

Mecanismos de defensa en anfibios

CURSO: HERPETOLOGÍA GENERAL 2025



Contexto evolutivo-fisiológico

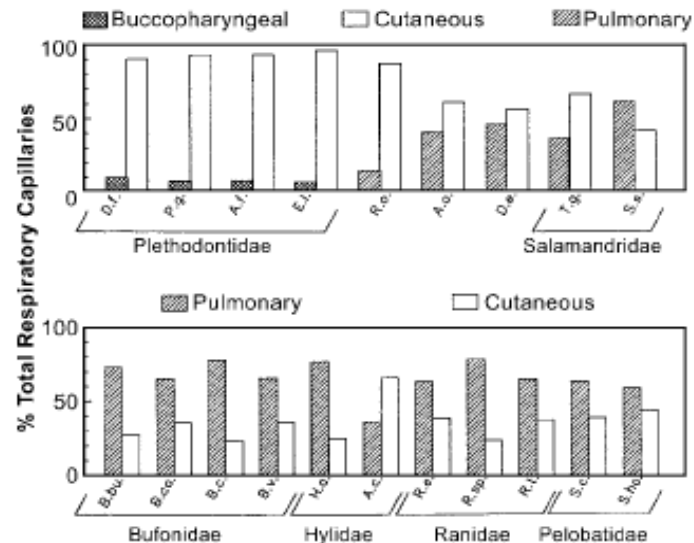
+ Respiración

- Defensa mecánica

+ Defensa química

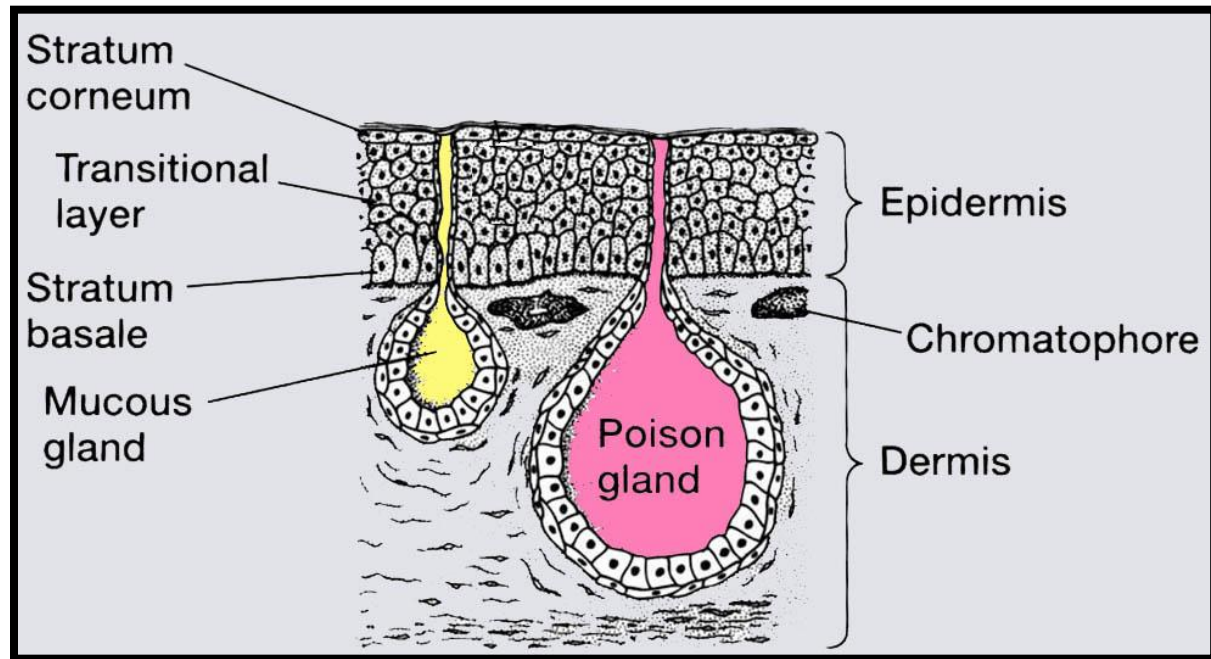


Barbourula kalimantanensis



Wells (2007), con datos de Czopek (1965).

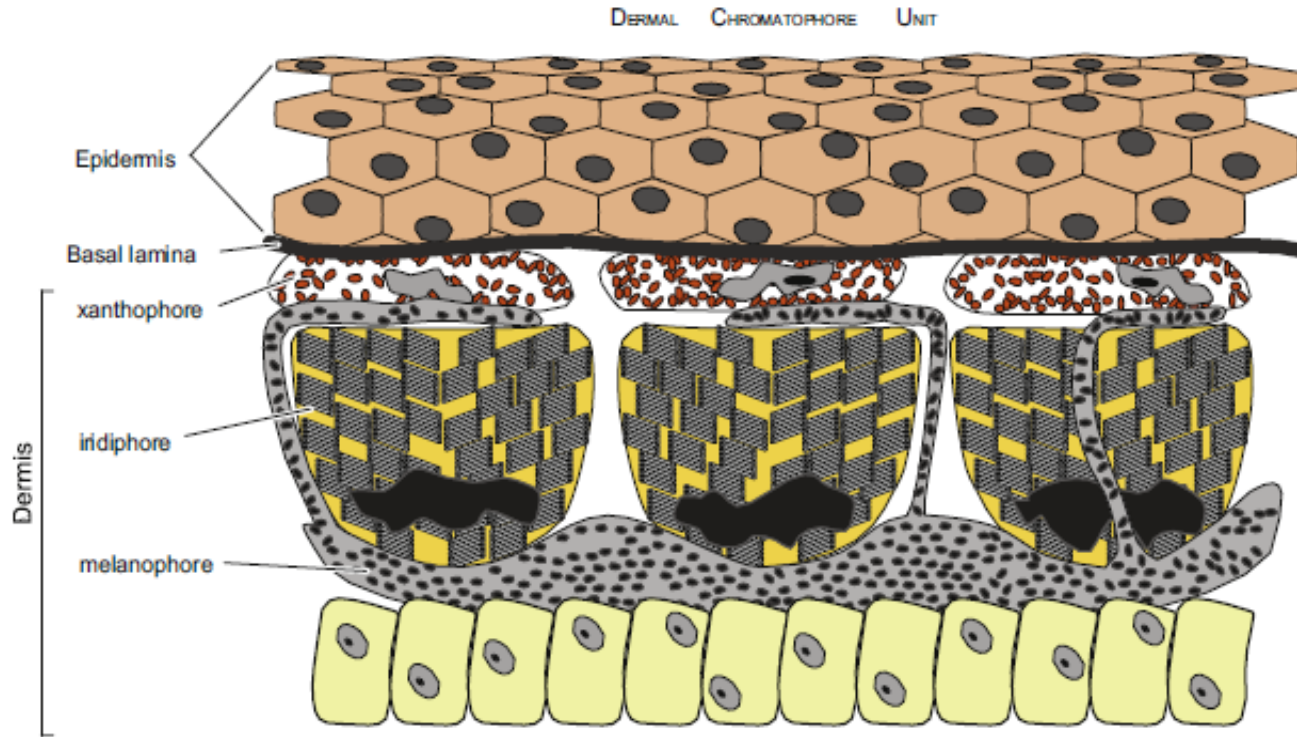
Contexto evolutivo-fisiológico



Glándulas y
macroglándulas



Contexto evolutivo-fisiológico



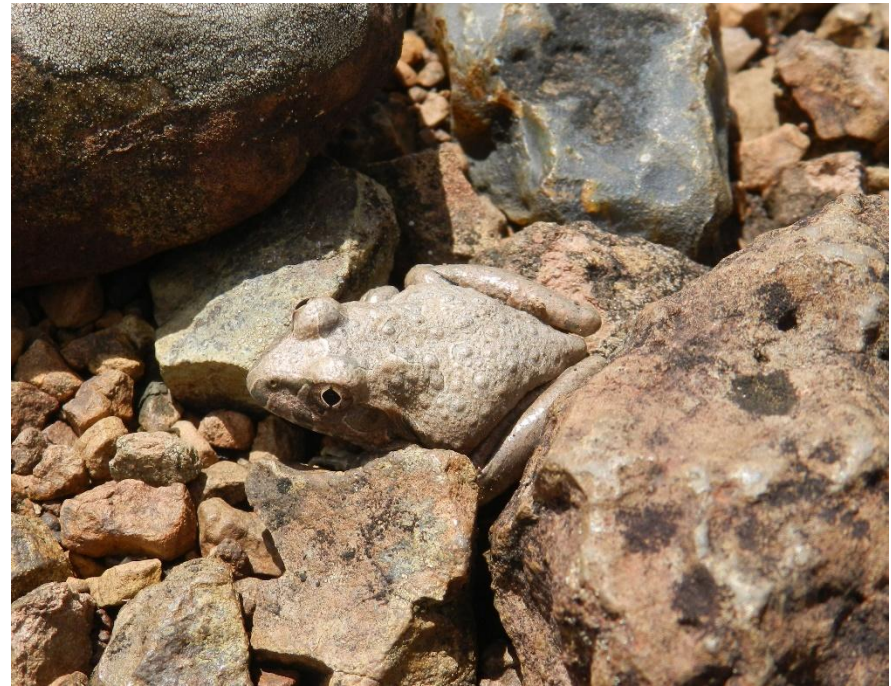
Vitt & Caldwell, 2014



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).

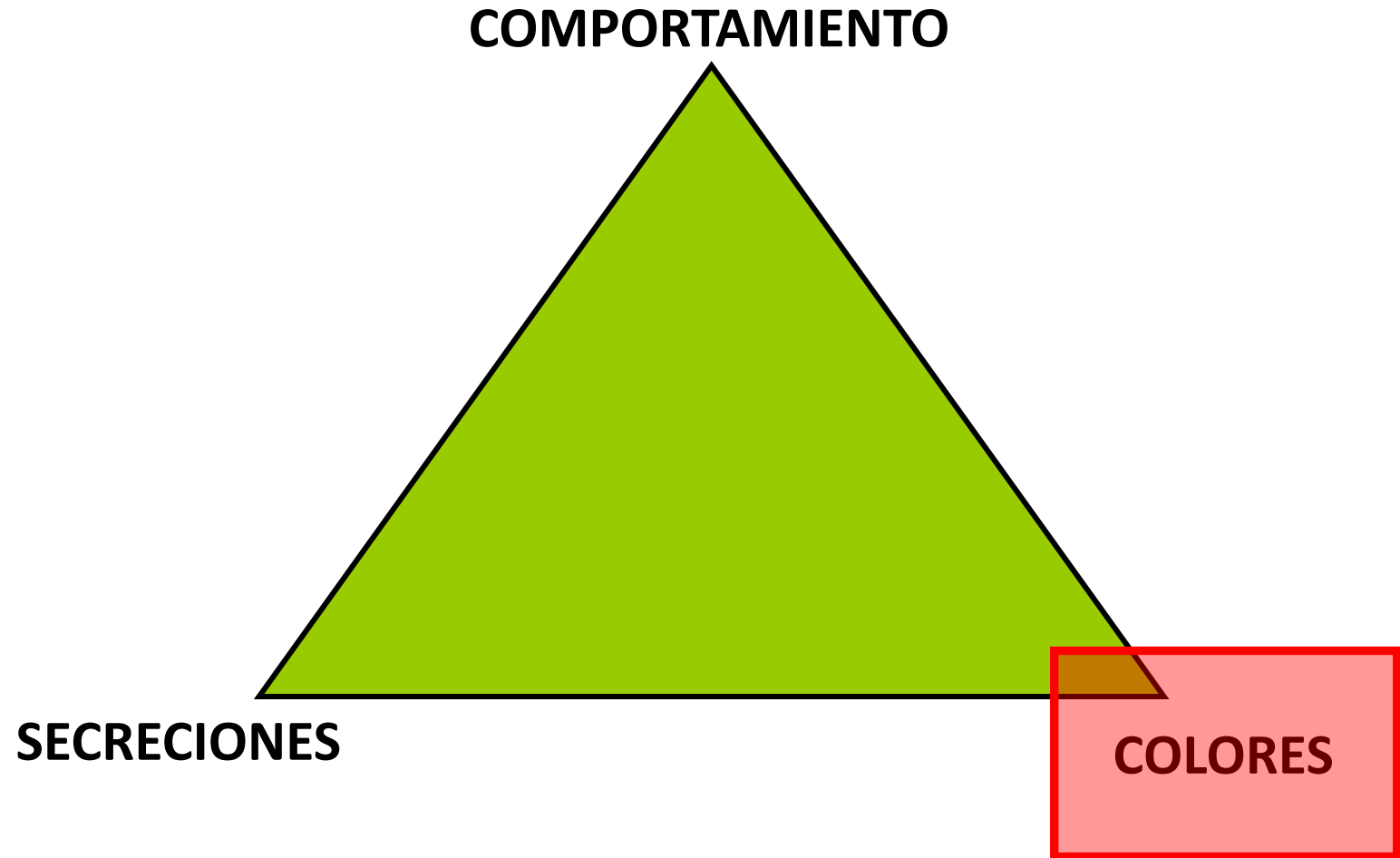


Estrategias defensivas

DEFENSAS SECUNDARIAS: se activan solo cuando el predador esta presenta

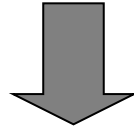


Estrategias defensivas



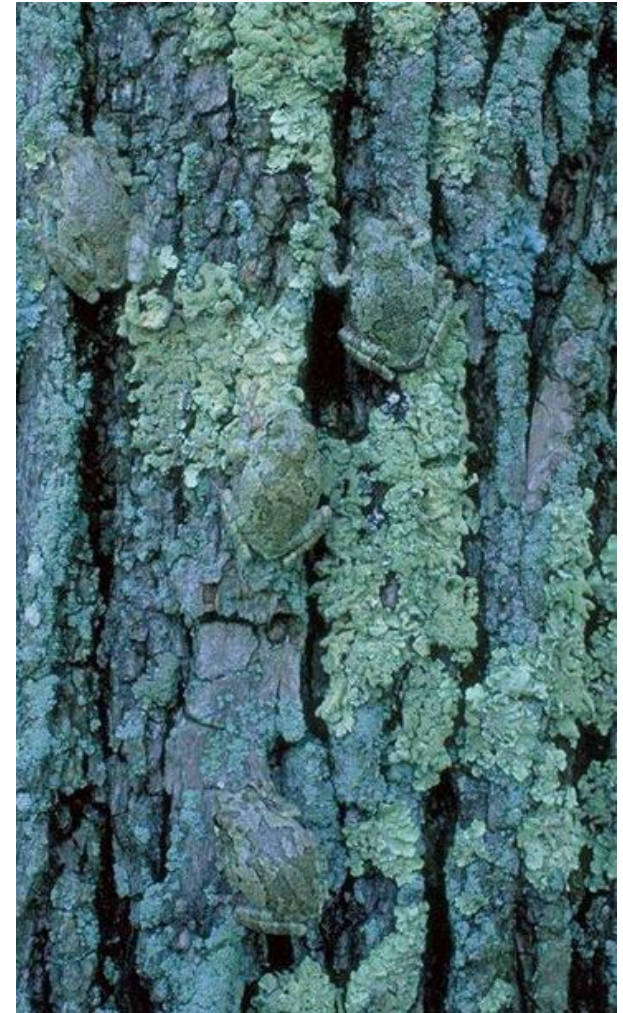
Cripticismo

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.)



(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.



DENDROBATIDAE

- ✓ Más de 200 especies
- ✓ Vertebrado más tóxico o venenoso
- ✓ Especies aposemáticas con diseños variados y complejos

Dendrobates auratus



Phylllobates terribilis



- ✓ ¿El aposematismo es una señal honesta?

No hay evidencia de una tendencia única que pruebe que a mayor coloración haya mayor toxicidad.

Óptimos fenotípicos en función de las condiciones locales, lo que conlleva la diversificación de las señales.

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



Notophthalmus viridescens



Eleutherodactylus gaigeae



Pseudotriton ruber



Mimetismo

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.

Ranitomeya imitator



Ranitomeya fantastica



Ranitomeya summersi



Ranitomeya variabilis



Mimetismo



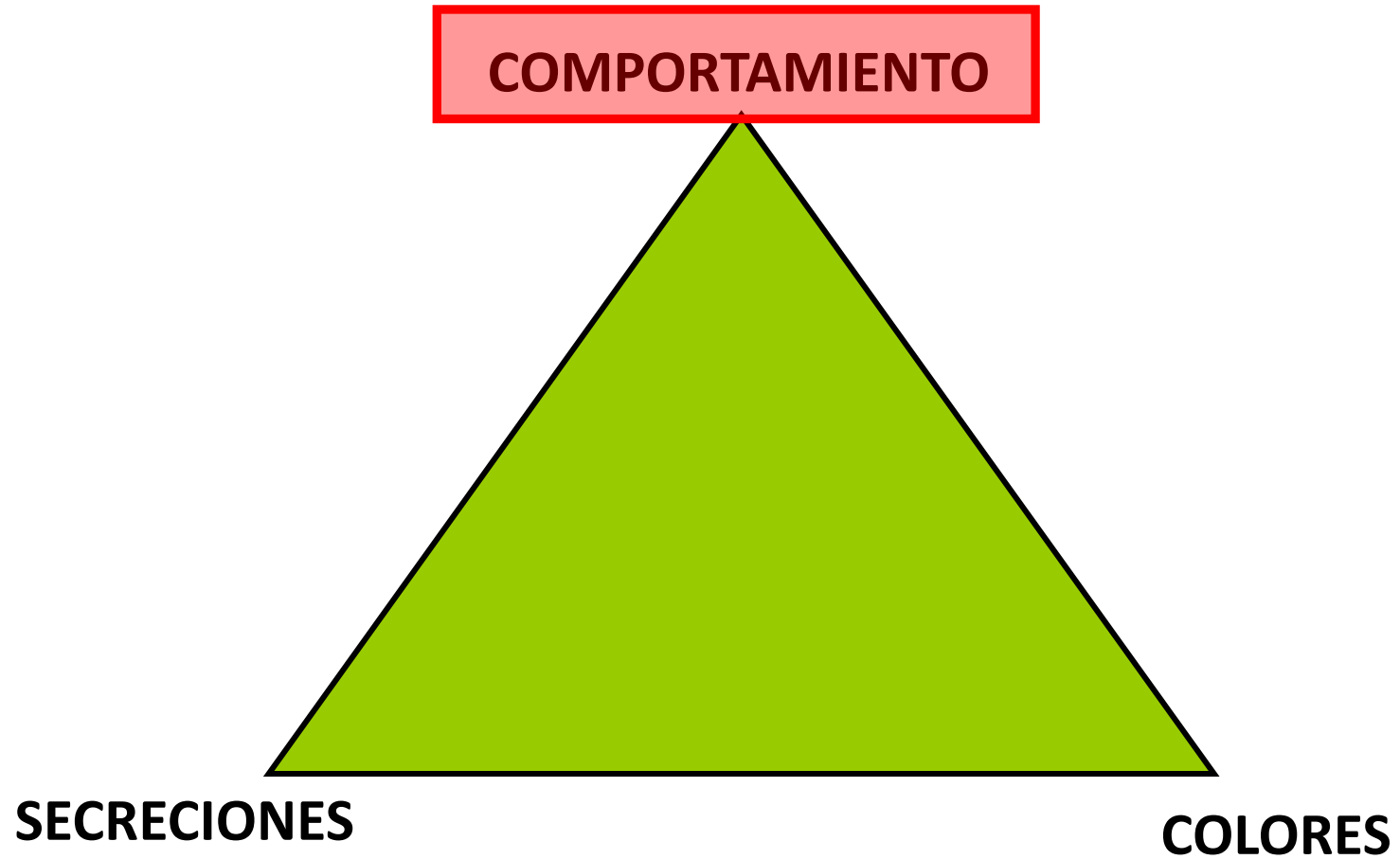
Ranas de la hojarasca amazónicas que tienen patrones similares y que podrían estar implicadas en la mímica. 1. *Allobates femoralis* (no tóxica); 2. *Allobates gasconi* (no tóxica); 3. *Ameerga trivittata* (tóxica); 4. *Ameerega petersi* (tóxica); 5. *Hyloxalus chlorocraspedus* (tóxica); y 6. *Lithodytes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

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



Phyllomedusa iheringii

Estrategias defensivas



Comportamientos defensivos

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

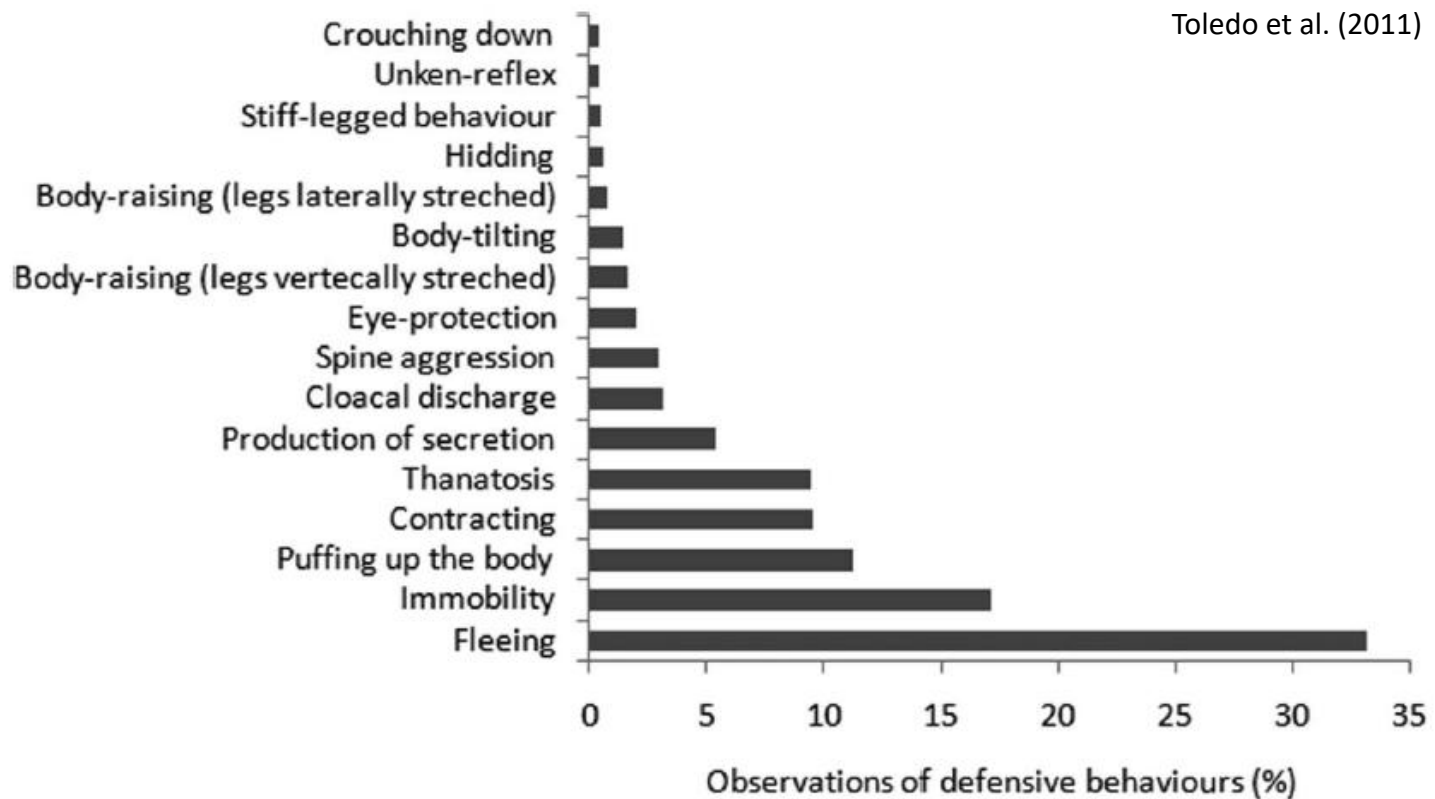


Fig. 1. — Percentage of field records of selected anuran defensive behaviours.

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.



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.

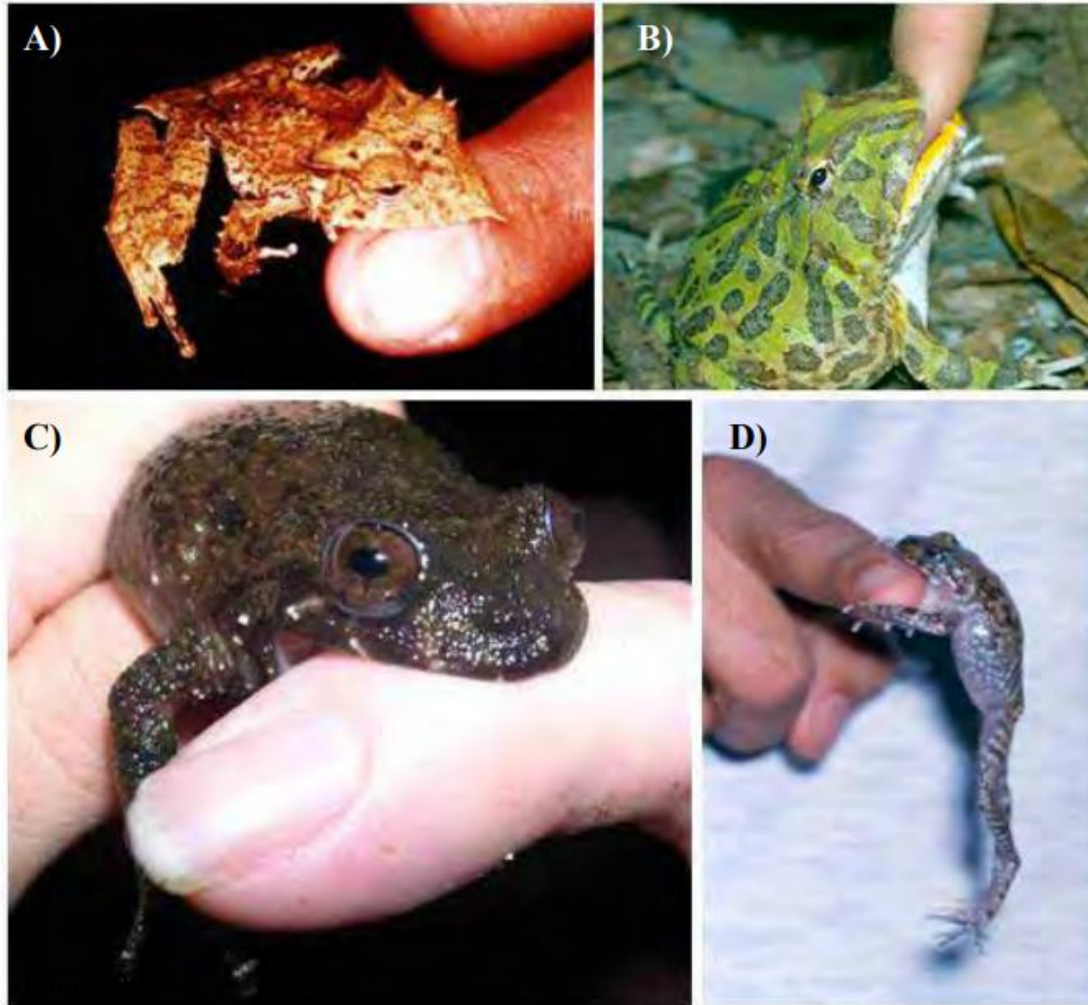
Golpear con la cabeza

- Algunos Leptodactílicos (*Leptodactylus bolivianus*, *L. macrosternum*, *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)

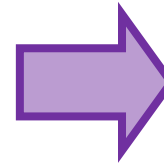




Ceratophrys joazeirensis

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* (*O. asper*)

Tanatosis

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

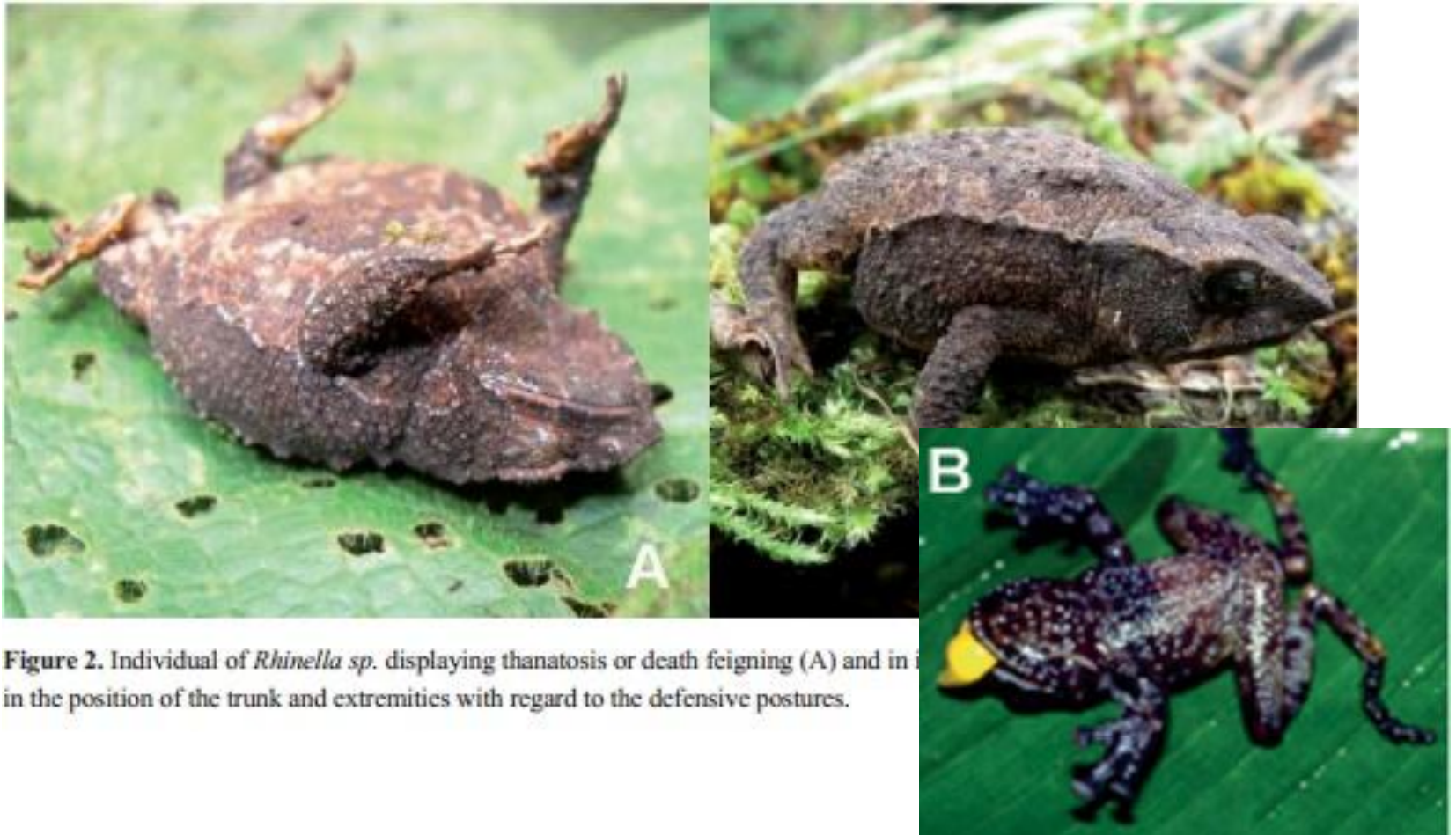


Figure 2. Individual of *Rhinella* sp. displaying thanatosis or death feigning (A) and in the position of the trunk and extremities with regard to the defensive postures.

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*)



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



Notophthalmus viridescens

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

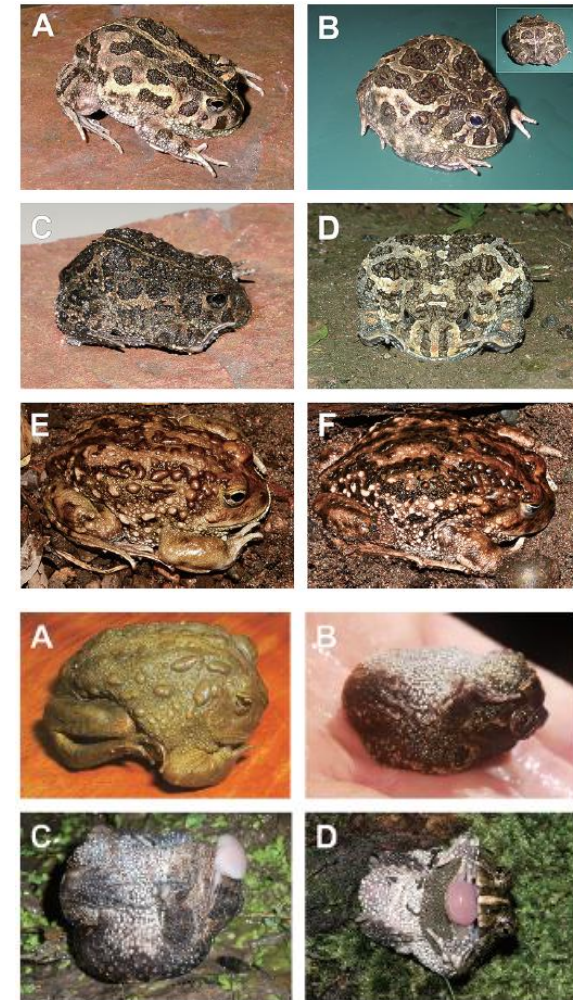
➤ Recopilación de comportamientos en especies del género *Odontophrynus*

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 Smaniotto (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

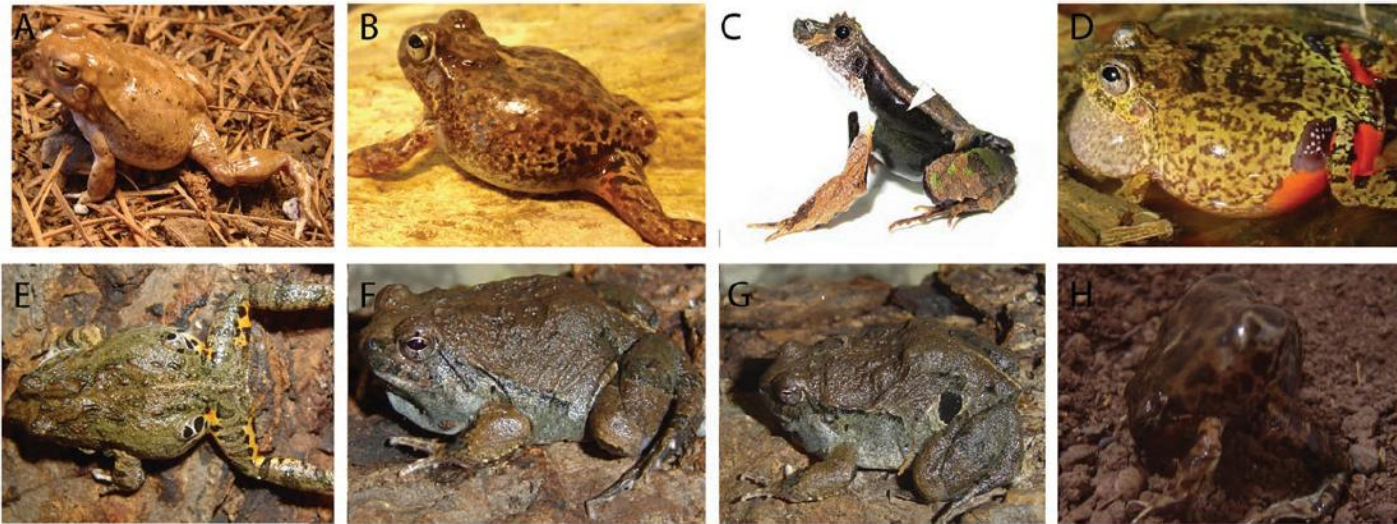
¹*División Herpetología, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia' (CONICET), Buenos Aires, Argentina*

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

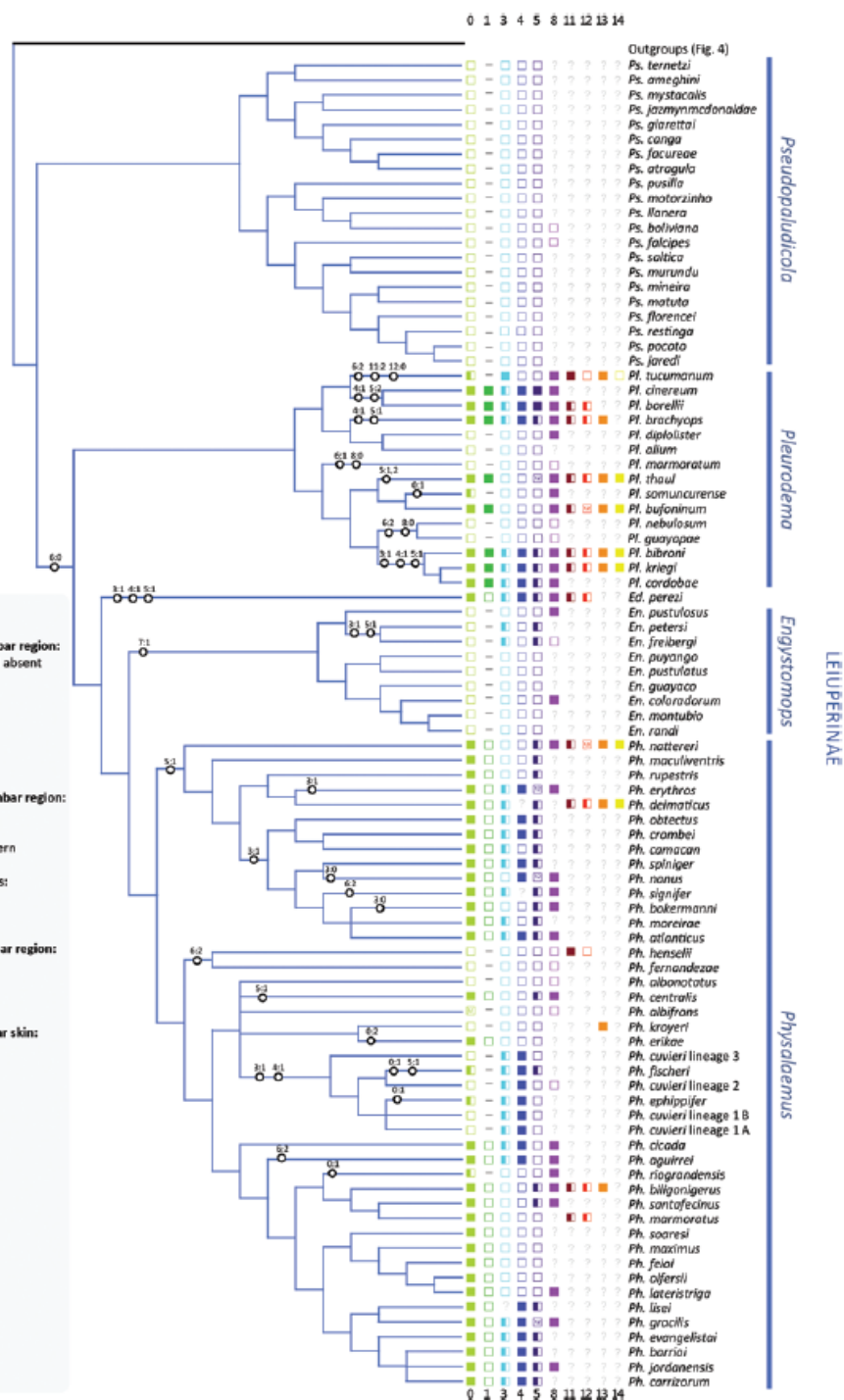
³*Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CONICET), La Plata, Buenos Aires, Argentina*

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).



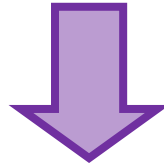
- CHARACTERS**
- 0. Skin structure of inguinal/lumbar region:**
 □ glandular tissue or macrogland absent
 ■ patches or glandular tissue
 ■ macroglands developed
- 1. Position of macrogland:**
 □ inguinal
 ■ lumbar
- 3. Colour pattern in inguinal/lumbar region:**
 □ similar to the surrounding skin
 ■ bright colour
 ■ brown, contrasting colour pattern
- 4. Colour pattern in hidden thighs:**
 □ similar to the surrounding skin
 ■ bright colour
- 5. Eyespots on the inguinal/lumbar region:**
 □ absent
 ■ one dark spot
 ■ various dark spots
- 8. Type I/II serous glands in lumbar skins:**
 □ absent
 ■ present
- 11. 'Crouching down' behaviour:**
 □ absent
 ■ partial
 ■ full
- 12. Rear elevation:**
 □ absent
 ■ partial
 ■ full
- 13. Body inflation:**
 □ absent
 ■ present
- 14. 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

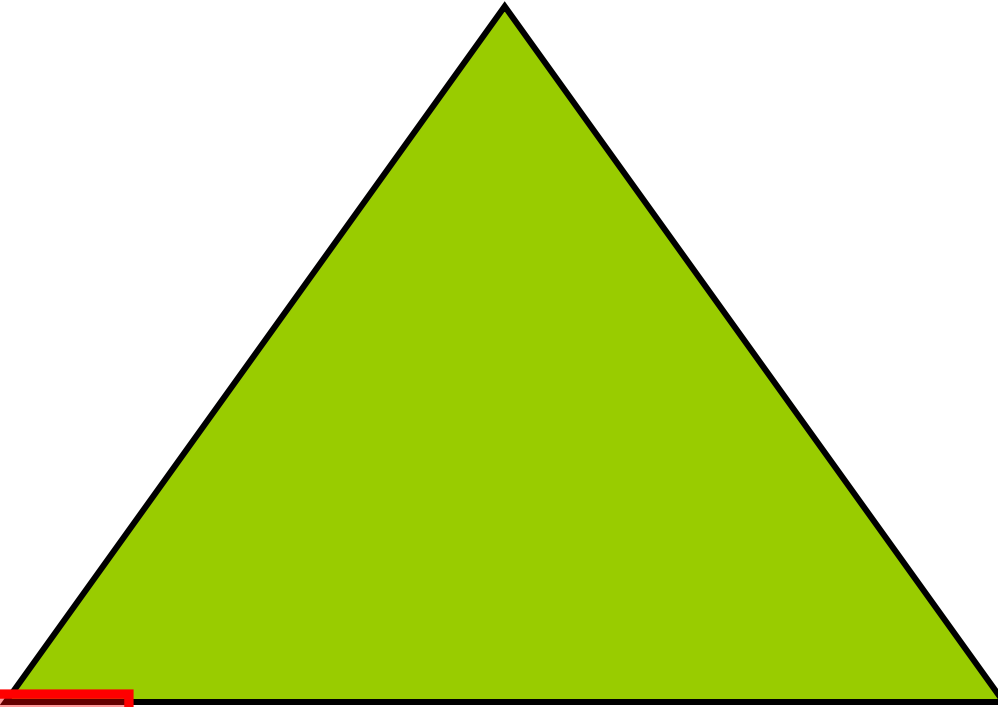


Estrategias defensivas

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 la boca.
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

Bufadienólicos y Bufotoxinas

Toxinas

Alcaloides

Polares: Tetrodotoxinas



No polares: Batracotoxinas



Pumiliotoxinas



REVIEW ARTICLE

An overview on the origin and production of tetrodotoxin, a potent neurotoxin

S. Jal and S.S. Khora

Medical Biotechnology Lab, School of Biosciences & Technology, VIT University, Vellore, India

Keywords

bacteria, environment, exogenous, origin, tetrodotoxin.

CorrespondenceSamanta S. Khora, Medical Biotechnology Division, School of Biosciences and Technology, Room no. 626, Technology Tower, VIT University, Vellore - 632014, Tamil Nadu, India.
E-mail: sskhora@vit.ac.in

2015/0193: received 29 January 2015, revised 26 May 2015 and accepted 20 June 2015

doi:10.1111/jam.12896

Summary

Tetrodotoxin (TTX) is a deadly neurotoxin which selectively inhibits Na⁺ activation mechanism of nerve impulse, without affecting the permeability of K⁺ ions. Because of this sodium channel blocking action, it is majorly being studied for biomedical applications. TTX is present in taxonomically diverse groups of animals inhabiting terrestrial, marine, fresh water and brackish water environments, still its origin remains unclear. The extensive study of the toxin has revealed a few possibilities of its origin. This review reports on the aspects of the origin of TTX, where the primary focus is on its exogenous origin. The significance of bacterial, cellular and environmental factors in its biogenesis and accumulation is also discussed. The possible facets for engineering the bacterial genomics to modulate the gene expression for TTX production are also outlined.

Introduction

Tetrodotoxin (TTX) is a naturally occurring deadly neurotoxin that acts by inhibiting the action potential in nerve and muscle cells, in a highly potent and selective manner. Due to this reason, it has emerged as a useful tool for studying excitable cells. A study (Narahashi *et al.* 1960) on lobster giant axon using voltage clamp technique has shown that TTX blocked only the sodium channels, without affecting the resting membrane potential. Based on this characteristic of TTX, the structure of sodium channel was elucidated as a bell-shaped molecule with several cavities and a relative molecular mass of about 300 kD (Sato *et al.* 2001). Since then, TTX has become a popular chemical in the study of neurophysiology (Narahashi 2001). It has also gained importance for its medical potentials in treating migraine, withdrawal symptoms in heroin addicts (Song *et al.* 2011), as an anaesthetic agent (Schwartz *et al.* 1998) and its role in pain sensation (Narahashi 2008). Its future prospective could also be in treating ischaemic neuronal injury (Lysko *et al.* 1994) because of the sodium channel blocking action. Its potential as a pharmaceutical drug was tested by a Canadian company, International Wex

technologies in collaboration with a Chinese institute. During their study on the use of TTX for recovery in heroin addicts, serendipitously they discovered its potential to curb pain in cancer patients as well. It also has pharmacological applications as molecular and cellular markers for voltage dependent Na⁺ channel, in studying excitable membranes. However, the origin and production of TTX is still not clear. The focus of this review is the influence of external factors on the production of TTX. Also, the significance of bacteria in its *in vitro* culture and mass production is discussed. This review in total summarizes the recent perception on the exogenous origin of TTX.

Diversity of TTX-producing organisms

TTX is produced by a diverse group of animals which are phylogenetically unrelated, such as species from pufferfish, Gobies, Newts, Frogs, Horseshoe Crabs, Xanthid Crabs, Blue-ringed Octopus, Gastropods, Starfish, Flatworms, Ribbon worms, Annelids, Arrow worms, Red calcareous alga, Dinoflagellates, Bacteria, etc. To understand the nature of this potentially emerging compound, TTX bearing animals are exploited extensively. This

✓ Origen de la TTX principalmente exógeno

✓ Origen dietario

✓ Bacterias simbiotes

✓ *Taricha granulosa* no mostró presencia de bacterias en simbiosis en las glándulas productoras de TTX.

✓ Estudios mostraron que incluso aumentó la toxicidad en cautiverio con dieta controlada

✓ Sin embargo, otro estudio a largo plazo (3-6 años), mostró que perdieron la toxicidad

✓ *Atelopus spp.* y otros pierden toxicidad en cautiverio (sugiere origen dietario)

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

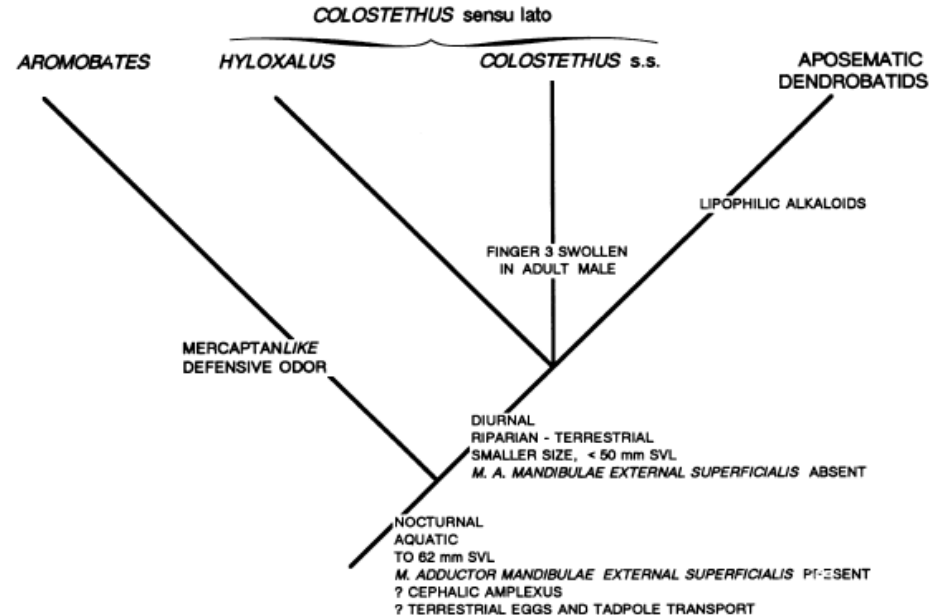
Juan Carlos Santos^{†‡§}, Luis A. Coloma[‡], and David C. Cannatella[†]

[†]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

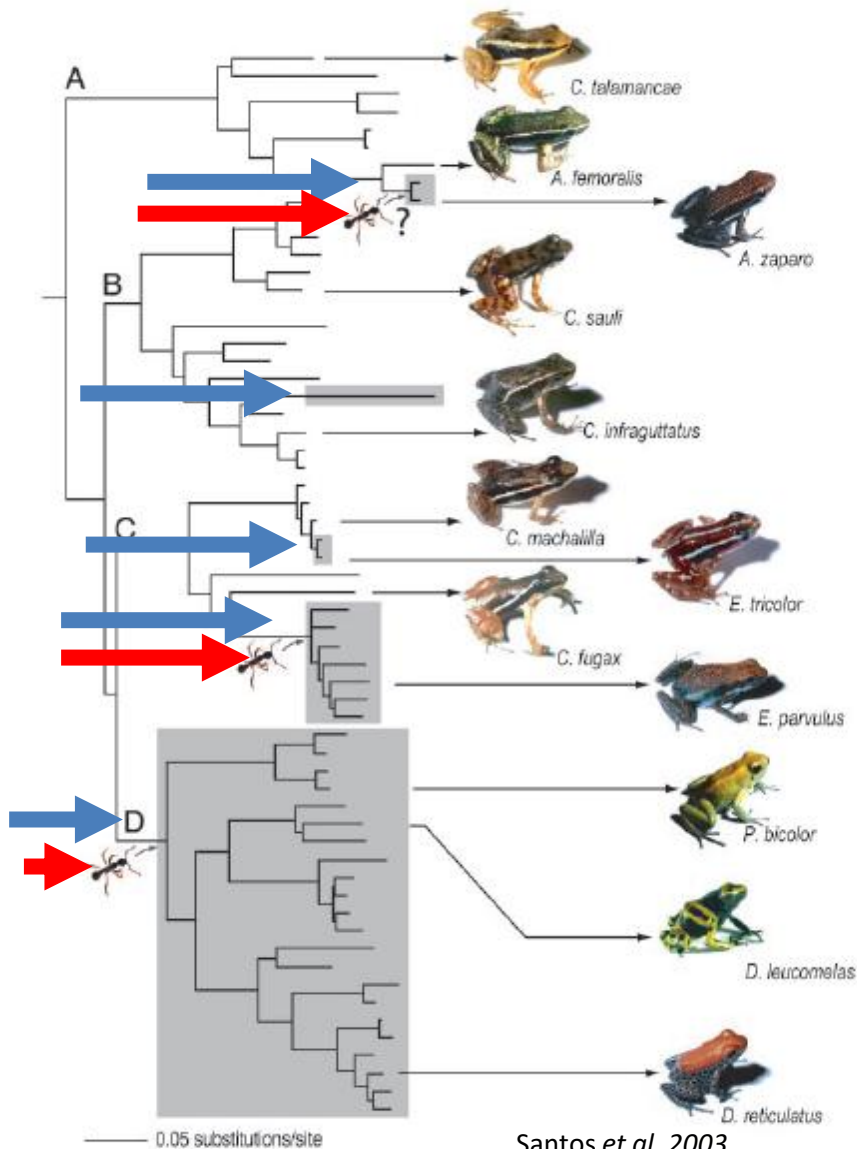
Consideraciones Ecológicas

- 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?



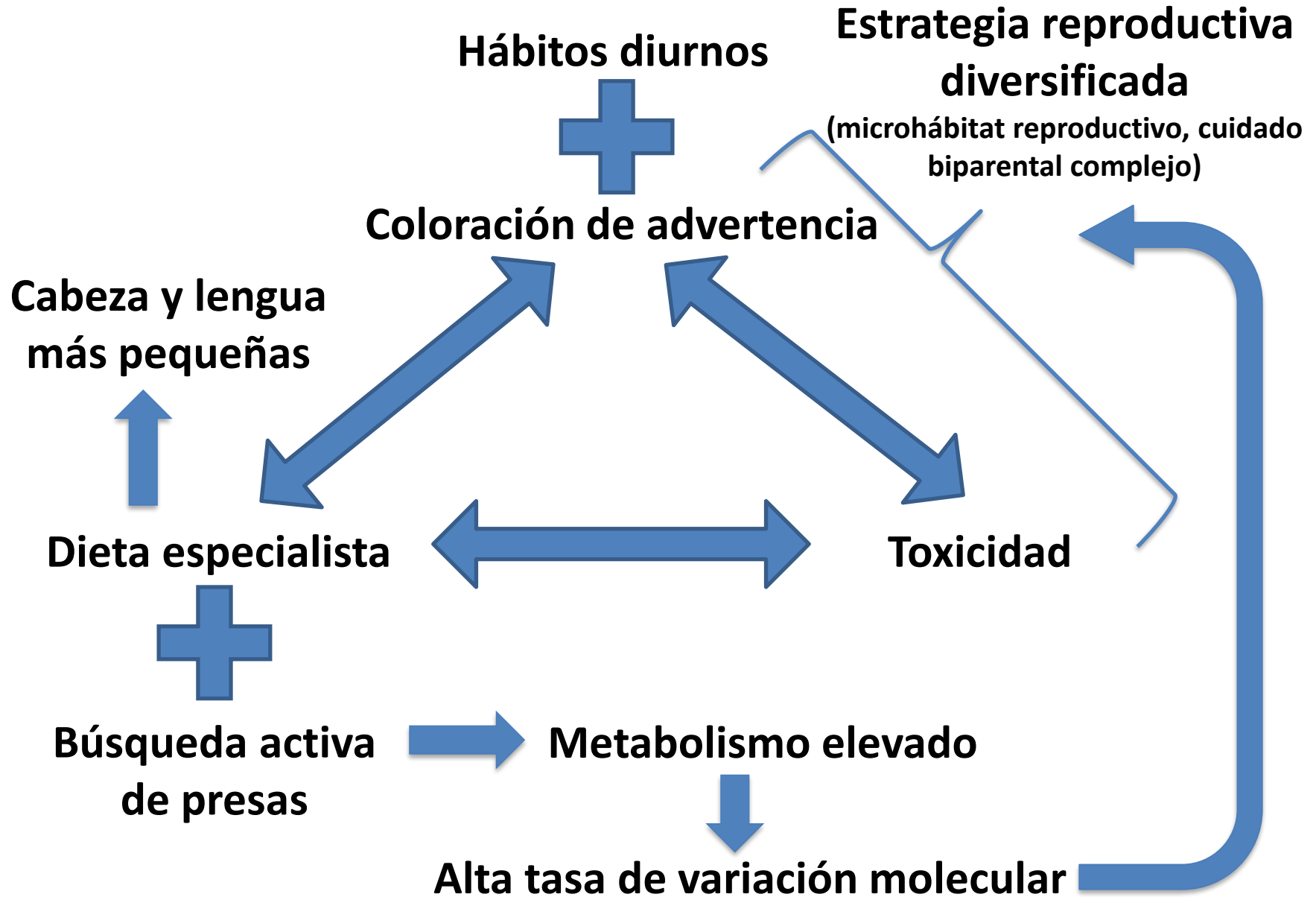
¿Coloración aposemática, toxicidad y dieta especialista aparecieron más de una vez en el linaje?



El aposematismo evolucionó cinco veces independientemente en los linajes

La dieta especialista surgió tres veces en los linajes

Estudio de caso



Experimental Evidence for

RALPH A. SAVORITO, RACHEL

Brightly colored poison
chemical defense against
considered an aposematic
have specifically tested
experiment designed to
Oophaga (=Dendrobates)
used plasticine frog model
Predation rates on brown

ORIGINAL ARTICLE

HOW BRIGHT AND HOW EXPLAINING DIVERSITY SIGNAL STRENGTH

Michael P. Speed^{1,2} and Graeme D. Ruxton^{3,4}

¹School of Biological Sciences, University of Liverpool, Liverpool, UK

²E-mail: speedm@liverpool.ac.uk

³Division of Environmental and Evolutionary Biology, University of

www.nature.com/scientificreports

scientific reports

OPEN Aposematism facilitates the diversification of parental care strategies in poison frogs

Juan D. Carvajal-Castro^{1,2,3}, Fernando Vargas-Salinas², Santiago Casas-Cardona²,
Bibiana Rojas^{1,4} & Juan C. Santos¹

Many organisms have evolved adaptations to increase the odds of survival of their offspring. Parental care has evolved several times in animals including ectotherms. In amphibians, ~10% of species exhibit parental care. Among these, poison frogs (Dendrobatidae) are well-known for their extensive care, which includes egg guarding, larval transport, and specialized tadpole provisioning with trophic eggs. At least one third of dendrobatids displaying aposematism by exhibiting warning coloration that informs potential predators about the presence of defensive skin toxins. Aposematism has a central role in poison frog diversification, including diet specialization, and visual and acoustic communication; and it is thought to have impacted their reproductive biology as well. We tested the latter association using multivariate phylogenetic methods at the family level. Our results show complex relationships between aposematism and certain aspects of the reproductive biology in dendrobatids. In particular, aposematic species tend to use more specialized tadpole-deposition sites, such as phytotelmata, and fewer fewer tadpoles than non-aposematic species. We propose that aposematism may have facilitated the diversification of microhabitat use in dendrobatids in the context of reproduction. Furthermore, the use of resource-limited tadpole-deposition environments may have evolved in tandem with an optimal reproductive strategy characterized by few offspring, biparental care, and female provisioning of food in the form of unfertilized eggs. We also found that in phytotelm-breeding, the rate of transition from cryptic to aposematic phenotype is 17 to 18 times higher than vice versa. Therefore, we infer that the aposematism in dendrobatids might serve as an umbrella trait for the evolution and maintenance of their complex offspring-caring activities.

Many organisms evolve morphological or behavioral adaptations that increase offspring survival^{1,2}. In animals, these strategies commonly include elaborate nest building^{3,4}, costly periodic food provisioning^{5,6} and aggressive defense of their progeny⁷. These adaptations have evolved independently several times across vertebrates, and have been shown to increase the likelihood of offspring reaching reproductive age. However, those parental care strategies often entail significant life history trade-offs for parents, such as the reduction of their reproductive output while caring for their offspring^{8–11}. Parental care investments fall within a continuum that ranges from limited or no protection to prolonged offspring attendance. In one extreme of this spectrum, species that present limited or no parental care usually have hundreds of offspring, few of which survive after birth and only a fraction of which reach maturity¹². Many such low-parental care taxa have repeated bouts of reproduction, and their offspring are relatively inexpensive to produce (i.e., small seeds, tiny larvae or thousands of eggs¹³). On the opposite side of the parental care spectrum, species with elaborate and prolonged care of their young (e.g., brood attendance and provisioning) aim their care at a small number of high-quality offspring whose survival is significantly increased by a consistent input of food (energy) and protection during early development. For parents, such behaviors are costly in terms of self-maintenance and the loss of future reproductive events^{14,15,16}. Understanding the parental care spectrum and its associated trade-offs requires dissecting a syndrome of behaviors into their individual components (e.g., ethological and morphological correlates). These components must be integrated into models that reveal the underlying parental care architecture in specific species as

Phenotypic integration emerges from aposematism and scale in poison frogs

Juan C. Santos^{a,b,c,1} and David C. Cannatella^{a,b}

^aSection of Integrative Biology and ^bTexas Memorial Museum, University of Texas, Austin, TX 78712; and ^cNational Evolutionary Synthesis Center, Durham, NC 27705

Edited by Robert E. Ricklefs, University of Missouri, St. Louis, MO, and approved February 25, 2011 (received for review July 28, 2010)

Complex phenotypes can be modeled as networks of component traits connected by genetic, developmental, or functional interactions. Aposematism, which has evolved multiple times in poison frogs (Dendrobatidae), links a warning signal to a chemical defense against predators. Other traits are involved in this complex phenotype. Most aposematic poison frogs are ant specialists, from which they sequester defensive alkaloids. We found that aposematic species have greater aerobic capacity, also related to diet specialization. To characterize the aposematic trait network more fully, we analyzed phylogenetic correlations among its hypothesized components: conspicuousness, chemical defense, diet specialization, body mass, active and resting metabolic rates, and aerobic scope. Conspicuous coloration was correlated with all components except resting metabolism. Structural equation modeling on the basis of trait correlations recovered “aposematism” as one of two latent variables in an integrated phenotypic network, the other being related to body mass and abundance (fecundity). Chemical conspicuousness, in another showing a breakdown of this relationship. In this potentially account for these divergent results. Our model locates the optimal trade-off of costs and benefits. We show that optimal aposematic conspicuousness is, especially where population sizes and season lengths vary between species, may be negatively correlated with toxicity: this is especially the case when the members of different populations. Finally, when displays incur no allocation aposematic conspicuousness, rather a large array of alternative forms of a display

metric consequences for physiological processes (15). Therefore, metabolic rates may be related to the origin and maintenance of aposematism.

Two metabolic parameters commonly studied in ectotherms are resting and active metabolic rates (i.e., RMR and AMR). RMR is the minimal energetic cost to sustain life during inactivity, in controlled temperature, and in a postabsorptive status (16). In contrast, AMR is the upper energetic cost of physical activity by locomotor muscles at their aerobic maximum (17, 18). The difference between AMR and RMR is aerobic scope (hereafter, scope), which generally reflects physical activity and athletic prowess (16). However, most comparative studies use only RMRs (19).

Likewise, phenotypic integration, which we model as a network of dependent relationships among organismal traits, is rarely explored using phylogenetic methods (1). Poison frogs (Dendrobatidae) are perhaps unparalleled for this purpose because

- ✓ El aposematismo no solo actúa como defensa visual, sino que está fuertemente vinculado a la evolución de otros rasgos.
- ✓ Existen correlaciones complejas entre los aspectos que apuntan a un proceso evolutivo multifacético, donde un único rasgo puede impulsar la diversificación de estrategias vitales para la supervivencia.

¹Department of Biological Sciences, St. John's University, Jamaica-Queens, NY, USA. ²Grupo de Evolución, Ecología y Conservación (EECO), Programa de Biología, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia. ³Department of Biology and Environmental Science, University of Jyväskylä, Jyväskylä, Finland. ⁴Department of Interdisciplinary Life Sciences, Konrad Lorenz Institute of Ethology, University of Veterinary Medicine Vienna, Vienna, Austria. *email: carvajalcastro@gmail.com

¿Preguntas?

Copyright Brian Freiermuth, insituexsitu.com



Oophaga pumilio