF (Tesis de licenciatura)*.
- Valkonen, J., Niskanen, M., Björklund, M., & Mappes, J. (2011). Disruption or aposematism? Significance of dorsal zigzag pattern of European vipers. *Evolutionary Ecology*, *25*(5), 1047-1063.
- Vorobyev, M., Marshall, J., Osorio, D., Hempel, de Ibarra, N., and Menzel, R. (2001b). Colourful objects through animal eyes. *Color Res. Appl.* *26*, S214–S217.
- Wüster, W., Allum, C. S., Bjargardóttir, I. B., Bailey, K. L., Dawson, K. J., Guenioui, J., ... & Pollard, C. P. (2004). Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(1556), 2495-2499.