



**¿Cripsis o aposematismo?
Variación de la línea dorsolateral en especies
co-mimetas**

Trabajo de grado para optar al título de Biólogo

Sebastián Di Doménico

Director:
Adolfo Amézquita, PhD.

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
GRUPO DE ECOFISIOLOGÍA, COMPORTAMIENTO Y
HERPETOLOGÍA
BOGOTÁ, 2016

¿Cripsis o Aposematismo?

Variación de línea dorsolateral en especies co-mimetas

Sebastian Di Domenico

Resumen: La coloración en anuros posee gran cantidad de ejemplos de adaptaciones anti-depredatorias. El aposematismo y el camuflaje son estrategias poco compatibles debido a las interacciones que estas tienen con los depredadores. En la actualidad se cree que la línea dorsolateral presente en gran cantidad de anuros puede tener características que ayuden a aumentar la ocultabilidad de las especies. Sin embargo, el género *Ameerega* presenta dicha línea y una coloración aposemática por lo que las características de esta podrían ser aposemáticas o crípticas. En el presente estudio se evaluarán las características de la línea dorsolateral entre especies de este género que comparten las señales aposemáticas con el fin de evaluar si la línea se comporta como una señal aposemática o como coloración tipo camuflaje.

Introducción

El aposematismo se define cuando una apariencia conspicua (visual, olfativa o auditiva) funciona para advertir la falta de rentabilidad (inapetencia o toxicidad) a los depredadores (Servedio, 2000; Gamberalle-Stille, 2001). En el caso del aposematismo colorido las señales de advertencia incluyen colores conspicuos para advertir sobre su falta de rentabilidad (Harvey & Paxton, 1981). Probablemente el caso más famoso de aposematismo en vertebrados serían las ranas dardo (Dendrobatidae (Cope, 1867)) debido a que poseen colores llamativos y, en algunas especies, muy alta toxicidad (Myers & Daly, 1983). Esta familia posee 184 especies endémicas del neotrópico (Frost, 2015). Dentro de algunas especies de esta familia se han reportado algunos de los alcaloides más potentes de la naturaleza (Daly et al. 1987). Debido a las ventajas selectivas del aposematismo, se esperaría que otros organismos evolucionaran colores similares que reduzcan el riesgo de ser depredados, una idea muy antigua en la biología evolutiva (Bates, 1862; Müller, 1879; Prates et al. 2012; Summers & Clough 2001).

Los organismos imitadores pueden ser agrupados en dos categorías; los de mimetismo de tipo Batesiano y los del tipo Mulleriano (Mallet & Joron, 1999). El mimetismo Batesiano es aquel en donde una especie apetecible imita las señales conspicuas de una especie menos apetecible para evadir a los depredadores (Darst & Cummings 2006; Sherratt, 2002, Kikuchi & Pfenning, 2010). Por otro lado, la hipótesis de Muller (1879) sugiere que los organismos tóxicos que compartan las señales conspicuas reconocibles por los depredadores tendrán una ventaja adaptativa. (Müller, 1879; Mallet & Joron 1999; Turner & Speed, 1999; Symula et al, 2001). La teoría predice que la eficacia de la señal de advertencia depende de la capacidad del depredador de asociar su conspicuidad con su falta de rentabilidad (Mappes et al. 2005; Choteau & Angers, 2011). Debido a esto, los polimorfismos en animales imitadores deberían ser escasos debido a que los depredadores discriminan la falta de rentabilidad de sus presas con una señal aposemática clara

(Mallet & Joron, 1999; Joron & Mallet, 1998; Mappes et al. 2005). Con base en lo anterior, las presiones de selección por parte de los depredadores generarían similitudes entre los colores de las especies involucradas en los dos tipos de mimetismo (Jaron & Mallet, 1998). El nivel de discriminación de la señales conspicuas depende de cada depredador, por lo tanto diferentes depredadores podrían ejercer presiones diferentes lo que determinaría el nivel de variación en las señales de los animales co-mimetas (Darst & Cummings, 2006; Jaron & Mallet, 1998).

Por otro lado, el camuflaje es uno de los métodos más utilizados por los organismos para evadir el riesgo de depredación (Stevens & Merilaita, 2009; Woolbright & Stewart, 2008). Sin embargo, una baja conspicuidad con respecto a la coloración de fondo puede aún resaltar el contorno de un animal (Wallace, 1889; Stevens & Marilaita, 2009). Por lo tanto, además de una coloración poco conspicua, el camuflaje también puede darse por coloración disruptiva (Stevens & Marilaita, 2009), donde ciertos patrones rompen el esquema corporal del animal y le resulta al depredador más difícil encontrar su presa. Se cree que las manchas irregulares y líneas dorsolaterales de muchos anfibios funcionan para romper el patrón del cuerpo y confundir a los depredadores (Duellman & Trueb, 1986; Woolbright & Stewart, 2008; McElroy, 2015).

Gran cantidad de dendrobátidos del género *Ameerega* presentan señales aposemáticas y línea dorsolateral (Vitt & Caldwell, 2014; Prates et al, 2012). Algunos investigadores sugieren que estas líneas son características que involucrarían a varias especies en un complejo mimético (Vitt & Caldwell, 2014). Por lo tanto, si estos patrones de coloración presentan características aposemáticas, estas deberían diferir muy poco entre especies involucradas en un grupo de especies que se imitan (co-mimetas). En el caso contrario, si los patrones sirven para el camuflaje estos deberían variar más entre especies co-mimetas ya que los depredadores no utilizan esta coloración para aprender sobre falta de rentabilidad.

Un buen modelo para probar estas predicciones es el de las ranas del género *Ameerega*. Algunas de las especies de este género presentan patrones de coloración similar y muchas viven en simpatría lo que podría contribuir a la evolución de señales conjuntas. También, la mayoría de las especies presentan una línea dorsolateral y señales aposemáticas claras, tales como muchas inguinales y axiales de color naranja, amarillo o rojo. En este estudio se evaluarán qué tanto difieren las señales de las líneas dorsolaterales con respecto a las señales aposemáticas entre dos especies de *Ameerega* (*A. picta* & *A. hahneli*) involucrados en un posible escenario de mimetismo mülleriano.

La similitud entre las zonas conspicuas de las ranas debería variar dependiendo de la exigencia de los depredadores al reconocer la señal como conspicua (Kikuchi & Pfennig 2010). Experimentos realizados en serpientes han sugerido que la poca selectividad de los depredadores sobre las falsas corales ha generado mimetismo imperfecto, es decir, un mimetismo en el que las proporciones de los patrones y los colores no son exactamente similares entre co-mimetas (Kikuchi & Pfennig 2010). Aun así se esperaría encontrar relativamente poca variación entre las zonas conspicuas de ambas especies, ya que estas estarían sujetas a presiones de selección por parte de los depredadores. Por lo tanto se esperaría encontrar altos niveles de variación en las zonas donde la señal aposemática no es clara en las dos especies, ya que al no estar bajo presiones de selección (es decir que los depredadores no utilizaran las zonas inconspicuas para reconocer la falta de rentabilidad) pueden variar con mayor intensidad.

Para evidenciar lo mencionado anteriormente es necesario tomar fotografías de ambas especies para poder observar dicha variación. Al no saber el efecto del flash sobre el análisis de color es necesario utilizar fotografías con y sin flash. Esto se debe a que el flash es una fuente de luz blanca de mayor intensidad a la de la luz ambiental. Al ser utilizada en una superficie altamente reflectante (como lo es la piel de la mayoría de anuros) podría llegar a marcar diferencias en el análisis de RGB en comparación con una luz menos intensa y más difusa como lo es luz ambiental en un espacio con sombra.

Objetivos del estudio

- Identificar si el uso del flash tiene significancia sobre el análisis de color.
- Observar el nivel de similitud en el espacio de color entre ambas especies involucradas en el mimetismo.
- Establecer si la línea dorsolateral presenta una variación similar a la de una señal aposemática o a una señal poco conspicua en el mimetismo mülleriano.

Materiales y métodos

La toma de datos fue realizada en el área de conservación privada de Panguana en la provincia de Puerto Inca en Perú. Se les tomó fotos a 11 individuos de *Ameerega picta*, 11 individuos de *Ameerega hahneli* y, a manera de especie control, 8 individuos de *Allobates sp.* Las fotografías fueron tomadas con flash y sin flash, utilizando con una carta de color Kodak como referencia de blanco. Al no saber el efecto del flash sobre el análisis de color se utilizaron fotografías con flash y sin flash las cuales fueron comparadas para ver el efecto de este sobre los resultados. Para tomar las fotografías se utilizó una cámara digital tipo réflex, bajo un asentamiento con techo durante el día. A las fotos se les realizó una corrección de balance de blancos utilizando el programa Photoshop Lightroom 5. Posteriormente se realizó un análisis de brillo en rojo, verde y azul (RGB)

utilizando el programa ImageJ 64bit a todas las fotografías midiendo el brillo en el área dorsal (zona inconspicua), mancha femoral (zona conspicua) y línea dorsolateral (ver **Figura 1**). Se analizó el brillo de las áreas de mancha femoral, línea dorsal y área dorsal, como zona inconspicua. Para definir el valor de brillo de las diferentes partes del cuerpo fue necesario re-expresar la puntuación del brillo (r,g y b) de forma relativa al brillo total [$R'=r/(r+g+b)$, $G'=g/(r+g+b)$, $B'=b/(r+g+b)$]. Posteriormente esta información se utilizó para general las variables (LM= $R'-G'$ y B= B') las cuales definen un espacio de color de dos dimensiones en el que se pueden representar y comparar las partes del cuerpo y las especies (Amézquita et al. 2009). Para los puntos ubicados en este espacio de color se realizaron elipses de intervalos de confianza del 95% para cada especie. Con base en esto, se espera poder discriminar gráficamente si las especies y el uso del flash son significativamente diferentes en el espacio de color. Las diferencias entre los valores de color de las especies fueron calculadas utilizando distancias multivariadas de Mahalanobis y estas se compararon entre los tipos de señal de las ranas utilizando un análisis de Kruskal-Wallis debido a la falta de normalidad en los datos.

Resultados

Los resultados (ver **Figuras 2, 3 y 4**) evidencian que no hay un efecto significativo del uso del “flash” sobre el nivel de solapamiento de las elipses con intervalos de confianza del 95%. Esto se debe a que las elipses que representan los datos a partir de fotos sin flash se solapan considerablemente con aquellas realizadas con flash lo que significa que no son significativamente diferentes. Debido a esto los análisis posteriores se realizaron utilizando las fotos con flash.

Las diferencias entre las áreas del cuerpo de *A. picta* y *A. hahneli* no son significativas debido al solapamiento de las elipses con intervalos de confianza del 95% (ver **Figuras 5, 6 y 7**). Esto significa que para las tres partes del cuerpo seleccionadas (ver **Figura 1**) no existen diferencias significativas entre ambas especies. El ANOVA realizado para observar las diferencias entre las distancias multivariadas de Mahalanobis para las diferentes partes del cuerpo otorgó un resultado significativo (p-value=0,04). Sin embargo, al realizar una prueba Tukey las diferencias no son significativas entre la línea dorsolateral y el área dorsal (p-value=0,2). Esto se debe a que la mancha femoral presenta menos variación en las distancias multivariadas con respecto al resto de partes del cuerpo utilizadas en el estudio (ver **Figura 8**).

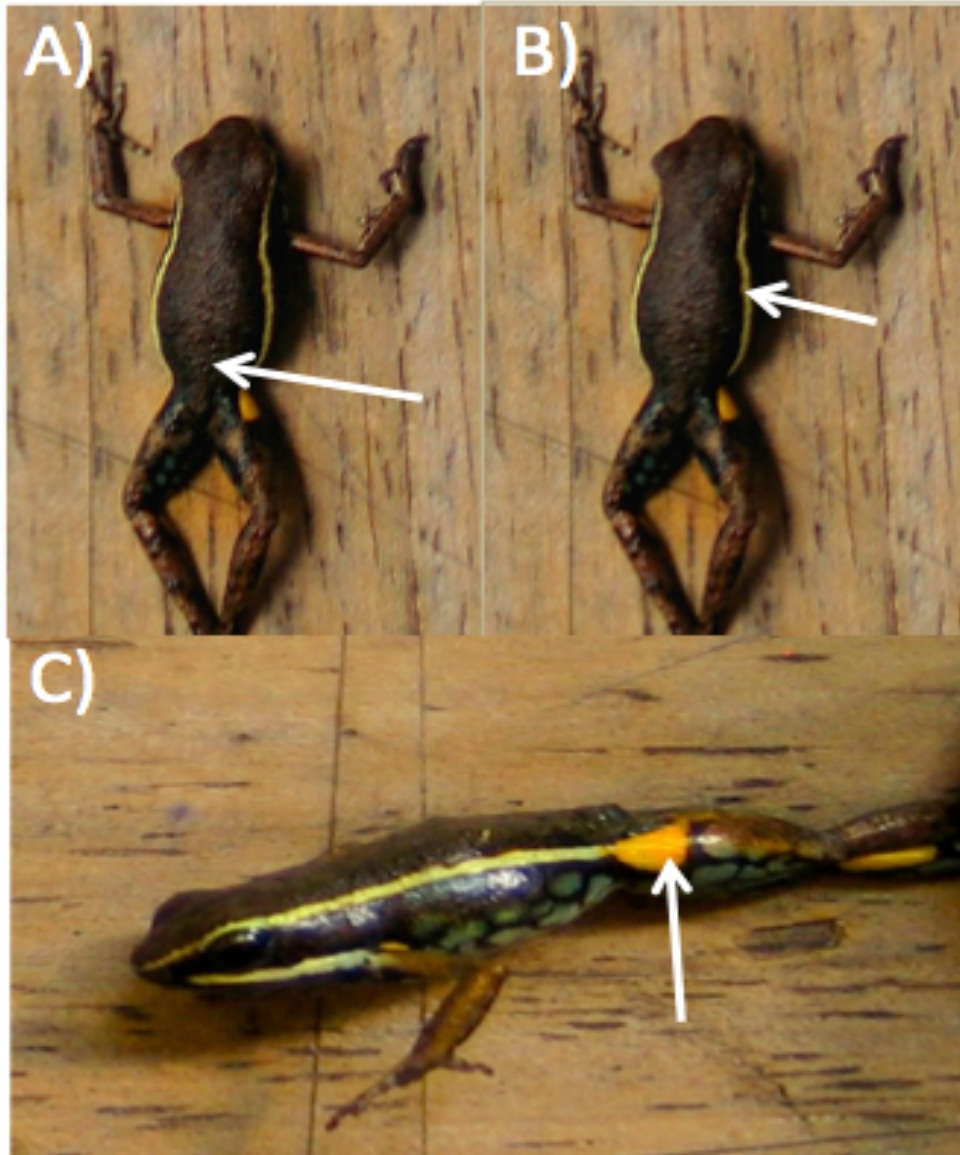


Figura 1: En esta figura se pueden ver las diferentes partes del cuerpo utilizadas en el análisis de RGB. Para cada rana de cada especie se le realizó dicho análisis en el área dorsal (A), la línea dorsolateral (B) y la mancha femoral (C) utilizando el programa ImageJ 64bit.

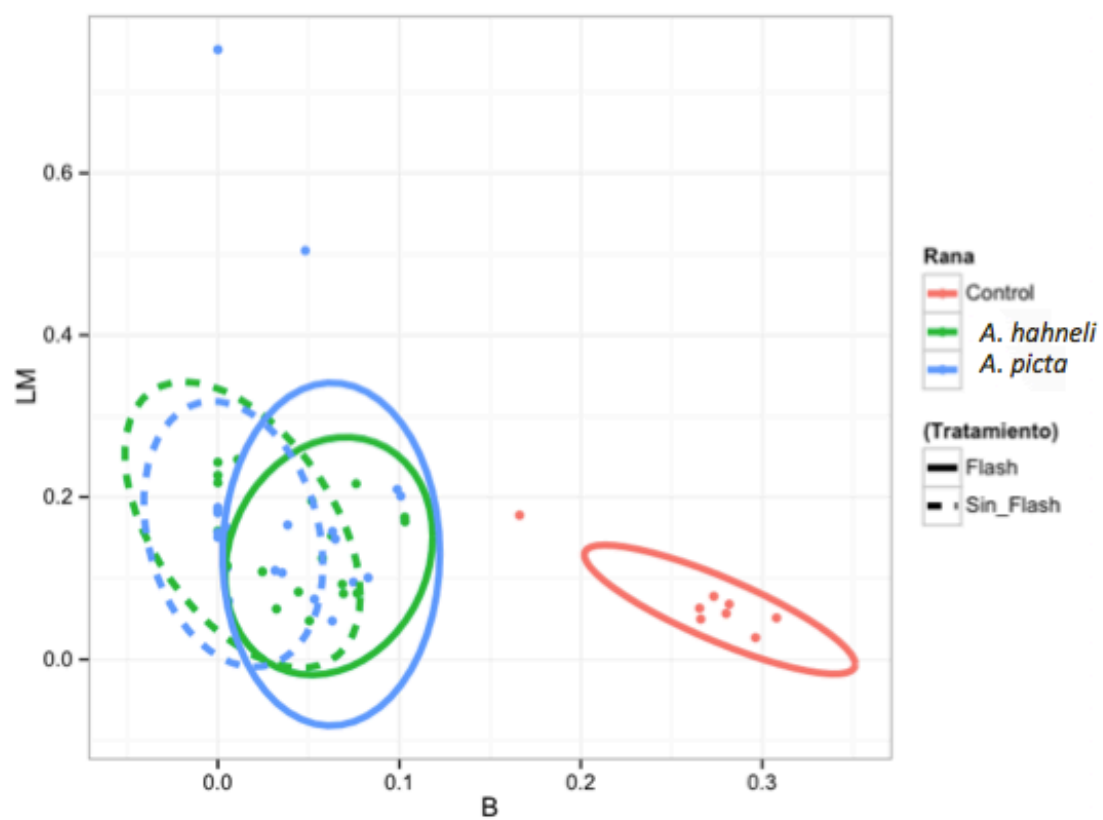


Figura2: Espacio de color para la mancha femoral (señal aposemática). Se puede evidenciar que no existen diferencias significativas entre *A. hahneli* (Verde) y *A. picta* (Azul) en dicho espacio debido al solapamiento de las elipses con intervalos de confianza del 95%. Por otro lado, se puede observar que los datos obtenidos con flash (línea continua) y sin flash (línea punteada) también solapan las elipses, por lo tanto no son significativamente diferentes. Se pueden ver diferencias significativas entre el control (Rojo) y las demás especies.

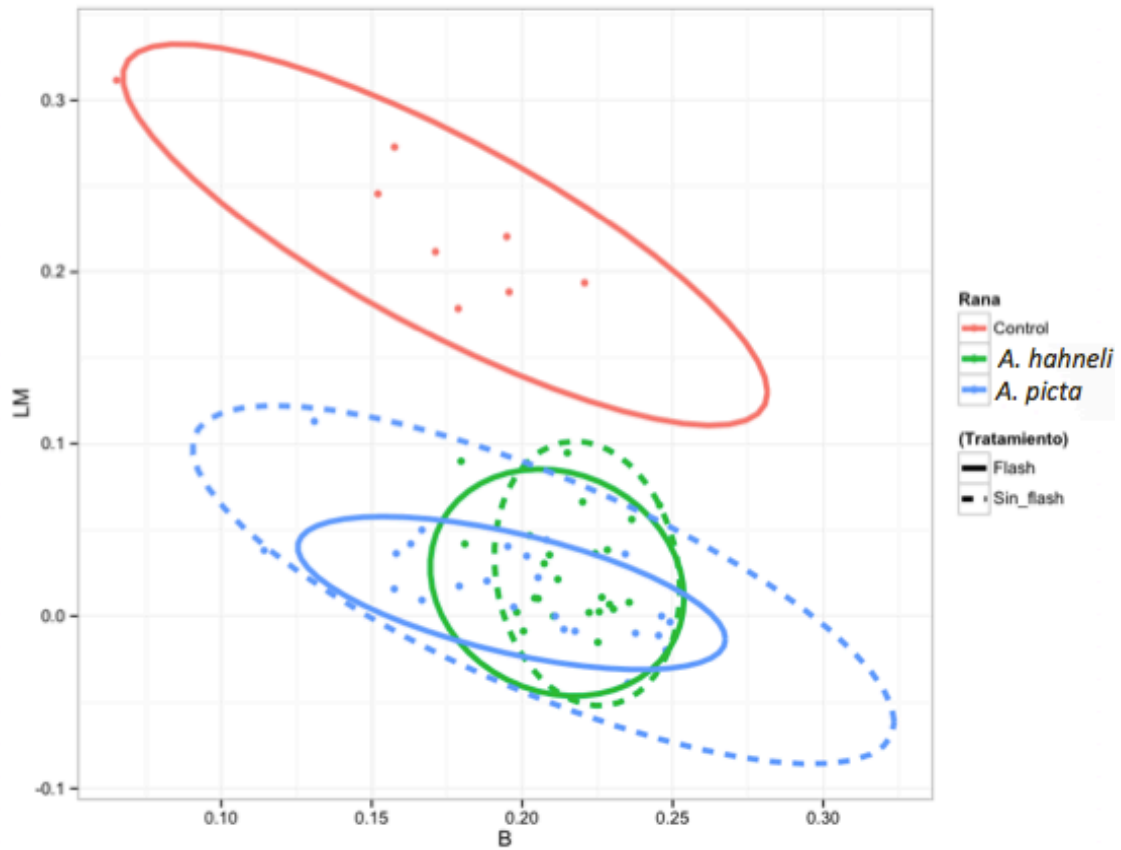


Figura3: Espacio de color para la línea dorsolateral. Se puede evidenciar que no existen diferencias significativas entre *A. hahneli* (Verde) y *A. picta* (Azul) en dicho espacio debido al solapamiento de las elipses con intervalos de confianza del 95%. Por otro lado, se puede observar que los datos obtenidos con flash (línea continua) y sin flash (línea punteada) también solapan las elipses, por lo tanto no son significativamente diferentes. Se pueden ver diferencias significativas entre el control (Rojo) y las demás especies.

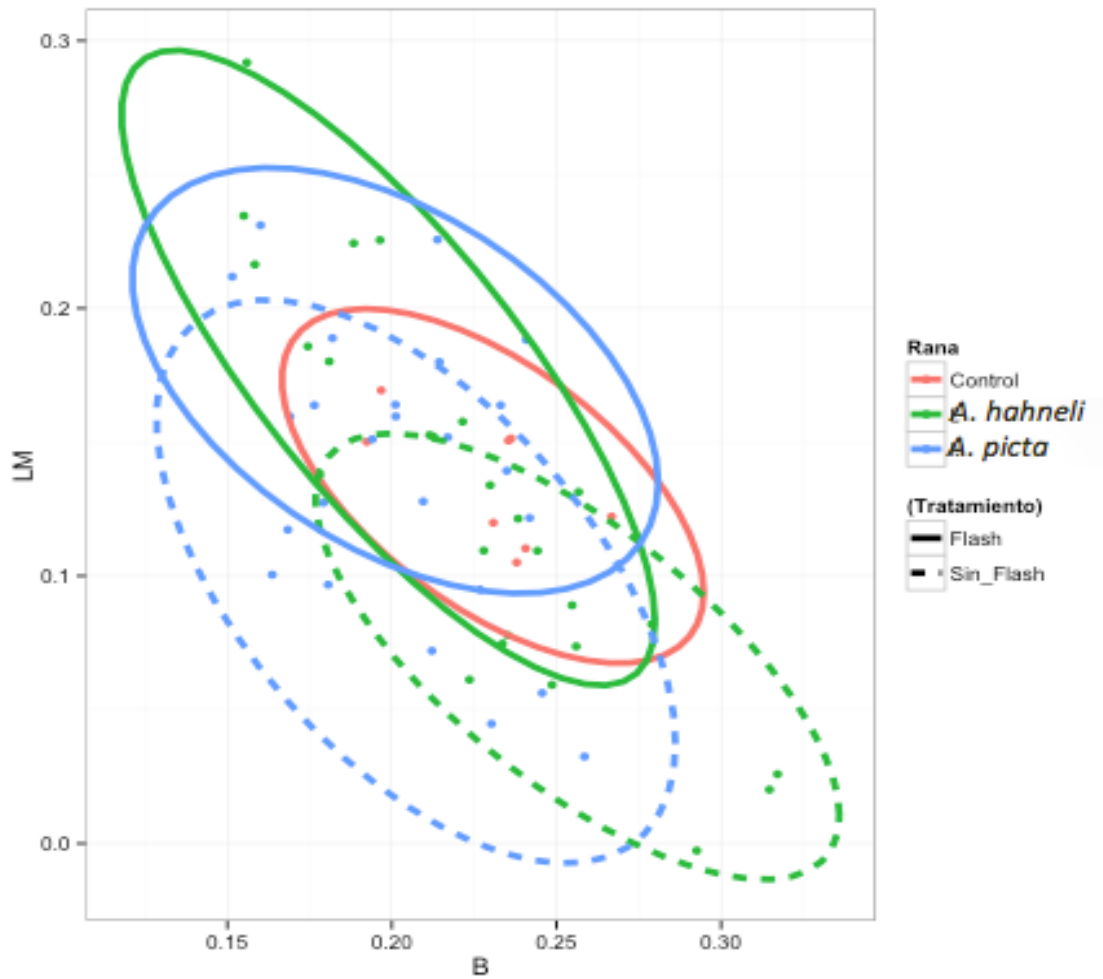


Figura4: Espacio de color para el área dorsal (zona inconspicua). Se puede evidenciar que no existen diferencias significativas entre *A. hahneli* (Verde), *A. picta* (Azul) y la especie control (Rojo) en dicho espacio debido al solapamiento de las elipses con intervalos de confianza del 95%. Por otro lado, se puede observar que los datos obtenidos con flash (línea continua) y sin flash (línea punteada) también solapan las elipses, por lo tanto no son significativamente diferentes.

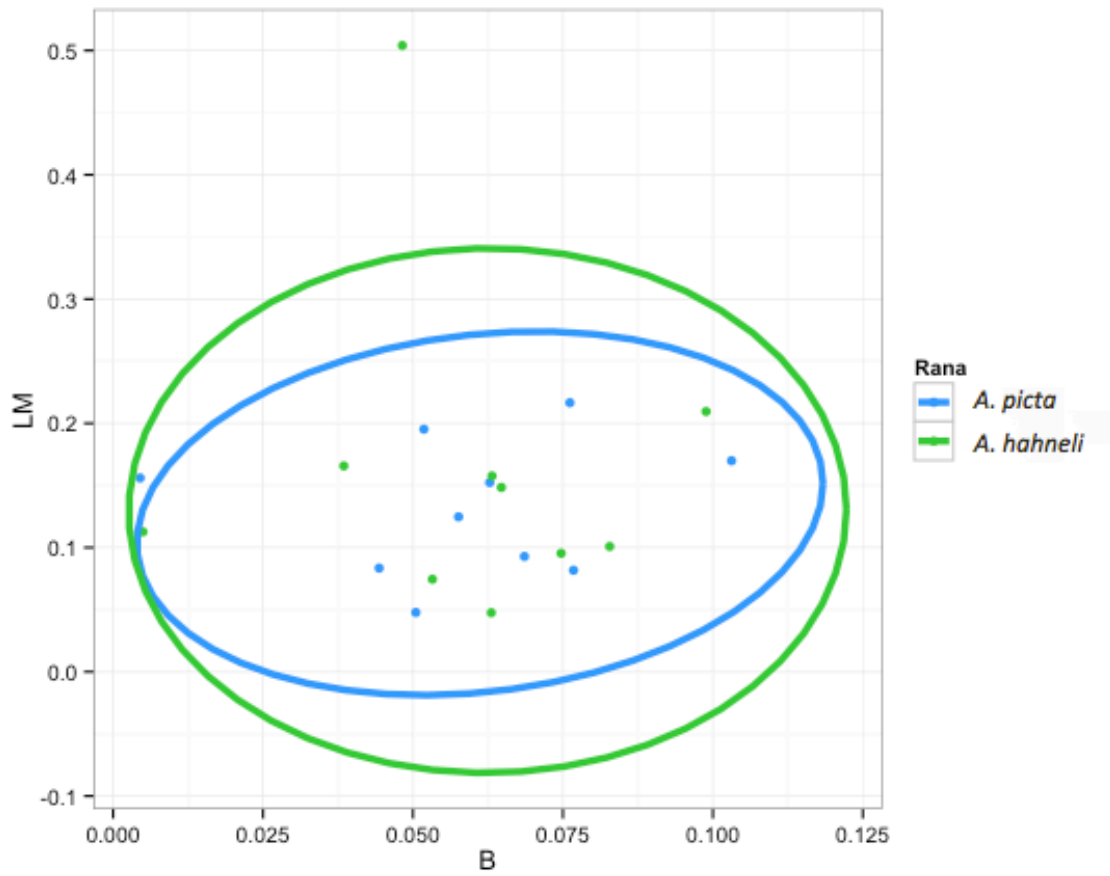


Figura 5: Espacio de color para la mancha femoral (señal aposemática) utilizando únicamente los datos obtenidos con fotografías con flash entre *A. picta* (Azul) y *A. hahneli* (Verde). Las elipses tienen un intervalo de confianza del 95%.

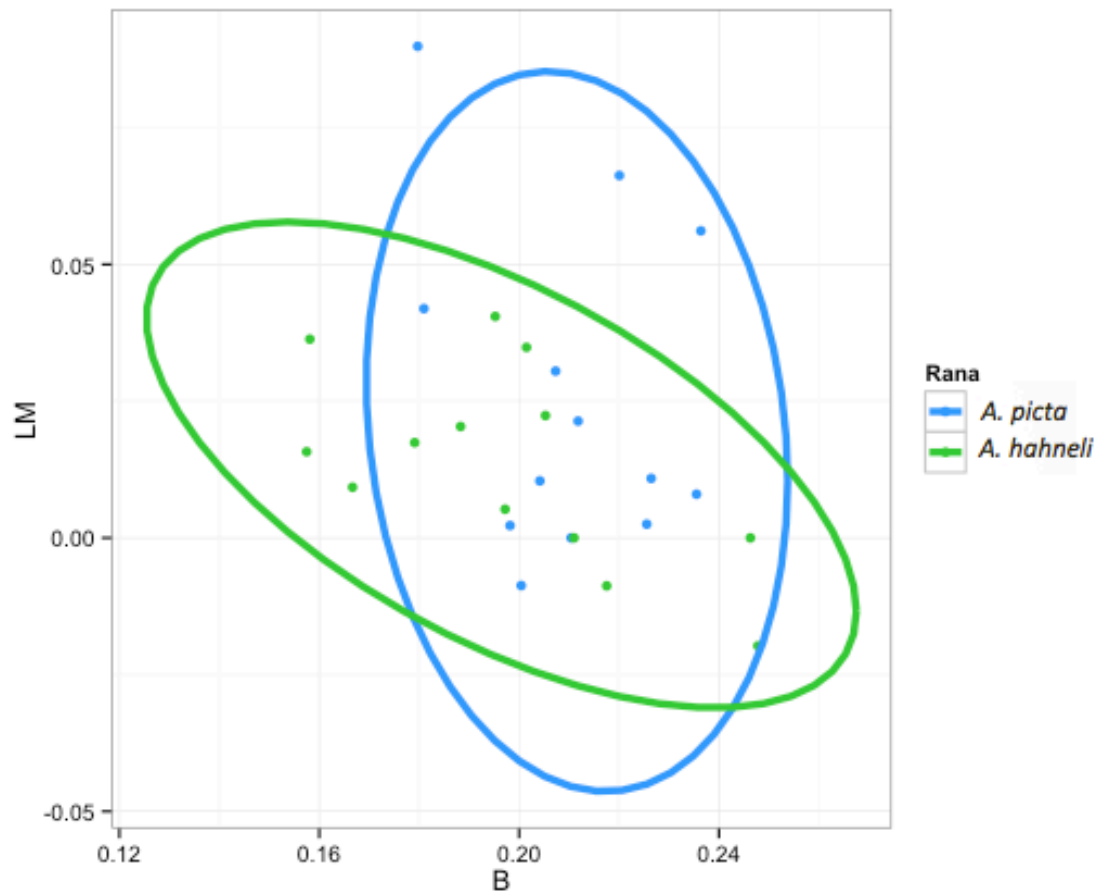


Figura 6: Espacio de color para la línea dorsolateral utilizando únicamente los datos obtenidos con fotografías con flash entre *A. picta* (Azul) y *A. hahneli* (Verde). Las elipses tienen un intervalo de confianza del 95%. No hay diferencias significativas entre ambas especies debido al nivel de solapamiento de las elipses.

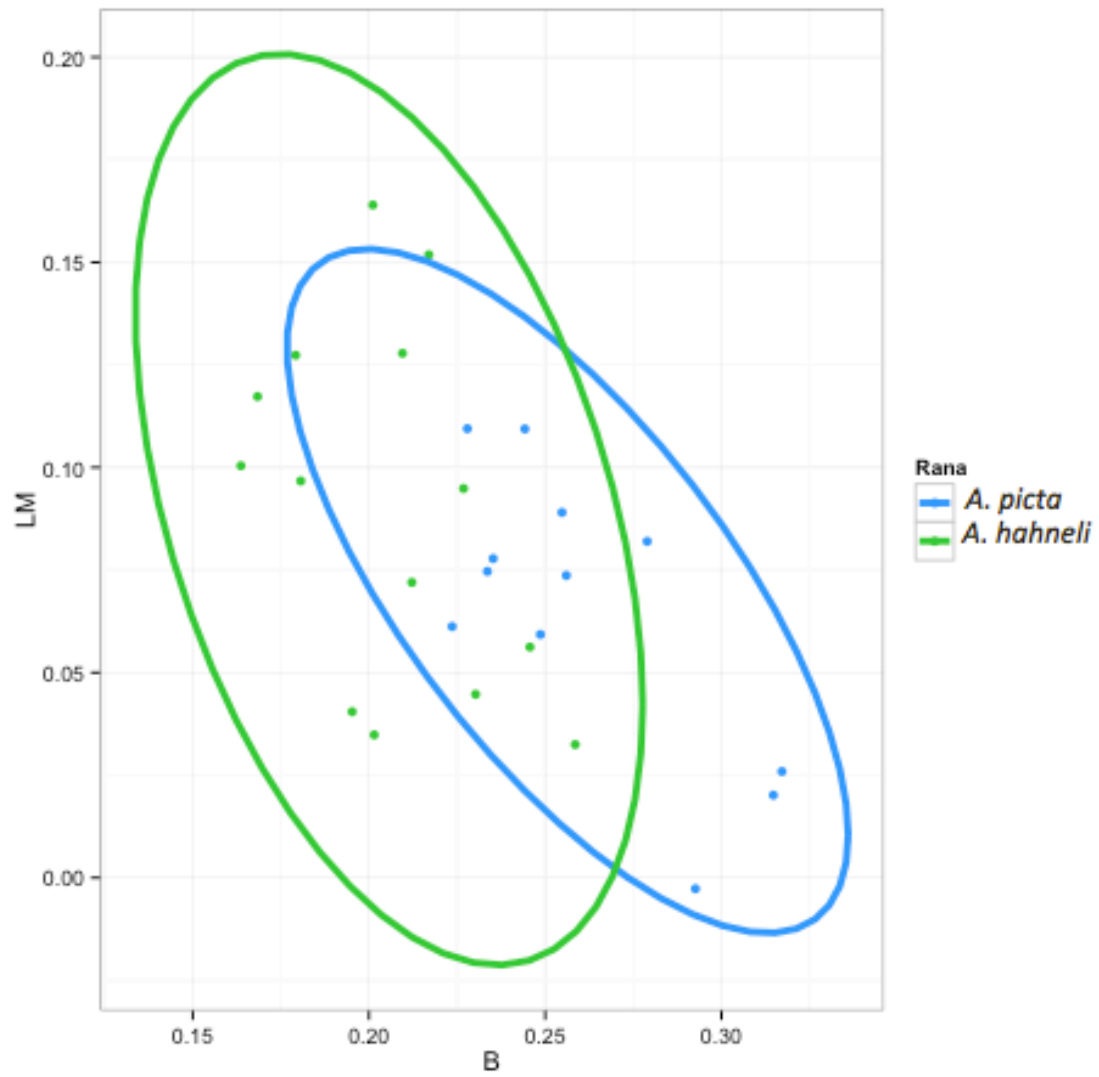


Figura 7: Espacio de color para la área dorsal (zona inconspicua) utilizando únicamente los datos obtenidos con fotografías con flash entre *A. picta* (Azul) y *A. hahneli* (Verde). Las elipses tienen un intervalo de confianza del 95%.

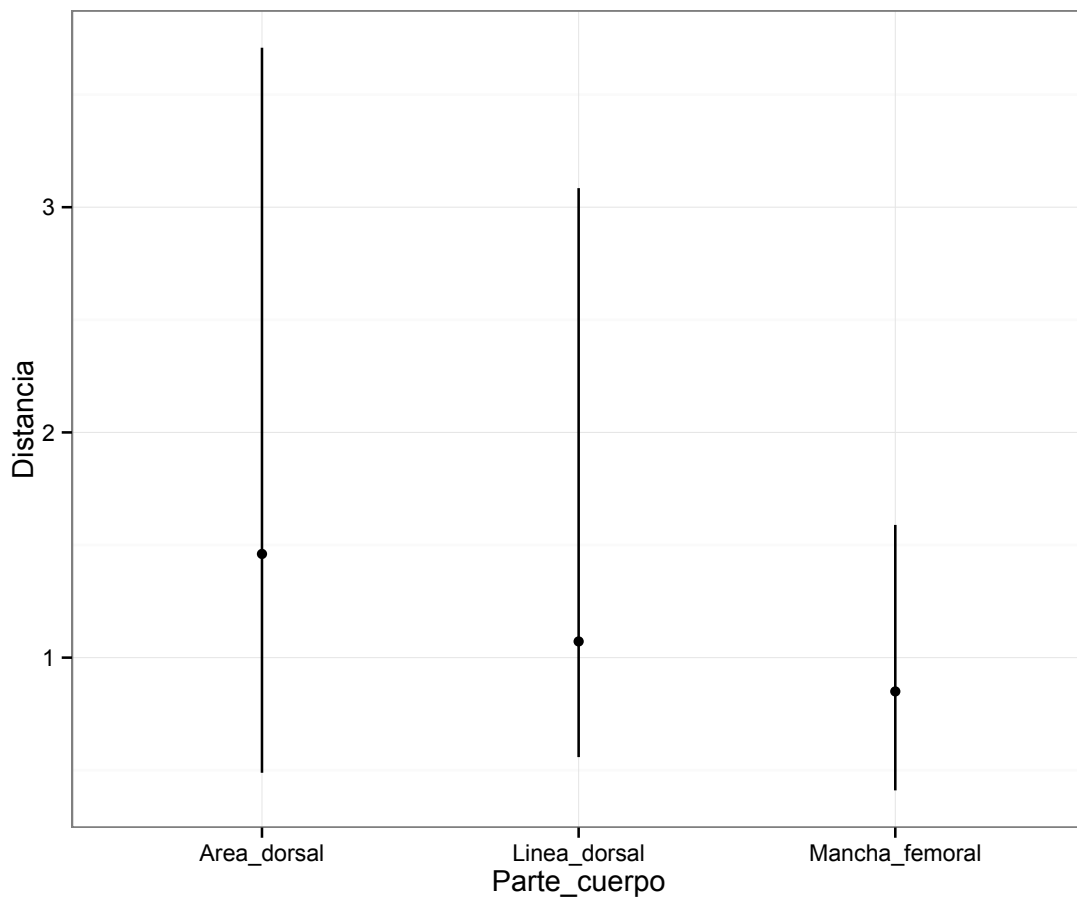


Figura 8: Diagrama de cajas con intervalos de bootstrapping de las distancias multivariadas de Mahalanobis entre *A. picta* y *A. hahneli* para las diferentes partes del cuerpo utilizadas.

Discusión

Con base en los resultados se puede evidenciar que la coloración medida en este estudio no difiere significativamente si las fotografías fueron tomadas con o sin flash (ver **Figuras 2, 3 y 4**). Por otro lado, las distancias multivariadas de Mahalanobis entre ambas especies poseen una mayor variación en la línea dorsolateral con respecto a la mancha femoral (señal aposemática). Esto podría significar que la señal aposemática está bajo presiones de selección por parte de los depredadores que reduzcan la probabilidad de polimorfismos (Darst & Cummings, 2006; Jaron & Mallet, 1998). Con base en esto, el patrón de coloración representado por las líneas puede llegar a ser coloración disruptiva como se ha

encontrado en otro tipo de anuros (Woolright & Stewart, 2008; McElroy, 2015) debido a la cantidad de varianza en comparación con la señal aposemática.

En contraste, se puede observar la precisión con la cual los co-mimetas se asemejan en su señal aposemática. Esto podría reflejar la capacidad de los depredadores de distinguir entre diferentes especies y por lo tanto las señales conspicuas deban semejarse más para enviar el mismo mensaje (Mallet & Jaron 1999; Turner & Speed, 1999; Symula et al, 2001). Estudios sobre la variación entre modelos e imitadores se han realizado en el género *Ameerega* (Darst & Cummings 2006) sin embargo estudios sobre la variación del brillo en especies involucradas en un mimetismo mulleriano no se han realizado en la actualidad.

Por último, para futuros estudios se podrían realizar análisis similares utilizando un espectro radiómetro para tener mayor exactitud midiendo y comparando el color de los animales. También, sería oportuno observar si las diferencias de la línea dorsolateral entre especies varían mas o menos en anuros involucrados en complejos miméticos en el género *Ameerega* y algunas especies de *Allobates*.

Referencias:

Amezquita, A., Lima, A. P., Jehle, R., Castellanos, L., Ramos, O., Crawford, A. J., Gasser H & Höld, W. (2009). Calls, colours, shape, and genes: a multi-trait approach to the study of geographic variation in the Amazonian frog *Allobates femoralis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(4), 826-838.

Bates, H. W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society*. 23(3), 495-566

Brandon, R. A., Labanick, G. M., & Huheey, J. E. (1979). Relative palatability, defensive behavior, and mimetic relationships of red salamanders (*Pseudotriton ruber*), mud salamanders (*Pseudotriton montanus*), and red efts (*Notophthalmus viridescens*). *Herpetologica*, 35(4), 289-303.

Brown, J. L., Twomey, E., Amezquita, A., Souza, M. B., Caldwell, J. P., Loetters, S., ... & Summers, K. (2011). A taxonomic revision of the Neotropical poison frog genus *Ranitomeya* (Amphibia: Dendrobatidae). *Zootaxa*, 3083, 1-120.

Chouteau, M., & Angers, B. (2011). The role of predators in maintaining the geographic organization of aposematic signals. *The American Naturalist*, 178(6), 810-817.

Daly, J. W., Myers, C. W., & Whittaker, N. (1987). Further classification of skin alkaloids from neotropical poison frogs (Dendrobatidae), with a general survey of toxic/noxious substances in the amphibia. *Toxicon*, 25(10), 1023-1095.

Darst, C. R., & Cummings, M. E. (2006). Predator learning favours mimicry of a less-toxic model in poison frogs. *Nature*, 440(7081), 208-211.

- Dimitrova, M., & Merilaita, S. (2010). Prey concealment: visual background complexity and prey contrast distribution. *Behavioral Ecology*, 21(1), 176-181.
- Frost, Darrel R. (2015). *Amphibian Species of the World*. New York: American Museum of Natural History, New York, USA. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Gamberale-Stille, G. (2001). Benefit by contrast: an experiment with live aposematic prey. *Behavioral Ecology*, 12(6), 768-772.
- Gilbert, F. (2005). 9 The Evolution of Imperfect Mimicry. Fellowes M.D.E (Ed.) *Insect evolutionary ecology*, (pp. 231-243). Nottingham, UK: CABI Publishing
- Greene, H. W., & McDiarmid, R. W. (1981). Coral snake mimicry: does it occur. *Science*, 213(4513), 1207-1212.
- Harvey, P. H., & Paxton, R. J. (1981). The evolution of aposematic coloration. *Oikos*, 37(3), 391-393.
- Joron, M., & Mallet, J. L. (1998). Diversity in mimicry: paradox or paradigm?. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(11), 461-466.
- Jiggins, C. D., Naisbit, R. E., Coe, R. L., & Mallet, J. (2001). Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature*, 411(6835), 302-305.
- Kikuchi, D. W., & Pfennig, D. W. (2010). Predator cognition permits imperfect coral snake mimicry. *The American Naturalist*, 176(6), 830-834.
- Mallet, J., & Joron, M. (1999). Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 201-233.
- Mappes, J., Marples, N., & Endler, J. A. (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in ecology & evolution*, 20(11), 598-603.
- Maran, T. (2014). Scaffolding and Mimicry: A Semiotic View of the Evolutionary Dynamics of Mimicry Systems. *Biosemiotics*, 10, 1-12.
- McElroy, M. T. (2015). Teasing apart crypsis and aposematism—evidence that disruptive coloration reduces predation on a noxious toad. *Biological Journal of the Linnean Society*. 117(2), 285-295.
- Mueller F. (1879). Ituna and Thyridia; are- markable case of mimicry in butterflies. *Trans. Entomol. Soc. London* 1879:20-29
- Myers, C. W., & Daly, J. W. (1983). Dart-poison frogs. *Scientific American*, 238 (2), 120-133

Prates, I., Antoniazzi, M. M., Sciani, J. M., Pimenta, D. C., Toledo, L. F., Haddad, C. F., & Jared, C. (2012). Skin glands, poison and mimicry in dendrobatid and leptodactylid amphibians. *Journal of Morphology*, 273(3), 279-290.

Servedio, M. R. (2000). The effects of predator learning, forgetting, and recognition errors on the evolution of warning coloration. *Evolution*, 54(3), 751-763.

Stevens, M., & Merilaita, S. (2009). Defining disruptive coloration and distinguishing its functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1516), 481-488.

Stevens, M. (2007). Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1617), 1457-1464.

Summers, K., & Clough, M. E. (2001). The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(11), 6227-6232.

Symula, R., Schulte, R., & Summers, K. (2001). Molecular phylogenetic evidence for a mimetic radiation in Peruvian poison frogs supports a Müllerian mimicry hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1484), 2415-2421.

Turner, J. R., & Speed, M. P. (1999). How weird can mimicry get? *Evolutionary Ecology*, 13(7-8), 807-827.

Yeager, J., Brown, J. L., Morales, V., Cummings, M., & Summers, K. (2012). Testing for selection on color and pattern in a mimetic radiation. *Curr Zool*, 58(4), 667-675.

Woolbright, L. L., & Stewart, M. M. (2008). Spatial and temporal variation in color pattern morphology in the tropical frog, *Eleutherodactylus coqui*. *Copeia*, 2008(2), 431-437.