UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MEDIO AMBIENTE

CARRERA DE INGIENERÍA EN BIODIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS

TEMA: COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO EN SERPIENTES OJOS DE GATO ADORNADAS *(LEPTODEIRA ORNATA)* QUE CONSUMEN RANAS TÓXICAS DENDROBÁTIDAS.

Trabajo de titulación previo a la obtención del título de Ingeniería en Biodiversidad y Recursos Genéticos

Autora

Cindy Valeria Díaz Moya

Tutor

Salazar Valenzuela Christian David, PhD.

QUITO-ECUADOR

2025

AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA, REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL TRABAJO DE TÍTULACIÓN

Yo, Cindy Valeria Díaz Moya, declaro ser autor del Trabajo de Titulación con el nombre "COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO EN SERPIENTES OJOS DE GATO ADORNADAS *(LEPTODEIRA ORNATA)* QUE CONSUMEN RANAS TÓXICAS DENDROBÁTIDAS" como requisito para optar al grado de Ingeniería en Biodiversidad y Recursos Genéticos, y autorizo al Sistema de Bibliotecas de la Universidad Tecnológica Indoamérica, para que con fines netamente académicos divulgue esta obra a través del Repositorio Digital Institucional (RDI-UTI).

Los usuarios del RDI-UTI podrán consultar el contenido de este trabajo en las redes de información del país y del exterior, con las cuales la Universidad tenga convenios. La Universidad Tecnológica Indoamérica no se hace responsable por el plagio o copia del contenido parcial o total de este trabajo.

Del mismo modo, acepto que los Derechos de Autor, Morales y Patrimoniales, sobre esta obra, serán compartidos entre mi persona y la Universidad Tecnológica Indoamérica, y que no tramitaré la publicación de esta obra en ningún otro medio, sin autorización expresa de la misma. En caso de que exista el potencial de generación de beneficios económicos o patentes, producto de este trabajo, acepto que se deberán firmar convenios específicos adicionales, donde se acuerden los términos de adjudicación de dichos beneficios.

Para constancia de esta autorización, en la ciudad de Quito, a los 1 días del mes de mayo del 2025, firmo conforme:

Autor: Cindy Valeria Díaz Moya

Firma: ..

Número de Cédula: 1750534461

Dirección: Quito, Nayón.

Correo Electrónico: valediazm50@gmail.com

Teléfono: 0995516964

APROBACIÓN DEL TUTOR

En mi calidad de Tutor del Trabajo de Titulación "COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO EN SERPIENTES OJOS DE GATO ADORNADAS *(LEPTODEIRA ORNATA)* QUE CONSUMEN RANAS TÓXICAS DENDROBÁTIDAS" presentado por Cindy Valeria Díaz Moya, para optar por el Título Ingeniería en Biodiversidad y Recursos Genéticos,

CERTIFICO

Que dicho trabajo de investigación ha sido revisado en todas sus partes y considero que reúne los requisitos y méritos suficientes para ser sometido a la presentación pública y evaluación por parte del Tribunal Examinador que se designe.

Quito, 01 de mayo del 2025

Firmado electrónicamente por:
CHRISTIAN DAVID SALAZAR VALENZUELA

.....

PhD. David Salazar Valenzuela

1711099604

DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD

Quien suscribe, declaro que los contenidos y los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación, como requerimiento previo para la obtención del Título de Ingeniería en Biodiversidad y Recursos Genéticos, son absolutamente originales, auténticos y personales y de exclusiva responsabilidad legal y académica del autor.

Quito 01 de mayo del 2025

.....

Cindy Valeria Díaz Moya

1750534461

APROBACIÓN TRIBUNAL

El trabajo de Titulación ha sido revisado, aprobado y autorizada su impresión y empastado, sobre el Tema: “COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO EN SERPIENTES OJOS DE GATO ADORNADAS *(LEPTODEIRA ORNATA)* QUE CONSUMEN RANAS TÓXICAS DENDROBÁTIDAS.”, previo a la obtención del Título de Ingeniería en Biodiversidad y Recursos Genéticos, reúne los requisitos de fondo y forma para que el estudiante pueda presentarse a la sustentación del trabajo de titulación.

Quito, 01 de mayo del 2025

.....

PhD. Ibon Tobes Sesma

PRESIDENTE DEL TRIBUNAL

.....

PhD. Nora H. Oleas

PRIMER VOCAL

DEDICATORIA

Dedico esta tesis, en primer lugar, a Dios por darme resiliencia para poder culminar esta etapa, que será un gran paso para seguir creciendo tanto en lo personal como en lo profesional en mi vida.

A mi familia, especialmente a mi madre, Elizabeth Díaz, a mi hermano, Javier Díaz, a mis abuelitos Lastenia Moya y Luis Alfonso Díaz, a Judas y a Mayita que ya no está con nosotros, pero que siempre me han apoyado y motivado en el transcurso de mi carrera, recordándome que jamás debo rendirme. Ellos han sido mi mayor inspiración y motivación para continuar con mis estudios; su apoyo incondicional a lo largo de mi carrera y sus palabras de aliento me han recordado siempre la importancia de mantenerme firme y perseverar hasta alcanzar mis metas, sin rendirme nunca.

A mis jefes, Pepe Larrea y Pepita Zavala, por su constante apoyo a lo largo de mi carrera y por ser una fuente de motivación inquebrantable, recordándome siempre la importancia de perseverar y seguir adelante en cada etapa de este camino.

AGRADECIMIENTO

Agradezco a Dios por darme salud, vida y fuerza para poder llegar hasta esta etapa de mi vida.

A mi tutor, David Salazar, y a sus asistentes Amalia Espinoza-Regalado y Mauricio Mejía, así como a Santiago Chalco, quienes me apoyaron y me guiaron en este proceso para que esta tesis fuera realizada con el mayor esfuerzo y dedicación. También por su apoyo incondicional y consejos.

De manera especial a los docentes de la carrera de Ingeniería en Biodiversidad y Recursos Genéticos por ser parte de mi formación profesional.

A cada una de las personas mencionadas les agradezco infinitamente por su compañía.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

PORTADA i
AUTORIZACIÓN PARA EL REPOSITORIO DIGITAL ii
APROBACIÓN DEL TUTOR iii
DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD iv
APROBACIÓN TRIBUNAL v
DEDICATORIA vi
AGRADECIMIENTOS vii
ÍNDICE DE CONTENIDO viii
íNDICE DE TABLAS ix
ÍNDICE DE GRÁFICOS ix
RESUMEN EJECUTIVO xi
ABSTRACT xiii
INTRODUCCIÓN 1
MÉTODOS 5
RESULTADOS 12
DISCUSIÓN 20
CONCLUSIONES 25
RECOMENDACIONES 26
LITERATURA CITADA 28

CAPÍTULO I

Pregunta de investigación 1.1
Objetivo General 1.2
Objetivo Específico 1.3

CAPÍTULO II

Diseño de la investigación 2.1
Área de estudio 2.2
Obtención de especímenes 2.3
Experimentación 2.4
Análisis de datos 2.5

CAPÍTULO III

Trabajo de campo 3.1
Experimentos de reacciones alimenticias de las serpientes 3.2

Resistencia y signos de intoxiación de las serpientes.....3.3
Comparaciones entre años y estdios de desarrollo de las serpientes.....3.4

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla No.1 Variables analizadas de comportamiento alimenticio en *L. ornata* ante *E.anthonyi* en programa BORIS 11

Tabla No.2 Ocasiones en las que serpientes L. ornata presentaron reacciones alimenticias.....13

Tabla No.3 Medidas de tendencia central de las ocasiones y tiempo que las serpientes *L. ornata* sacaron su lengua, cazaron, atacaron e ingirieron a sus presas durante los experimentos de este estudio.....16

Tabla No.4 Número de serpientes *L.ornata* presentaron signos de intoxicación al alimentarse de ranas tóxicas.....17

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura No.1 Mapa del área de estudio y puntos de registro para *L. ornata* y *E. anthonyi* en Ecuador.....6

Figura No.2 Trabajo de campo en los bosques secos de los alrededores de Zapotillo, especímenes de *E. anthonyi* y *L. ornata* provincia de Loja.....8

Figura No.3 Experimentos de reacción alimenticia realizados en 2024 y 2025 con especímenes de *L.ornata y E.anthonyi*.....10

Figura No.4 Gráficos de violín de la distribución de datos y tiempo que las serpientes *L. ornata* sacaron su lengua, cazaban a las ranas las ranas o saltaron cuando las serpientes atacaron o no atacaron durante los experimentos de este estudio.....14

Figura No.5 Gráficos de violín de la distribución de datos del tiempo que las serpientes *L. ornata* , emplearon en atacar e ingerir a las ranas *E. anthonyi* durante los experimentos de este estudio.....15

Figura No.6 Gráfico de barras de reacciones comportamentales de *L. ornata* al alimentarse de *E. anthonyi* en experimentos realizados en 2021 y 2024-2025).....18

Figura No.7 Gráficos de violín de la distribución de datos del tiempo que las serpientes *L. ornata* ejecutaron su ataque **(A)** e ingirieron **(B)** a las ranas *E. anthonyi* en 2021 y 2024-2025.....19

Figura No.8 Número de interacciones de ataque de juveniles, subadultos y adultos de *L. ornata* hacia ranas tóxicas *E. anthonyi* de los alrededores de Zapotillo.....20

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MEDIO AMBIENTE

CARRERA BIODIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS

TEMA: COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO EN SERPIENTES OJOS DE GATO ADORNADAS *(LEPTODEIRA ORNATA)* QUE CONSUMEN RANAS TÓXICAS DENDROBÁTIDAS.

AUTOR: Cindy Valeria Díaz Moya

TUTOR: PhD, David Salazar Valenzuela

RESUMEN EJECUTIVO

Las interacciones depredador-presa constituyen procesos ecológicos y evolutivos fundamentales que influyen significativamente en las características morfológicas, fisiológicas y comportamentales de las especies involucradas. El comportamiento alimenticio de los depredadores es especialmente determinante para el éxito de estas interacciones. Las serpientes, como depredadores especializados, presentan diversas adaptaciones alimenticias; algunas especies incluso consumen presas tóxicas, demostrando adaptaciones específicas para contrarrestar estas toxinas. Sin embargo, aún es limitado el conocimiento sobre los mecanismos mediante los cuales serpientes neotropicales resisten las toxinas de sus presas, particularmente en términos comportamentales, fisiológicos y moleculares. Este trabajo explora el comportamiento alimenticio de una población de serpientes *Leptodeira ornata* que consume ranas tóxicas (*Epipedobates anthonyi,* familia Dendrobatidae), lo que constituye un registro novedoso

de dieta para este género de ofidios. El objetivo principal fue identificar diferencias comportamentales individuales en las serpientes durante la caza, ingestión y digestión de estas ranas, buscando posibles adaptaciones frente a sus toxinas. Se realizaron observaciones en campo en la provincia de Loja (Ecuador) y experimentos en laboratorio. Se observó una diversidad de comportamientos alimenticios, aunque la mayoría de los individuos de *L. ornata* resistió exitosamente el consumo de ranas dendrobátidas sin presentar reacciones adversas graves ni letales. Las respuestas variaron entre juveniles y adultos, así como entre años diferentes de estudio. Debido a que no se detectaron estrategias comportamentales específicas para reducir el impacto de las toxinas, se sugiere que la resistencia observada podría atribuirse a mecanismos fisiológicos o genéticos. Finalmente, se recomienda llevar a cabo estudios adicionales que identifiquen las bases moleculares y fisiológicas de esta resistencia para comprender mejor la dinámica evolutiva de las interacciones tóxicas, así como su papel en la generación y mantenimiento de la biodiversidad en estos ecosistemas.

PALABRAS CLAVE: dieta, *Epipedobates*, resistencia, toxinas

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MEDIO AMBIENTE

CARRERA BIODIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS

THEME: FEEDING BEHAVIOR IN ORNATED CAT-EYED SNAKES *(LEPTODEIRA ORNATA)* THAT CONSUME POISONOUS DENDROBATID FROGS.

AUTHOR: Cindy Valeria Díaz Moya

TUTOR: PhD, David Salazar Valenzuela

ABSTRACT

Predator-prey interactions constitute fundamental ecological and evolutionary processes that significantly influence the morphological, physiological, and behavioral characteristics of the species involved. The feeding behavior of predators is especially crucial for the success of these interactions. Snakes, as specialized predators, exhibit diverse feeding adaptations; some species even consume toxic prey, demonstrating specific adaptations to counteract these toxins. However, knowledge about the mechanisms by which Neotropical snakes resist toxins in their prey is still limited, particularly in behavioral, physiological, and molecular terms. This study explores the feeding behavior of a population of *Leptodeira ornata* snakes that consume toxic frogs (*Epipedobates anthonyi*, family Dendrobatidae), which constitutes a novel dietary record for this genus of snakes. The main objective was to identify individual behavioral differences in the snakes during the hunting, ingestion, and digestion of these frogs, seeking possible adaptations to their toxins. Field observations were conducted in the province of Loja (Ecuador) and laboratory experiments were conducted. Diversity in feeding behaviors was observed, although most *L. ornata* individuals successfully resisted the consumption of dendrobatid frogs without presenting serious or lethal adverse reactions. Responses varied between juveniles and adults, as well as between different

years of study. Because specific behavioral strategies to reduce the impact of toxins were not detected, it is suggested that the observed resistance could be attributed to physiological or genetic mechanisms. Finally, additional studies to identify the molecular and physiological bases of this resistance are recommended to better understand the evolutionary dynamics of toxic interactions, as well as their role in the generation and maintenance of biodiversity in these ecosystems.

KEYWORDS: Diet, *Epipedobates*, resistance, toxins.

CAPÍTULO I

1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre depredador y presa son procesos ecológicos fundamentales que desempeñan un papel crucial en el funcionamiento de los ecosistemas (Laws, 2017). Estos procesos no solo afectan la estructura y la diversidad biológica de las comunidades, sino que también influyen en la dinámica energética que fluye a través de la red trófica (Denno y Lewis, 2009). Las relaciones depredador-presa son, por lo tanto, esenciales para el mantenimiento de la biodiversidad ya que contribuyen a regular las poblaciones y a prevenir que una especie se convierta en dominante, lo que podría alterar el equilibrio ecológico (Ferrari et al., 2010).

Adicionalmente, en términos evolutivos, la relación depredador-presa puede ser vista como una interacción dinámica de víctima y cazador, donde ambas partes están sometidas a una presión selectiva mutua (Schmitz, 2017). Las presas desarrollan defensas para evitar ser capturadas, mientras que los depredadores desarrollan estrategias para superar estas defensas y capturar a su presa (De Matos Dias et al., 2018). Este proceso de adaptación mutua es un motor clave de la evolución, y tiene un impacto significativo en la formación de las características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento de las especies que interactúan (Arbuckle, 2017; Raya-García y Alvarado-Díaz, 2017).

En específico, el comportamiento alimenticio de los depredadores es un factor crucial que influye en el éxito de las interacciones depredador-presa (Tilman et al., 2014). Estos comportamientos incluyen estrategias de caza activas, como la persecución, y pasivas, como la emboscada, variando considerablemente entre las especies de depredadores (Badii et al., 2013). La elección de la presa, la manera en que el depredador se aproxima a su objetivo y el esfuerzo energético involucrado en la caza son factores adicionales que determinan el éxito o el fracaso en la captura de presas (Fraticelli, 2024). Estos comportamientos están adaptados a las características particulares de las presas y las condiciones del entorno, y juegan un papel clave en la eficiencia con la que los depredadores adquieren alimento (Schmitz, 2017; Levin et al., 2009).

Las serpientes son un grupo de depredadores altamente especializado que se han diversificado en una amplia variedad de nichos ecológicos, convirtiéndose en un grupo exitoso desde un punto de vista evolutivo (Roll et al., 2017; Title et al., 2024). Clasificadas

como mesodepredadores por ocupar un nivel intermedio en la red trófica, una parte importante de este éxito se debe a las diversas adaptaciones relacionadas a la alimentación que presentan (Mancilla et al., 2021). Por ejemplo, adaptaciones comportamentales como la constricción para inmovilizar a sus presas y matarlas rápidamente sin riesgo de ser dañadas por dientes o garras, adaptaciones morfológicas como mandíbulas altamente móviles que les permite ingerir presas de gran tamaño en relación con su cuerpo y adaptaciones fisiológicas como el uso de sistemas de envenenamiento altamente sofisticados con toxinas específicas que les permite inmovilizar y digerir a sus presas (Castoe et al., 2011; Lillywhite, 2014).

Algunas serpientes, incluso, han desarrollado estrategias alimenticias que les han permitido consumir presas que usan toxinas para defenderse de otros depredadores (van Thiel et al., 2022). Según Tarvin et al. (2023), estas estrategias que usan las serpientes son convergentes con mecanismos de resistencia a toxinas que usan algunos otros animales para este fin y que pueden categorizarse en 1) evitación de contacto con presas tóxicas o evitación de ingestión de glándulas tóxicas; 2) transformación o eliminación de toxinas por metabolismo; y 3) cambios o generación de blancos moleculares diferentes lo que las hace resistentes a estas moléculas nocivas.

A pesar de que todavía son pocos los ejemplos en serpientes donde se han estudiado extensivamente las adaptaciones para resistir las toxinas de sus presas, en la mayoría de ellos existen estrategias comportamentales que les ayudan en dicha resistencia (Kizirian, Coloma y Paredes-Recalde, 2003). Por ejemplo, las serpientes elápidas australianas *Acanthophis preaelongus* envenenan a ranas y esperan a que los péptidos tóxicos de sus presas se degraden primero para después consumirlas (Phillips y Shine, 2007). En otro caso, las serpientes colúbridas asiáticas *Oligodon fasciolatus* abren el vientre de sapos con sus dientes afilados y consumen solamente los órganos de sus presas que no contienen glándulas tóxicas (Bringsoe y Holden, 2021).

Finalmente, uno de los sistemas animales de depredadores que consumen presas tóxicas que más se han estudiado y el cual ha servido para desarrollar conceptos clave de coevolución son las serpientes *Thamnophis* que consumen salamandras del género *Taricha* en Norteamérica (Brodie III, 2011). Estas salamandras producen una potente neurotoxina llamada tetrodotoxina, la cual resulta letal en pequeñas cantidades para quien las consume. Para tolerar este tipo de toxinas, estas serpientes cuentan con la estrategia comportamental de sujetar y consumir las salamandras rápidamente, así como presentar

cambios genéticos en los canales de sodio que evitan que la tetrodotoxina bloquee completamente los impulsos nerviosos (Feldman et al., 2012; Hague et al., 2018).

En la mayoría de los ejemplos mencionados anteriormente, las presas anfibias solamente poseen una o pocas toxinas. Sin embargo, existen algunos reportes anecdóticos de diferentes géneros neotropicales de serpientes que se alimentan de ranas de la familia Dendrobatidae (Myers et al., 2022; Cadle, 2012), conocidas como ranas venenosas de dardo, las cuales poseen una amplia diversidad de alcaloides tóxicos (más de 800 compuestos de más de 20 diferentes clases químicas) que acumulan de su dieta de artrópodos, como hormigas y ácaros (Santos et al., 2016). En el presente trabajo de titulación, se investigó el comportamiento alimenticio de una población de serpientes ojos de gato adornadas (*Leptodeira ornata*) que se ha registrado recientemente que se alimentan en la naturaleza de ranas dendrobátidas *Epipedobates anthonyi* (Espinoza Regalado, 2021; Rivera Albuja, 2021).

Las serpientes *L. ornata* son especies de pequeño a mediano tamaño que ocupan áreas tropicales y subtropicales en América Central y América del Sur (Costa et al., 2022). Su dieta se compone principalmente de pequeños vertebrados y algunos invertebrados, con una marcada preferencia por los anfibios (Bioweb, 2024). En este caso, lo que hace especialmente interesante su ecología trófica es la capacidad de algunos individuos de esta especie para cazar y consumir ranas dendrobátidas, conocidas por las potentes toxinas que secretan a través de su piel. Estas ranas producen alcaloides altamente tóxicos que son eficaces en la defensa contra la mayoría de sus depredadores naturales, pues estos compuestos interfieren con las funciones del sistema nervioso y pueden inducir efectos letales en organismos que los ingieren (Ferrari et al., 2010).

Las ranas dendrobátidas nodrizas de la epibatidina (*E. anthonyi)* son tóxicas y se encuentran en las laderas occidentales de los Andes al suroeste de Ecuador y noroeste de Perú (Páez-Vacas y Funk, 2024), en altitudes que varían desde 153 hasta 1800 msnm (Coloma et al., 2021). Es una especie que desarrolla su vida en la hojarasca de bosques y áreas alteradas, están normalmente asociadas a riachuelos y presentan una actividad diurna. Son ranas conocidas por la presencia en su cuerpo del alcaloide epibatidina, el cual tiene un efecto analgésico 200 veces más potente que el de la morfina y no produce adicción como esta última; sin embargo, su alta toxicidad ha prevenido su desarrollo comercial farmacéutico (Tarvin et al., 2017).

La existencia de un depredador especializado como las serpientes ojos de gato adornadas que consumen a estas ranas tóxicas nos plantea cuestiones intrigantes sobre las estrategias adaptativas que las serpientes deben haber desarrollado para manejar este riesgo de intoxicación. Por lo tanto, mi estudio enfocado en sus estrategias comportamentales será importante para entender las dinámicas de interacciones depredador-presa desde un punto de vista ecológico y evolutivo en estos ecosistemas diversos.

1.1 Pregunta de investigación: ¿Existen diferencias comportamentales de las serpientes *Leptodeira ornata* al alimentarse de ranas tóxicas *Epipedobates anthonyi*?

La hipótesis nula que se desprende de esta pregunta de investigación es que no existen diferencias comportamentales en las serpientes *Leptodeira ornata* que se alimentan de ranas tóxicas *Epipedobates anthonyi.*

1.2 Objetivo general: Analizar diferencias comportamentales en las serpientes ojos de gato *Leptodeira ornata*, mediante experimentos de reacción alimenticia, con el fin de entender posibles estrategias adaptativas comportamentales frente al consumo de ranas tóxicas *Epipedobates anthonyi*.

1.3 Objetivos específicos:

Recolectar especímenes de serpientes *Leptodeira ornata* y de ranas *Epipedobates anthonyi* en los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador.

Ejecutar experimentos comportamentales para observar los diferentes tipos de reacción alimenticia de los especímenes de serpientes ojos de gato adornadas al presentarles ranas tóxicas como potenciales presas.

Realizar análisis de estadística descriptiva e inferencial para determinar si existen diferencias significativas en las variables comportamentales observadas.

CAPÍTULO II

2. MÉTODOS

2.1 Diseño de la investigación

La metodología utilizada en este proyecto fue de carácter descriptivo, explicativo, experimental y de campo. Se realizaron salidas de campo al cantón Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador, en donde se recolectaron los especímenes de estudio y se los llevó al laboratorio para realizar experimentos de reacción alimenticia a fines de 2024 y principios de 2025. Los datos recolectados en estos años se unieron a datos obtenidos en experimentos preliminares realizados en 2021 en el laboratorio del Dr. David Salazar-Valenzuela del Centro de Investigación de la Biodiversidad y Cambio Climático de la Universidad Tecnológica Indoamérica.

Dichos experimentos de 2021 fueron conducidos por Amalia Espinoza-Regalado, Jordi Rivera-Albuja, Diego R. Quirola y el Dr. David Salazar-Valenzuela bajo exactamente la misma metodología presentada aquí, pero con un número bajo de especímenes. En ese entonces se usaron seis especímenes adultos de *Leptodeira ornata* y seis adultos de *Epipedobates anthonyi* de los alrededores de Zapotillo. Estos individuos fueron colectados entre el 6 al 12 de julio de 2021 y los experimentos realizados desde el 17 al 20 de julio de 2021.

Posteriormente, con todos los datos obtenidos en los experimentos ejecutados entre 2021 y 2025 se realizaron los respectivos análisis estadísticos para identificar patrones y obtener conclusiones respecto a la pregunta de investigación.

2.2 Área de estudio

El trabajo realizado se concentró en los alrededores de la ciudad de Zapotillo, la cual se ubica en el cantón Zapotillo al suroeste de la provincia de Loja, Ecuador (Fig.1). Este cantón forma parte de la región Tumbesina y limita con Perú al norte, sur y oeste mientras que los cantones Puyango, Pindal, Célica y Macará se encuentran al este (Guaricela, 2012). El cantón Zapotillo está dividido en las parroquias de Zapotillo, Cazaderos, Bolaspamba, Garza Real, Paletillas, Limones y Mangahurco, las mismas que se encuentran entre 150 a 800 msnm (GAD Zapotillo, 2024). Tiene una superficie de 1 211.58 km². Su cabecera cantonal se ubica a 226 km de distancia de la cabecera provincial

de Loja. Zapotillo tiene 14 571 habitantes, siendo el cantón más extenso de Loja (Torres y Aguirre 2019). La mayoría de su población está asentada en zonas rurales con un 82.17 % y solamente un 17.83 % de personas en zonas urbanas (Guaricela, 2012).

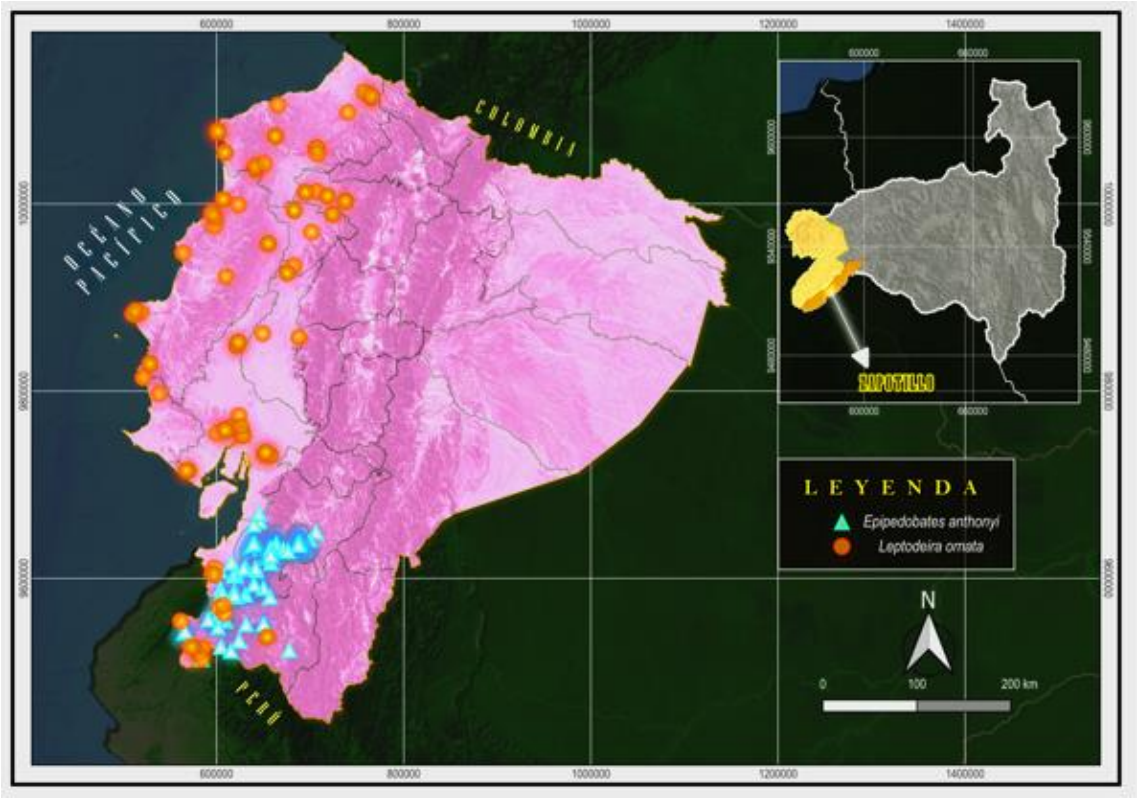

Figura 1. Mapa del área de estudio en los alrededores de la ciudad de Zapotillo, cantón Zapotillo, provincia de Loja y puntos de registro para *Leptodeira ornata* (círculos) y *Epipedobates anthonyi* (triángulos) en Ecuador según la base de datos de las biocolecciones de la PUCE (Pontificia Universidad Católica del Ecuador, 2021; 2024).

Existe una variedad considerable de ecosistemas en el cantón Zapotillo, siendo el principal el bosque seco, el cual, pese a los daños causados por actividad antrópica, aún se encuentra en un estado significativo de conservación. Los principales tipos de bosque presentes en el cantón Zapotillo son: el Bosque Deciduo de Tierras Bajas de Jama-Zapotillo, el Bosque Deciduo Piemontano de Catamayo-Alamor y el Bosque Semideciduo Piemontano de Catamayo-Alamor. También existen otros bosques que poseen una menor área como el Bosque Bajo y Arbustal Deciduo de Tierras Bajas de Jama y Zapotillo (GAD Zapotillo, 2024). Toda esta región presenta precipitaciones

anuales que van desde 500 mm hasta 2500 mm, con temporada seca extendida que va desde junio hasta noviembre, seguida por temporada de lluvia desde diciembre hasta mayo (Tapia-Armijos et al. 2015).

En este contexto, y por todas las características mencionadas anteriormente, en este lugar se ha registrado una gran variedad de especies endémicas, como aves, mamíferos, reptiles y anfibios, siendo estos últimos componentes importantes de la fauna representativa de este sitio (Armijos-Ojeda et al., 2021). Por ejemplo, se han reportado diferentes especies de reptiles como *Crocodylus acutus* (cocodrilo americano), *Phyllodactylus reissii* (salamanquesa), *Polychrus femoralis* (falso camaleón), *Holcosus septemlineatus* (lagartija terrestre de cola azul), *Oxyrhopus fitingeri* (culebra), *Boa constrictor* (boa matacaballo), *Drymarchon melanurus* (culebra de cola negra), *Mastigodryas pulchriceps* (serpiente látigo de cabeza linda), *Bothrops asper* (víbora equis) y *Leptodeira ornata* (serpiente ojo de gato) (Carvajal-Campos et al., 2021). Además, en este cantón hay una notable variedad de especies de anfibios, siendo el grupo taxonómico más amenazado. Entre las especies más comunes de anfibios que existen ahí están: *Rhinella horribilis* (sapo común), *Epipedobates anthonyi* (rana venenosa de la epibatidina), *Pristimantis lymani* (rana cutín), *Rana bwana* (rana verde), y *Trachycephalus jordani* (rana arborícola) (GAD Zapotillo, 2024). La riqueza de estas especies está vinculada a las características de su entorno que incluyen un clima subtropical seco, la presencia de ecosistemas de bosques secos y húmedos y una altitud que favorece la diversidad de microhábitats. Estas condiciones permiten que reptiles y anfibios puedan encontrar un sitio adecuado para su supervivencia y reproducción (Coloma et al., 2022).

2.3 Obtención de especímenes

Se realizaron dos salidas de campo al cantón Zapotillo (10 al 20 de noviembre y 2 al 10 de diciembre de 2024), durante las cuales se visitaron varios puntos de búsqueda y recolectaron los especímenes (Fig. 2). El trabajo de campo constó de cinco personas realizando las búsquedas de animales. En expediciones diurnas visitamos los sitios en los que se iba a muestrear durante las noches, para así reconocer previamente el área y que sea más fácil recolectar los individuos objeto de estudio. Durante expediciones nocturnas se realizaron búsquedas visuales libres en diferentes microhábitats y recolectaron especímenes de las especies de interés. Las ranas dendrobátidas *Epipedobates anthonyi* las encontrábamos en la noche descansando en los lechos de los riachuelos en donde ellas desarrollan sus actividades durante el día y procedíamos a recolectarlas en bolsas plásticas

con nuestras manos cubiertas de guantes de nitrilo. Por otro lado, los especímenes de *Leptodeira ornata* las encontrábamos activas en la noche desplazándose en diferentes zonas del bosque asociadas a los riachuelos donde buscábamos las ranas. Estas serpientes son dóciles y no intentan morder por lo que igualmente las tomábamos con las manos e introducíamos en bolsas plásticas.

Una vez encontrados los especímenes, se los recolectaron y se registraron datos asociados a cada uno de ellos como el lugar y hora de encuentro, actividad, así como características de su hábitat y microhábitat. Las ranas y serpientes fueron trasladadas en contenedores plásticos con humedad suficiente desde el cantón Zapotillo hasta los laboratorios del Centro de Investigación de la Biodiversidad y Cambio Climático (BioCamb) de la Universidad Tecnológica Indoamérica (UTI) en Quito, Ecuador. Los animales fueron recolectados bajo el permiso MAATE-DBI-CM-2022-0259 del Ministerio del Ambiente, Agua y Transición Ecológica del Ecuador otorgado al Dr. David Salazar Valenzuela.

Figura 2. Trabajo de campo en los bosques secos de los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador, durante noviembre de 2024 y especímenes de la rana *Epipedobates anthonyi* y de la serpiente *Leptodeira ornata* de esa localidad. Fotografías: David Salazar y Diego Quirola.

2.4 Experimentación

En los laboratorios del BioCamb, las serpientes fueron colocadas individualmente en terrarios plásticos, siempre precautelando que dispongan de agua y niveles de temperatura y humedad adecuada. Se las mantuvo por un mínimo de cinco días para que se adapten al cambio de hábitat y entorno de experimentación, así como para asegurarnos que hayan pasado varios días desde la última vez que se alimentaron en campo. Las ranas fueron mantenidas en contenedores plásticos cuidando también sus niveles de temperatura y humedad, y alimentándolas con grillos durante los periodos de experimentación. Cabe anotar que se ha demostrado que los niveles de toxicidad de ranas dendrobátidas disminuye al tener una dieta de cautiverio; sin embargo, esto se produce después de varios meses en estas condiciones por lo que no afectó nuestro estudio (St. Claire et al., 2005).

Los experimentos fueron realizados en diciembre de 2024 y enero de 2025 (2024-2025 de aquí en adelante). Durante los mismos, las serpientes fueron colocadas en cajas de plástico transparentes de 30 cm de ancho x 30 cm de largo x 30 cm de alto y al frente de estas áreas de experimentación se colocaron grabadoras de video, en modo infrarrojo de visión nocturna, para monitorear el comportamiento de las serpientes frente a sus potenciales presas (ranas tóxicas). Las grabaciones se empezaban a realizar a partir de las 19 horas (Fig. 3). Este horario fue seleccionado debido a que estudios previos (Oliveira et al., 2013), han demostrado que estas serpientes son nocturnas, ya que son más activas

durante la noche, principalmente porque buscan alimento y se desplazan en condiciones de poca luz. Para optimizar las condiciones de grabación, se colocó una tela negra detrás de la caja de observación, simulando un entorno más oscuro.

Antes de iniciar las grabaciones, se registraba en video el número de campo correspondiente a cada espécimen para facilitar su posterior identificación. Luego, se introducía cuidadosamente en la caja una rana seleccionada al azar, y se grababa durante 30 minutos lo que acontecía entre el par de organismos en las áreas de experimentación. En el caso de que la serpiente consumiera a la rana, se grababan otros 30 minutos para observar cuáles eran sus reacciones. Este protocolo de experimentación fue diseñado con base en observaciones iniciales de campo y laboratorio realizadas en 2020 y 2021 por Amalia Espinoza-Regalado y Jordi Rivera-Albuja con especímenes de estas especies de los alrededores de Zapotillo, así como en estudios experimentales similares (Madsen y Shine, 1994; Phillips y Shine, 2007), en los cuales se estableció que en menos de 30 minutos diferentes especies de serpientes consumen ranas ofrecidas como presas. Durante este tiempo, se observaban las reacciones de las serpientes hacia las presas, registrando si las atacaban, las consumían y si presentaban signos de intoxicación. El protocolo de experimentación fue aprobado por el Comité Institucional para el Cuidado y Uso de Animales de la Universidad Saint John, Nueva York, Estados Unidos, otorgado al Dr. Juan Carlos Santos, colaborador de este estudio.

Figura 3. Experimentos de reacción alimenticia realizados en diciembre de 2024 y enero de 2025 con especímenes de *Leptodeira ornata y Epipedobates anthonyi* de los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador.

2.5 Análisis de datos

Las interacciones entre serpientes y ranas registradas durante los experimentos fueron sistematizadas con el software BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software) (Friard et al., 2016). Este programa fue creado por Francesco Friard y Marco Gamba para la observación de comportamiento animal, y fue una herramienta de gran ayuda para registrar las reacciones alimenticias de las serpientes al ser presentadas ranas tóxicas. Las variables comportamentales incluidas se indican en la Tabla 1.

Tabla 1. Variables que se incluyeron en el programa BORIS (Friard et al., 2016) para analizar el comportamiento alimenticio en las serpientes *Leptodeira ornata* cuando fueron presentadas ranas *Epipedobates anthonyi* de los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador.

Comportamiento	Descripción
Atacar	Serpiente se lanza con su boca abierta a atacar a la rana
Ingestión	Serpiente atrapa e ingiere a la rana
Soltar	Serpiente suelta a su presa después de haberla atrapado
Restregar	Serpiente restriega su hocico contra sustrato del área de experimentación después de haber atacado a la rana
Sacar lengua	Serpiente saca su lengua como parte de su sistema sensorial de quimiorrecepción
Fallido	Rana escapa y por eso falla el ataque de la serpiente
Caza	Serpiente caza activamente desplazándose detrás de la presa
Sostener	Serpiente sostiene la presa en su boca
Saltar	Rana salta mientras está en el área de experimentación
Boca abierta	Serpiente mantiene su boca abierta después de haber atacado a la rana
Salivación excesiva	Serpiente emite saliva visible tras el contacto o intento de ingestión de la presa
Retorcerse	Serpiente presenta retorcijones en su cuerpo después de haber atacado a la rana

Se calcularon las medidas de tendencia central y dispersión de los datos para las variables de comportamiento escogidas y se realizaron pruebas estadísticas de significancia con un nivel de 0.05 en el programa R (R development core team, 2022). Debido al bajo tamaño de muestra, común para estudios de comportamiento en serpientes, todas las comparaciones categóricas se realizaron a través de tablas de contingencia y pruebas de dos proporciones N-1 (Campbell, 2007). Por otro lado, para las variables numéricas se utilizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney-Wilcoxon después de poner a prueba la suposición de homogeneidad de varianzas entre grupos a través de la prueba de Levene (Diez et al., 2019). Cuando la suposición de homogeneidad de varianzas no se cumplió, se utilizó la prueba no paramétrica de Brunner-Munzel permutada (también llamada prueba de Wilcoxon generalizada), la cual adicionalmente tampoco supone el mismo tipo de distribución para los grupos a comparar y es adecuada para muestras pequeñas (Brunner y Munzel, 2000).

Debido a que existe cierta evidencia que sugiere que la toxicidad de las ranas dendrobátidas puede variar estacionalmente (Saporito et al., 2006), realicé comparaciones entre los años que se hicieron los experimentos (*i.e.*, 2021 vs 2024-2025). Adicionalmente, se compararon los resultados obtenidos para juveniles y adultos debido a que la variación ontogénica en la dieta de serpientes es un fenómeno común (Lillywhite, 2017).

CAPÍTULO III

3. RESULTADOS

3.1 Trabajo de campo

Durante la primera salida de campo (10 al 20 de noviembre de 2024) se lograron capturar 13 serpientes *Leptodeira ornata* y 35 ranas *Epipedobates anthonyi*. En la segunda salida (2 al 10 de diciembre de 2024) se colectaron 4 serpientes *Leptodeira ornata* y 10 ranas *Epipedobates anthonyi* para realizar los experimentos. Los individuos de serpientes encontradas correspondieron a estadios juveniles, subadultos y adultos mientras que las ranas recolectadas fueron todas adultas.

3.2 Experimentos de reacciones alimenticias

Se emplearon 23 individuos de *L. ornata* de los alrededores de Zapotillo en los experimentos de alimentación; este número se compone de las 17 serpientes colectadas en noviembre y diciembre de 2024 más los 6 individuos colectados en julio de 2021. Para cinco de estas serpientes se experimentó entre dos a tres ocasiones adicionales porque no demostraron interés en las ranas durante los primeros intentos. Con las serpientes que efectivamente ingirieron a las ranas no se experimentó más ya que se las mantuvo vivas para observar si tenían alguna reacción de intoxicación posterior o, por el contrario, se las sacrificó para colectar muestras de sus tejidos para análisis moleculares fuera de los objetivos del presente estudio comportamental. Todos los especímenes fueron preservados en la colección del Museo de Zoología de la UTI. En total, se grabaron y analizaron 38 instancias de experimentación de estas serpientes con ranas *E. anthonyi* entre 2021 y 2025.

De las 38 grabaciones, en 24 (63.2 %) ocasiones las serpientes atacaron a las ranas. Por el contrario, en 14 (36.8%) instancias las serpientes no mostraron ninguna reacción a las ranas introducidas en la caja de experimentación (Tabla 2); es decir, no hubo ninguna interacción.

Tabla 2. Número de ocasiones y porcentajes del total de grabaciones entre paréntesis en las que serpientes *Leptodeira ornata* de la población de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador, presentaron diferentes reacciones alimenticias al ser presentadas ranas tóxicas *Epipedobates anthonyi* simpátricas.

Año	No. de grabaciones	No. de ocasiones en que serpientes atacaron a ranas	No. de ocasiones en que serpientes ingirieron las ranas	No. de ocasiones en que serpientes presentaron signos de intoxicación
2021	9	7	5	4
2024-2025	29	17	10	2
Total	**38 (100 %)**	**24 (63.2 %)**	**15 (39.5 %)**	**6 (15.8 %)**

De las 24 instancias en las que las serpientes atacaron a las ranas, en 15 de ellas (62.5 %) las serpientes efectivamente ingirieron a las ranas. En el resto de las ocasiones, es decir 9, estas últimas lograron escapar saltando y por lo tanto las serpientes fallaron en su ataque. De entre las serpientes que atraparon a su presa, solamente una soltó a la rana; el resto de las serpientes las mantuvieron en su boca durante unos pocos segundos y luego procedieron a ingerirlas o las ingirieron rápidamente. El individuo de serpiente que soltó a la rana posteriormente presentó signos de intoxicación. Los resultados para las serpientes que consumieron a las ranas se presentan en la sección 3.3.

Entre las serpientes que atacaron y las que no atacaron a las ranas no se detectaron diferencias significativas en el número de veces que las serpientes sacaron su lengua (prueba Mann-Whitney-Wilcoxon, U = 126, valor *p* de 2 colas = 0.2083; Fig. 4A), en el tiempo que cazaban a sus presas (prueba Mann-Whitney-Wilcoxon, U = 196, valor *p* de 2 colas = 0.2185; Fig. 4C) o en el número de veces que las ranas saltaron antes del ataque de las serpientes (prueba Mann-Whitney-Wilcoxon, U = 119.5, valor *p* de 2 colas = 0.1431; Tabla 3; Fig. 4B).

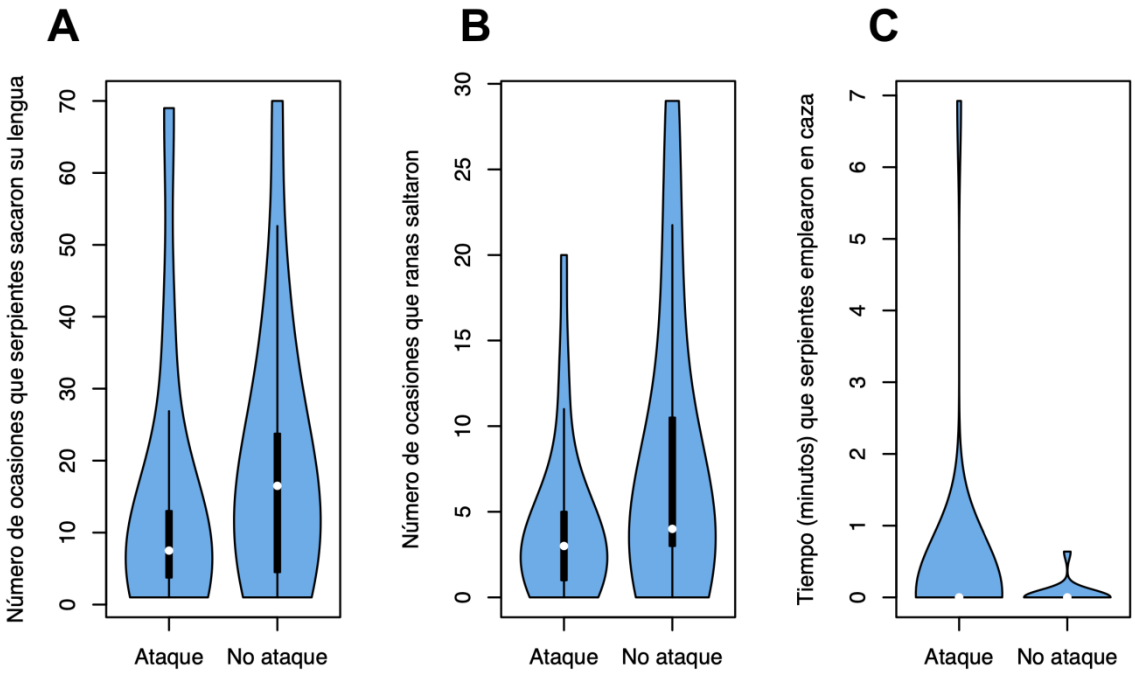

Figura 4. Gráficos de violín de las ocasiones y tiempo que las serpientes *Leptodeira ornata* de los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador, sacaron su lengua **(A)**, cazaban a las ranas *Epipedobates anthonyi* (**C**) o las ranas saltaron (**B**) cuando las serpientes atacaron o no atacaron durante los experimentos de este estudio. En cada gráfico de violín se muestra la

distribución de datos y su densidad de probabilidad para cada variable categórica representada en el eje X. Las barras negras gruesas en el centro representan el intervalo intercuartil, las líneas negras finas representan el 95 % de los intervalos de confianza, el punto blanco es la mediana y las áreas celestes representan la densidad de los datos, así como la forma de su distribución.

El tiempo promedio que las serpientes que atacaron (n = 24) se demoraron en lanzarse a su presa fueron 14 minutos y 34 segundos (*DE* = 10 minutos y 07 segundos) mientras que el tiempo promedio que emplearon en ingerir a las ranas (n = 15) fueron 03 minutos y 50 segundos (*DE* = 02 minutos y 18 segundos) (Tabla 3; Fig. 5).

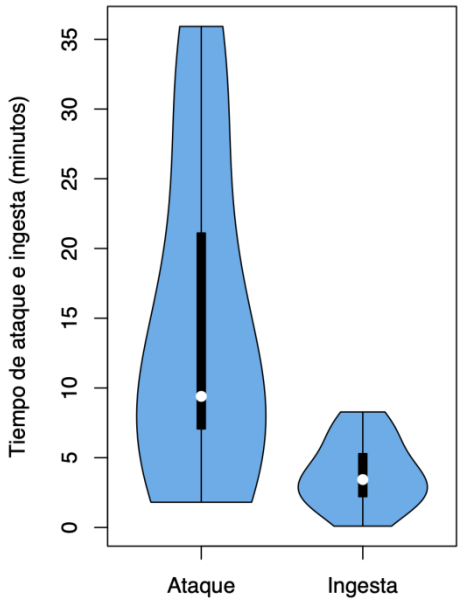

Figura 5. Gráficos de violín del tiempo que las serpientes *Leptodeira ornata* de los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador, (n = 15) emplearon en atacar e ingerir a las ranas *Epipedobates anthonyi* durante los experimentos de este estudio. En cada gráfico de violín se muestra la distribución de datos y su densidad de probabilidad para cada variable categórica representada en el eje X. Las barras negras gruesas en el centro representan el intervalo intercuartil, las líneas negras finas representan el 95 % de los intervalos de confianza, el punto blanco es la mediana y las áreas celestes representan la densidad de los datos, así como la forma de su distribución.

Tabla 3. Media (*M*) y desviación estándar (*DE*) de las ocasiones y tiempo que las serpientes *Leptodeira ornata* de los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador, sacaron su lengua, cazaban a las ranas *Epipedobates anthonyi,* atacaron e ingirieron a sus presas o las ranas saltaron cuando las serpientes atacaron o no atacaron durante los experimentos de este estudio.

		Atacó	No atacó			Ataque	Ingesta
Ocasiones en que las serpientes sacaron la lengua	Media	14.75	19.71	Tiempo empleado por todas las serpientes (min)	Media	14.46	3.84
	Desviación estándar	19.40	19.34		Desviación estándar	11.43	2.39
Tiempo que serpientes emplearon cazando activamente (minutos)	Media	0.34	0.46	Tiempo empleado por las serpientes en 2021 (minutos)	Media	7.10	2.85
	Desviación estándar	1.41	0.17		Desviación estándar	2.75	2.68
Ocasiones que las ranas saltaron	Media	4.17	7.86	Tiempo empleado por las serpientes en 2024-2025 (minutos)	Media	18.14	4.33
	Desviación estándar	4.84	8.71		Desviación estándar	12.44	2.20

3.3 Resistencia y signos de intoxicación

Ninguna de las serpientes que atacaron e ingirieron a las ranas *E. anthonyi* mostró algún comportamiento asociado a combatir las toxinas antes de que la presa entre a su organismo. Una vez que las consumieron, un porcentaje considerable (60 %) de serpientes que ingirieron a las ranas no mostraron signos de intoxicación y por lo tanto podemos presumir que presentaron una resistencia fisiológica interna a la acción de las toxinas de estos anuros (Tarvin et al., 2017).

Sin embargo, en 6 (40 %) de las 15 instancias en que las serpientes ingirieron las ranas, las primeras mostraron signos de intoxicación. Dichos signos se presentaron en cinco ocasiones en individuos adultos y una ocasión en un juvenil pocos segundos después de ingerir a las ranas e incluyeron: mantener la boca abierta, salivación excesiva, restregarse la boca contra la caja de plástico, retorcijones en el cuerpo, movimientos descoordinados y permanecer en estado inmóvil (Tabla 4). A pesar de estos comportamientos, todas las serpientes se recuperaron de dichos signos después de pocos minutos y ninguna tuvo una reacción adversa adicional. A seis de estos especímenes de *L. ornata* se los mantuvo vivos

hasta dos semanas después de los eventos de depredación de *E. anthonyi* sin ninguna complicación.

Tabla 4. Número de serpientes *Leptodeira ornata* de la población de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador, que presentaron diferentes signos de intoxicación al alimentarse de ranas tóxicas *Epipedobates anthonyi.*

Año	Mantener la boca abierta	Salivación excesiva	Restregarse la boca contra la caja de plástico	Retorcijones en el cuerpo	Movimientos descoordinados	Permanecer en estado inmóvil
2021	4	1	3	1	3	1
2024-2025	2	1	1	1	2	2
Total	**6**	**2**	**4**	**2**	**5**	**3**

3.4 Comparaciones entre años y estadios de desarrollo de las serpientes

Aunque los experimentos llevados a cabo en el año 2021 se realizaron con menos individuos (n = 9) de *L. ornata* que en 2024-2025 (n = 29), los signos de intoxicación se presentaron más frecuentemente en los especímenes estudiados en 2021 (Tabla 2 y Fig. 6), siendo esta diferencia estadísticamente significativa (prueba de dos proporciones N-1, valor *p* de 2 colas = 0.031).

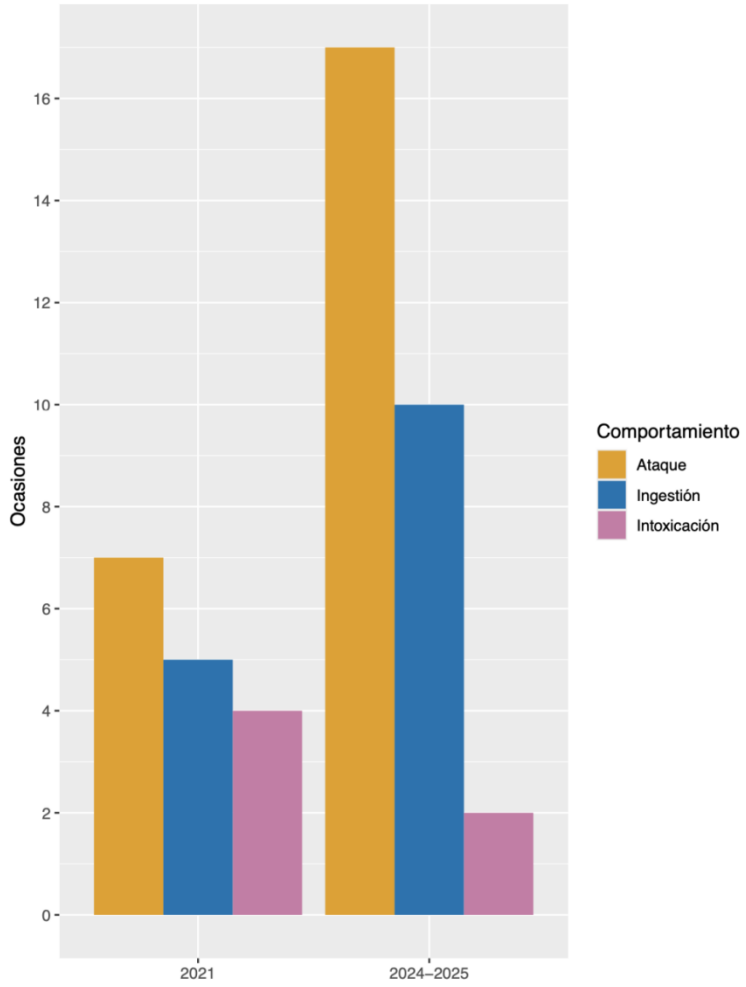

Figura 6. Gráfico de barras para el número de ocasiones que individuos de *Leptodeira ornata* presentaron diferentes reacciones comportamentales al alimentarse de ranas tóxicas *Epipedobates anthonyi* en experimentos realizados en 2021 (n = 9) y 2024-2025 (n = 29).

A pesar de que la mayor frecuencia de signos de intoxicación de las serpientes en 2021 podría sugerir mayores niveles de toxicidad de las ranas en ese año y que las serpientes podrían haber evitado este tipo de presas, los tiempos que les tomaron a las serpientes atacar a sus presas en 2021 fueron, de hecho, menores que en 2024-2025. Sin embargo, esta diferencia de tiempos de ataque no fue estadísticamente significativa (prueba Brunner-Munzel permutada, valor *p* de 2 colas = 0.09857; Fig. 7A). De igual manera, los tiempos de ingesta de las ranas en 2021 fueron ligeramente menores y las diferencias no fueron estadísticamente significativas (prueba Mann-Whitney-Wilcoxon, U = 16, valor *p* de 2 colas = 0.3097; Fig. 7B).

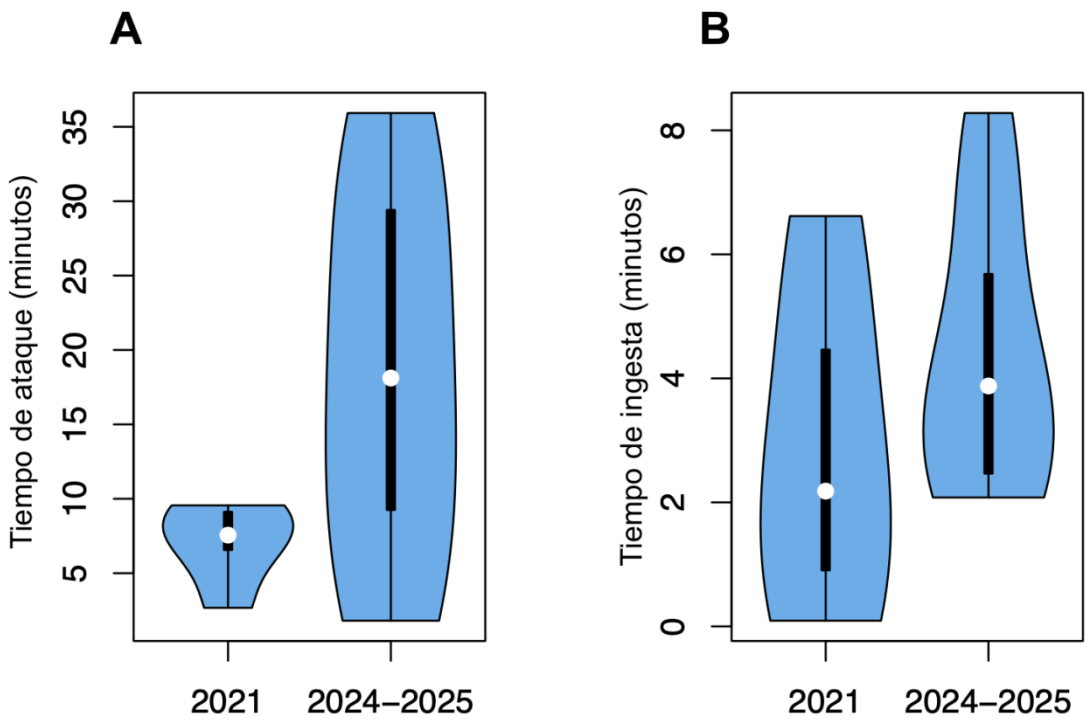

Figura 7. Gráficos de violín del tiempo que las serpientes *Leptodeira ornata* de los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador, tardaron en ejecutar su ataque **(A)** e ingirieron **(B)** a las ranas *Epipedobates anthonyi* en 2021 y 2024-2025. En cada gráfico de violín se muestra la distribución de datos y su densidad de probabilidad para cada variable categórica representada en el eje X. Las barras negras gruesas en el centro representan el intervalo intercuartil, las líneas negras finas representan el 95 % de los intervalos de confianza, el punto blanco es la mediana y las áreas celestes representan la densidad de los datos, así como la forma de su distribución.

Finalmente, existió una diferencia estadísticamente significativa (prueba de dos proporciones N-1, valor *p* de 2 colas = 0.011) entre las serpientes juveniles y subadultas/adultas que atacaron o no a las ranas durante los experimentos (Fig. 8).

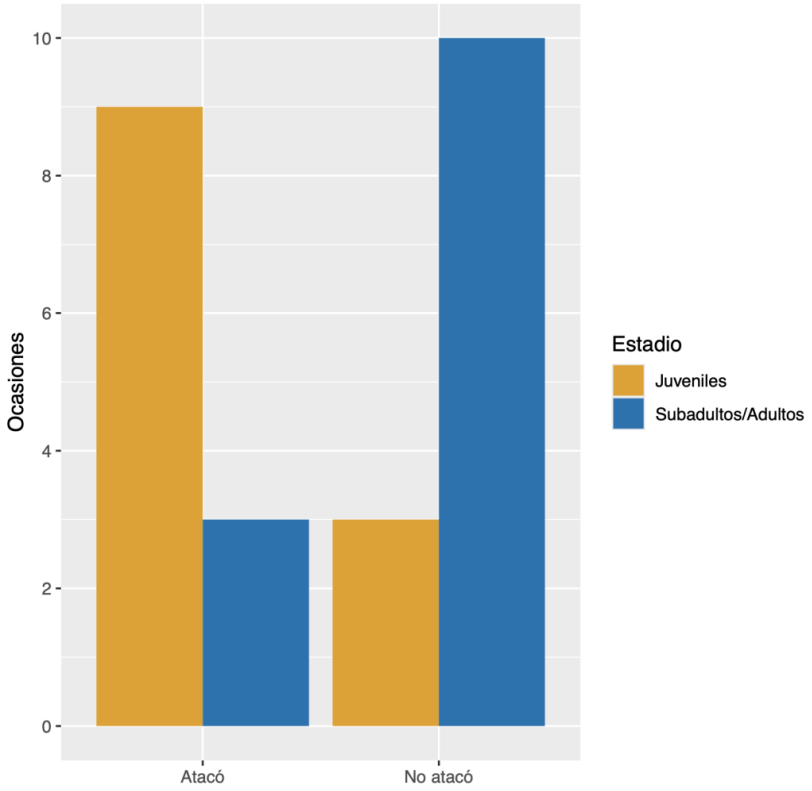

Figura 8. Gráfico de barras para el número de ocasiones de ataque y no ataque de juveniles, subadultos y adultos de *Leptodeira ornata* hacia ranas tóxicas *Epipedobates anthonyi* de los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja, Ecuador, estudiados en el presente trabajo.

CAPÍTULO IV

4. DISCUSIÓN

En los experimentos realizados en el presente estudio se encontró que existieron diferencias en la manera que distintos individuos de las serpientes *Leptodeira ornata* se comportaron al ser presentadas especímenes de *Epipedobates anthonyi* como potenciales presas. Algunas serpientes atacaron e ingirieron a las ranas, mientras que otras no lo hicieron a pesar de dos a tres intentos adicionales de experimentación. Adicionalmente, existieron individuos de las serpientes que exhibieron signos de intoxicación mientras que otros no, aunque todas las serpientes sobrevivieron. Por último, existieron diferencias dependiendo del año en que se hicieron los experimentos y en el estadio de desarrollo al que pertenecían las serpientes. Los resultados encontrados en estos experimentos son discutidos a continuación y comparados con lo que se conoce de la literatura.

Para empezar, es necesario mencionar que, en general, las serpientes son animales de hábitos secretivos por lo que puede ser difícil localizarlos en la naturaleza (Lillywhite, 2014). Adicionalmente, las serpientes de zonas tropicales presentan un alto número de especies, pero una baja densidad por especie (Raya-García y Alvarado-Díaz, 2017). Por estas razones, a pesar de que el número de individuos localizados y con los que se pudo experimentar en esta investigación (n = 23) no fue alto, es un tamaño de muestra aceptable para un estudio de comportamiento en serpientes. Por ejemplo, Madsen y Shine (1994) emplearon entre dos a seis especímenes por cada una de las siete especies de serpientes en las que evaluaron niveles de intoxicación después de consumir ranas australianas tropicales *Litoria dahlii*.

En la mayoría (63.2 %) de las instancias de experimentación realizadas en mi investigación, las serpientes *L. ornata* atacaron a las ranas *E. anthonyi.* Sin embargo, en algunas ocasiones las primeras no se lanzaron a atacar mientras los anfibios mantuvieron un estado de inmovilidad, lo que pudo haberles permitido evadir su captura. Asimismo, otros individuos de estas ranas recurrieron a saltos repetitivos que pudieron haber evitado que sean atrapadas. En estudios similares de depredación con otras especies de serpientes y anuros, Choi et al. (1999) observaron que las ranas emplearon diversos mecanismos defensivos, como la rápida respuesta de escape, la adopción de posturas inmóviles y la secreción de toxinas para evadir a las serpientes. Además, detectaron que aquellas ranas que dependen exclusivamente de un escape rápido son más vulnerables si su tiempo de reacción resulta insuficiente para evitar el ataque, mientras que las que combinan posturas defensivas con mecanismos químicos presentan mayores tasas de supervivencia (Whitford et al., 2019). En el caso del presente estudio, no se puede determinar si los comportamientos de inmovilidad o saltos repetitivos de las ranas de la epibatidina sean estrategias de evasión de captura por parte de ellas, detección sensorial de posibles depredadores o respuestas al hecho de que son animales diurnos siendo ingresados a un área de experimentación durante la noche. De todas formas, estudios adicionales sobre posibles estrategias de evasión comportamental de depredación de estas ranas a las serpientes *L. ornata* podrían ser ejecutados a mayor profundidad en el futuro, especialmente en la naturaleza.

De las serpientes que atraparon a las ranas y las comieron, un porcentaje considerable de los casos (60 %) no presentaron ninguna reacción de intoxicación. Algunos individuos sí presentaron diversos signos de intoxicación, pero se recuperaron volviendo después de

unos pocos minutos a un estado normal de comportamiento y sobreviviendo. Parece ser que, en general, los alcaloides de las ranas dendrobátidas son absorbidos rápidamente por el tejido bucal de sus depredadores, lo que implica que algunas serpientes liberan a las ranas de inmediato o presentan efectos nocivos rápidamente (Brodie y Tumbarello, 1978; Myers et al., 1978; Santos et al., 2016). Esto es lo que, en efecto, pude ver en los experimentos de este estudio ya que las serpientes que liberaron a sus presas o mostraron signos de intoxicación lo hicieron pocos segundos después de tener contacto con las ranas.

Efectos de intoxicación similares a lo que encontré se han reportado en unas pocas publicaciones anteriores que han visto este fenómeno en serpientes alimentándose de ranas dendrobátidas. Brodie y Tumbarello (1978), por ejemplo, registraron signos de intoxicación (*e.g.*, movimientos de cabeza, apertura de boca, convulsiones) en serpientes *Thamnophis sirtalis* que fueron alimentadas con ranas *Dendrobates auratus*. Sin embargo, las conclusiones de este estudio no son tan evidentes ya que esta especie de serpiente, a pesar de comer otros anfibios tóxicos que tienen tetrodotoxina, es nativa de Estados Unidos y Canadá y no son depredadores naturales de ranas dendrobátidas, las cuales tienen una distribución exclusivamente neotropical (Santos et al., 2016).

Por otro lado, Myers et al. (1978) reportan haber dado de comer ranas tóxicas *Dendrobates* y *Phyllobates* a ejemplares de las serpientes neotropicales *Erythrolamprus epinephelus* y *Rhadinaea taeniata aemula*. Las serpientes devoraron a las ranas y existieron algunos individuos que no presentaron signos de intoxicación, otros que sí mostraron efectos nocivos similares a los que registré en *L. ornata* (*e.g.*, apertura de boca, restregar boca contra el sustrato, retorcijones) y otros con signos totalmente diferentes como letargia e inmovilidad durante varias horas. Después de estos reportes puntuales de hace más de 45 años, solo recientemente el fenómeno de resistencia a toxinas de dendrobátidos por serpientes neotropicales ha vuelto a recibir atención. Ramírez-Castañeda et al. (2024) estudiaron las bases genéticas de estas interacciones tróficas importantes en serpientes *Erythrolamprus*. Estos investigadores encontraron orígenes convergentes en las variantes de proteínas que confieren resistencia a toxinas en seis especies de *Erythrolamprus* de Colombia a través de mutaciones en los blancos moleculares de los canales de sodio dependientes de voltaje. Sin embargo, ellos no profundizaron en diferencias comportamentales de depredación como sí se lo hizo en el presente trabajo con la serpiente neotropical *L. ornata*.

A pesar de que existen numerosos registros de anuros tóxicos (familias Bufonidae, Leptodactylidae, Hylidae) como presas de las 18 especies de *Leptodeira* reconocidas actualmente (Jiménez-Bolaño et al., 2024), aún no se ha estudiado la naturaleza de la resistencia que tienen las serpientes de este género a las toxinas de sus presas anfibias. Los registros de la población de los alrededores de Zapotillo de *L. ornata* que se alimentan de ranas de la epibatidina constituyen el primer reporte de alguna especie de este género de serpientes consumiendo representantes de la familia Dendrobatidae. La localidad de Zapotillo se ubica en el bioma de bosques secos estacionales ecuatoriales y la riqueza de especies de anfibios en estos bosques es menor que la existente en bosques húmedos cercanos (Armijos-Ojeda et al., 2021). Aunque son necesarios más estudios ecológicos y evolutivos, es posible que, debido a una menor disponibilidad de presas anfibias en estos bosques secos, en la población de serpientes ojos de gato adornadas de Zapotillo hayan evolucionado diferentes características para consumir y resistir la toxicidad de *E. anthonyi*.

La resistencia a toxinas en animales es un fenómeno natural que ha recibido reciente atención por parte de algunos investigadores, pero que todavía no se comprende en su totalidad (Holding et al., 2016). Como se mencionó en la introducción de la presente investigación, en las serpientes estarían actuando algunas de las siguientes adaptaciones para resistir las toxinas de sus presas anfibias: 1) mecanismos de evitación de contacto o de ingestión, 2) mecanismos de metabolismo de biotransformación o de eliminación y 3) mecanismos de blancos moleculares alternativos o de resistencia en esos sitios (Tarvin et al., 2023). Con base en los hallazgos de mi estudio, se puede sugerir que la mayoría de los individuos de *L. ornata* de la población estudiada no presentan adaptaciones comportamentales para evitar el contacto o ingestión de las toxinas de *E. anthonyi* y que la manera en que las resisten se debe dar por mecanismos metabólicos de detoxificación o resistencia molecular en las serpientes. Para entender este fenómeno en el futuro sería necesario realizar estudios adicionales que permitan investigar las bases moleculares de cómo estas serpientes están resistiendo, degradando o eliminando estas toxinas.

Uno de los resultados interesantes de mi estudio fue la diferencia en los efectos de intoxicación presentados por los individuos de *L. ornata* experimentados en los años 2021 y 2024-2025. Se determinó que las serpientes que consumieron las ranas en 2021 tuvieron más signos de intoxicación, lo que se puede deber a unos mayores niveles de toxicidad de las ranas en ese año o en esa época del año (en 2021 los animales se recolectaron en el

mes de julio mientras que en 2024 se recolectaron en noviembre y diciembre). Aunque la evidencia científica todavía es escasa, se ha determinado que en ciertas ranas dendrobátidas la toxicidad puede variar temporalmente (Jeckel et al., 2015). El fenómeno de variación temporal en la toxicidad de dendrobátidos se puede explicar ya que se conoce que esta proviene de los alcaloides que obtienen por medio de su dieta en la naturaleza. Estos alcaloides son adquiridos de artrópodos, como escarabajos, hormigas y ácaros, los cuales contienen compuestos tóxicos (Weldon, 2017). Sin embargo, se ha evidenciado que la disponibilidad de estos artrópodos puede cambiar según las estaciones, variando la cantidad de toxinas que acumulan las ranas. Por ejemplo, en temporada de lluvias se ha observado un incremento de la diversidad de dichas presas; por ende, esto podría influir a una mayor variabilidad en los perfiles de toxicidad de las ranas (Saporito et al., 2017; Basham et al., 2021). Por otro lado, en algunas épocas del año, ciertas condiciones extremas pueden disminuir la disponibilidad de presas tóxicas. Debido a esto, las ranas se pueden ver obligadas a cambiar su dieta, consumiendo otras fuentes de alimento que sean menos ricas en alcaloides y disminuyendo temporalmente la concentración de toxinas de la piel de las ranas, lo que afectaría su capacidad de defensa frente a depredadores (Moskowitz et al., 2018).

En la presente investigación también se evidenció que hay una mayor preferencia de serpientes juveniles *L. ornata* por atacar e ingerir estas ranas tóxicas, a diferencia de los individuos subadultos o adultos. Este resultado podría estar relacionado a un aprendizaje basado en la experiencia debido a que es posible que las serpientes juveniles no hayan experimentado instancias desfavorables con estas ranas y, por ende, mostraron un mayor interés en comérselas. En cambio, existe la posibilidad de que las serpientes adultas hayan experimentado efectos negativos tras comer o intentar ingerir estas ranas anteriormente. En efecto, existen investigaciones en serpientes donde se ha visto que estas son capaces de modificar su comportamiento alimenticio dependiendo de las defensas que poseen presas como escorpiones, arañas y ciempiés, con las cuales emplean diferentes técnicas de captura y manejo (Cundall y Greene, 2000).

Este hallazgo, además, plantea la pregunta de si la evitación de ranas tóxicas en serpientes adultas es un comportamiento innato o adquirido. Algunos estudios han sugerido que ciertas especies de depredadores poseen mecanismos innatos de reconocimiento de presas peligrosas, basados en señales visuales, químicas o de comportamiento (Lillywhite, 2014). Sin embargo, en este caso, la diferencia observada entre juveniles y adultos podría

indicar que el aprendizaje desempeña un papel clave. La exposición repetida a ranas tóxicas y las posibles consecuencias negativas de su consumo podrían reforzar una respuesta de evitación en los adultos, lo que indicaría un proceso de aprendizaje. Estudios recientes han provisto evidencia de que las serpientes sí pueden aprender y adaptar sus comportamientos alimenticios en función a la experiencia y a diferentes factores ambientales (Putman y Clark, 2015; Tadic, 2023).

En conclusión, la presente investigación constituye un primer paso para entender las estrategias adaptativas que las serpientes del género *Leptodeira* poseen para lograr consumir ranas que se defienden con una variedad de compuestos tóxicos, como las de la familia Dendrobatidae. Más específicamente, estos resultados e investigaciones complementarias pueden ser útiles en el futuro, desde un punto de vista biomédico, para el posible desarrollo de métodos que permitan reducir experimentalmente la toxicidad de alcaloides con actividad farmacológica como la epibatidina en los seres humanos.

CAPÍTULO V

5.1 CONCLUSIONES

Los experimentos realizados mostraron diferencias en la manera en que distintos especímenes de serpientes *Leptodeira ornata* atacaron a sus presas dendrobátidas tóxicas. No se registraron estrategias de comportamiento para lidiar con estas toxinas; por lo tanto, la resistencia que mostraron probablemente está dada por mecanismos genéticos y/o fisiológicos que les permitan descomponer o neutralizar los compuestos tóxicos presentes en la piel de las ranas.

A pesar de las limitaciones de tiempo que se tuvieron durante las salidas de campo, se logró recolectar un número representativo de serpientes en distintos estadios de desarrollo (juveniles y adultos) en los alrededores de Zapotillo, provincia de Loja. Así mismo, se pudo obtener una cantidad suficiente de ranas venenosas, lo que permitió llevar a cabo los experimentos de manera satisfactoria.

El diseño de estos experimentos, enfocados en observar las reacciones alimenticias de las serpientes al ser presentadas estas ranas tóxicas, permitió identificar algunos patrones de comportamiento, que variaban desde la aceptación activa de la presa hasta su evasión. Se vio que, en su mayoría, las serpientes juveniles comían las ranas sin ningún tipo de restricción, a diferencia de las serpientes adultas que mayormente evitaban comerse este

tipo de presas. Esta diferencia estadísticamente significativa sugeriría que la experiencia previa podría influir en su respuesta ante presas tóxicas e indicar un aprendizaje basado en experiencias previas de intoxicación. Adicionalmente, se pudo registrar que la mayoría de las serpientes que atacaron y comieron a estas ranas tóxicas no mostraron ningún signo de intoxicación. Sin embargo, unos pocos individuos adultos de *Leptodeira ornata* sí presentaron estos signos a pesar de que no resultaron en efectos letales ya que se recuperaron posteriormente.

Los análisis de estadística inferencial realizados mostraron que los resultados comparativos entre las serpientes colectadas en 2021 y 2024-2025 revelaron diferencias significativas en la manifestación de signos de intoxicación. Las serpientes de 2021 presentaron más signos de intoxicación que las de 2024-2025, lo que sugiere que la estacionalidad podría influir en la susceptibilidad a las toxinas aunque se requieren más estudios sobre este aspecto a lo largo de un año.

5.2 RECOMENDACIONES

Resulta imperioso ampliar estos experimentos incluyendo otras especies de ranas tóxicas de las cuales se podrían estar alimentando la población de *Leptodeira ornata* de los alrededores de Zapotillo. Esto permitiría evaluar si los individuos de estas serpientes presentan una respuesta generalizada a la toxicidad de sus presas anfibias o si su reacción varía según la especie de la cual se alimentan.

Además, es necesario realizar mediciones de toxicidad en diferentes períodos del año, lo cual ayudaría a comprobar si la concentración de la toxicidad de las ranas varía estacionalmente dentro de un mismo año y cómo esto podría influir en la susceptibilidad de las serpientes. Sería importante también estudiar las bases genéticas de la resistencia a toxinas en *L. ornata*; esto aportaría información clave de cómo han evolucionado los mecanismos de tolerancia en depredadores de presas tóxicas.

También se deberían realizar estudios más específicos sobre el efecto de estas toxinas en diferentes tejidos de las serpientes *L. ornata* de esta población y sobre cuáles de estos tejidos podría estar más involucrado en un posible proceso de desintoxicación. De igual manera, investigar las bases genéticas de una posible resistencia molecular a las toxinas de *E. anthonyi* sería primordial realizarlo.

Estudiar todos estos aspectos sobre la ecología trófica de estas serpientes y ranas sería de gran utilidad, ya que no solo nos brindaría una visión completa de la relación entre depredadores y presas, si no que nos ayudaría a comprender mejor la dinámica de la toxicidad en estas especies y su rol en la generación y mantenimiento de biodiversidad en estos ecosistemas.

6. LITERATURA CITADA

Armijos-Ojeda, D., Székely, D., Székely, P., Cogalniceanu, D., Cisneros-Heredia, D. F., Ordóñez-Delgado, L., ... Espinosa, C. I. (2021). Amphibians of the equatorial seasonally dry forests of Ecuador and Peru. *ZooKeys*, *1063*, 23–118. https://doi.org/10.3897/zookeys.1063.68424

Arbuckle, K. (2017). Evolutionary context of venom in animals. En A. Malhotra (Ed.), *Evolution of venomous animals and their toxins* 273-289. Toxinology. Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6458-3_16

Badii, M. H., Rodríguez, H., Cerna, E., Valenzuela, J., Landeros, J., y Ochoa, Y. (2013). Coevolution and mutualism: Conceptual notions. *Daena: International Journal of Good Conscience*, *8* ,23-31. https://doi.org/10.3897/zookeys.1063.69580

Basham, E. W., Saporito, R. A., González-Pinzón, M., Romero-Marcucci, A., y Scheffers, B. R. (2021). Chemical defenses shift with the seasonal vertical migration of a Panamanian poison frog. *Biotropica*, *53*, 28-37. https://doi.org/10.1111/btp.12842

Bioweb Ecuador. (n.d.). *Leptodeira ornata*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Acceso el 6 de noviembre de 2024, de https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/FichaEspecie/Leptodeira%20ornata

Bringsøe, H., y Holden, J. (2021). Yet another kukri snake piercing an anuran abdomen: *Oligodon ocellatus* (Morice, 1875) eats *Duttaphrynus melanostictus* (Schneider, 1799) in Vietnam. *Herpetozoa 34,* 57-59. https://herpetozoa.pensoft.net/article/62689/download/pdf/

Brodie III, E. D. (2011). Patterns, process, and the parable of the coffeepot incident: Arms races between newts and snakes from landscapes to molecules. En J. B. Losos (Ed.), *In the light of evolution: Essays from the laboratory and field* 93–120. Roberts and Company.

Brodie, E. D., y Tumbarello, M. S. (1978). The antipredator functions of *Dendrobates auratus* (Amphibia, Anura, Dendrobatidae) skin secretion in regard to a snake predator *(Thamnophis)*. *Journal of Herpetology*, *12*, 264–265. https://doi.org/10.2307/1563424

Brunner, E., y Munzel, U. (2000). The nonparametric Behrens–Fisher problem: Asymptotic theory and a small-sample approximation. *Biometrical Journal, 42*(1), 17–25. https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-4036(200001)42:1<17::AID-BIMJ17>3.0.CO;2-U

Cadle, J. E. (2012). Systematics of the Neotropical snake *Dendrophidion percarinatum* (Serpentes: Colubridae), with descriptions of two new species from western Colombia and Ecuador and supplementary data on *D. brunneum*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 160*, 259–344. https://doi.org/10.3099/0027-4100-160.6.259

Campbell, I. (2007). Chi-squared and Fisher–Irwin tests of two-by-two tables with small sample recommendations. *Statistics in Medicine*, *26,* 19, 3661–3675. https://doi.org/10.1002/sim.2832

Carvajal-Campos, A., y Guerra-Correa, E. (2020). *Phyllodactylus reissii*. En O. Torres-Carvajal, G. Pazmiño-Otamendi, F. Ayala-Varela, y D. Salazar-Valenzuela (Eds.), *Reptiles del Ecuador* (Versión 2022.0). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/FichaEspecie/Phyllodactylus%20reissii

Castoe, T. A., de Koning, A. J., Hall, K. T., Yokoyama, K. D., Gu, W., Smith, E. N., … Pollock, D. D. (2011). Sequencing the genome of the Burmese python (*Python molurus bivittatus*) as a model for studying extreme adaptations in snakes. *Genome Biology, 12*, 1–8.

Coloma, L. A., Frenkel, C., y Ron, S. R. (2022). *Epipedobates anthonyi*. En S. R. Ron, A. Merino-Viteri y D. A. Ortiz (Eds.), Anfibios del Ecuador (Versión 2024.0). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

https://www.bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb/FichaEspecie/Epipedobates%20anthonyi

Costa, J. C., Graboski, R., Grazziotin, F. G., Zaher, H., Rodrigues, M. T., y Prudente, A. L. da C. (2022). Reassessing the systematics of *Leptodeira* (Serpentes, Dipsadidae) with emphasis in the South American species. *Zoologica Scripta*, 51, 415–433. https://doi.org/10.1111/zsc.12534

Choi, I., Lee, S. H., y Ricklefs, R. E. (1999). Effectiveness and ecological implications of anuran defenses against snake predators. *Korean Journal of Biological Sciences, 3*, 247–252. https://doi.org/10.1080/12265071.1999.9647493

Cundall, D., y Greene, H. W. (2000). Feeding in snakes. En K. Schwenk (Ed.), *Feeding* 293–333. Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-012632590-4/50010-1

Denno, R., y Lewis, D. (2009). II.7 Predator–Prey Interactions. En S. Levin, S. Carpenter, H. Godfray, A. Kinzig, M. Loreau, J. Losos, B. Walker y D. Wilcove (Eds.), *The Princeton Guide to Ecology,* 202-212. Princeton University Press. https://doi.org/10.1515/9781400833023.202

De Matos Dias, D., de Campos, C. B., y Guimarães Rodrigues, F. H. (2018). Behavioural ecology in a predator-prey system. *Mammalian Biology*, *92*, 30-36. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.04.005

Diez, D., Cetinkaya-Rundel, M., Barr, C., y OpenIntro**.** (2019). *OpenIntro Statistics* (4.ª ed.). Creative Commons. https://www.openintro.org

Espinoza Regalado, A. (2021). Dieta de *Leptodeira* (Colubridae: Serpentes) (Fitzinger 1843) en Ecuador y notas ecológicas de una población de *L. septentrionalis larcorum* (Kennicott 1859) en Zapotillo-Loja, Ecuador [Tesis de licenciatura, Universidad Central del Ecuador]. Repositorio UCE. http://www.dspace.uce.edu.ec/handle/25000/23058

Fabrezi, M., Quinzio, S. I., Cruz, J. C., Chuliver Pereyra, M., Manzano, A., Abdala, V., ... y Goldberg, J. (2017). Forma, tamaño y tiempo en la ontogenia de anfibios y reptiles. *Cuadernos de Herpetología*, 31(2), 103-126. https://www.scielo.org.ar/pdf/cherp/v31n2/v31n2a04.pdf

Feldman, C. R., Brodie, E. D., Jr., Brodie, E. D., III, y Pfrender, M. E. (2012). Constraint shapes convergence in tetrodotoxin-resistant sodium channels of snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 109*(12), 4556–4561. https://doi.org/10.1073/pnas.1113468109

Ferrari, M., Wisenden, B., y Chivers, D. (2010). Chemical ecology of predator–prey interactions in aquatic ecosystems: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology, 88*, 698–724. https://doi.org/10.1139/Z10-029

Friard, O., y Gamba, M. (2016). BORIS: A free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution, 7*(11), 1325–1330. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584

GAD Zapotillo. (2024). Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial (PDOT) del cantón Zapotillo, 2023-2027. GAD Municipal del cantón Zapotillo. https://gobiernodezapotillo.gob.ec/wp-content/uploads/2024/09/PDOT-ZAPOTILLO-19-09-2024.pdf

Guaricela, M. E. M. (2012). Monografía del cantón Zapotillo de la provincia de Loja. Titulación en Ingeniero de Hotelería y Turismo [Universidad Técnica Particular de Loja]. Repositorio UTPL. https://dspace.utpl.edu.ec/bitstream/123456789/3152/1/980X159.pdf

Hague, M. T., Toledo, G., Geffeney, S. L., Hanifin, C. T., Brodie, E. D., Jr., y Brodie, E. D., III. (2018). Large-effect mutations generate trade-off between predatory and locomotor ability during arms race coevolution with deadly prey. *Evolution Letters*, 2, 406–416. https://doi.org/10.1002/evl3.76

Holding, M. L., Drabeck, D. H., Jansa, S. A., y Gibbs, H. L. (2016). Venom resistance as a model for understanding the molecular basis of complex coevolutionary adaptations. *Integrative and Comparative Biology*, 56, 1032–1043. https://doi.org/10.1093/icb/icw070

Jeckel, A. M., Saporito, R. A., y Grant, T. (2015). The relationship between poison frog chemical defenses and age, body size, and sex. *Frontiers in Zoology*, 12, 27. https://doi.org/10.1186/s12983-015-0120-2

Jiménez-Bolaño, J. D., Sierra-Serrano, Ó., Díaz Flórez, R. A., Zarate-Tirado, H. A., y Granda-Rodríguez, H. D. (2024). Nuevos registros de depredación por serpientes ojo de gato del género *Leptodeira* (Squamata: Dipsadidae), con revisión histórica de especies consumidas. *Revista Latinoamericana de Herpetología*, 7, e1023, 54–65. https://doi.org/10.22201/fc.25942158e.2024.4.1023

Kizirian, D., Coloma, L. A., y Paredes-Recalde, A. (2003). Una nueva rana arborícola (Hylidae: *Hyla*) del sur de Ecuador y una descripción de su comportamiento antidepredador. *Herpetologica*, 59, 339–349. https://doi.org/10.1655/02-41

Laws, A. N. (2017). Climate change effects on predator–prey interactions. *Current opinion in insect science*, 23, 28-34. https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.06.010

Levin, S. A., Carpenter, S. R., Godfray, H. C. J., Kinzig, A. P., Loreau, M., Losos, J. B., Walker, B., y Wilcove, D. S. (2009). The Princeton guide to ecology. Princeton University Press. https://doi.org/10.1515/9781400833023

Lillywhite, H. B. (2014). How snakes work: Structure, function and behavior of the world's snakes. Oxford University Press.

Lillywhite, H. B. (2017). Behavior and physiology: An ecological and evolutionary viewpoint on the energy and water relations of ectothermic amphibians and reptiles. In Amphibian and reptile adaptations to the environment (pp. 1–40). CRC Press. https://www.taylorfrancis.com/chapters/edit/10.1201/b20420-1/behavior-physiology-harvey-lillywhite

Madsen, T., y Shine, R. (1994). Toxicity of a tropical Australian frog, *Litoria dahlii*, to sympatric snakes. *Wildlife Research, 21,* 21–25. https://doi.org/10.1071/WR9940021

Mancilla, J., Mora, M., Montañez, D. D. C., Martínez, V., Fuentes, R., y Carranza, R. (2021). Micobiota aislada de serpientes en cuarentena del centro para investigaciones y respuestas en ofidiología de la Universidad de Panamá (CEREO). *Tecnociencia, 23*, 180-197. https://revistas.up.ac.pa/index.php/tecnociencia/article/download/1876/1444

Moskowitz, N. A., Roland, A. B., Fischer, E. K., Ranaivorazo, N., Vidoudez, C., Aguilar, M. T., Andriantsiferana, M., y O'Connell, L. A. (2018). Seasonal changes in diet and chemical defense in the climbing Mantella frog (*Mantella laevigata*). *PLoS ONE*, *13*, e0207940. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207940

Myers, C. W., Daly, J. W., y Malkin, B. (1978). A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Emberá Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 161, 309–365. https://repositorio.ucaldas.edu.co/handle/ucaldas/17746

Oliveira, E. A., Ruz, E. H., y Barros, F. B. (2013). Herpetofauna de las proximidades de la Caverna Planaltina, Brasil Novo, Pará (Amazonia Brasileña). *Herpetotropicos, 9,*5568. https://www.academia.edu/download/56050006/_LIDO_HERPETOFAUNA_DE_LAS_PROXIMIDADES_DE_LA_CAVERNA.pdf

Páez-Vacas, M. I., y Funk, W. C. (2024). Thermal limits along tropical elevational gradients: Poison frog tadpoles show plasticity but maintain divergence across elevation. *Journal of Thermal Biology*, 120, 103815. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103815

Putman, B. J., y Clark, R. W. (2015). Habitat manipulation in hunting rattlesnakes (*Crotalus* species). *The Southwestern Naturalist*, 60, 374–377. https://doi.org/10.1894/0038-4909-60.4.374

Phillips, B., y Shine, R. (2007). When dinner is dangerous: Toxic frogs elicit species-specific responses from a generalist snake predator. *The American Naturalist*, 170, 936–942.https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/522845#pane-pcw-references.

R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. https://www.r-project.org/

Raya-García, E., y Alvarado-Díaz, J. (2017). Serpientes: Una vida como presas y depredadores. *Boletín Drosophila*, *23,* 22-24.

https://www.academia.edu/31571640/Serpientes_una_vida_como_presas_y_depredadores?source=swp_share

Ramírez-Castañeda, V., Tarvin, R., y Márquez, R. (2024). Snakes (*Erythrolamprus* spp.) with a complex toxic diet show convergent yet highly heterogeneous voltage-gated sodium channel evolution. EcoEvoRxiv. https://doi.org/10.32942/X2MS6D

Rivera Albuja, J. D. (2021). Evolución de mecanismos de resistencia a toxinas de ranas venenosas por parte de serpientes ojos de gato (*Leptodeira* spp.) [Tesis de licenciatura, Universidad Tecnológica Indoamérica]. https://repositorio.uti.edu.ec/handle/123456789/1921

Rodriguez-Fraticelli, A. E. (2024). Tumbling bacteria and non-genetic individuality. *Nature Reviews Genetics*, 25, 826. https://doi.org/10.1038/s41576-024-00779-x

Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., Allison, A., Bauer, A. M., Bernard, R., ... Meiri, S. (2017). The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. Nature Ecology y Evolution, 1, 1677-1682. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0332-2

Santos, J. C., Tarvin, R. D., y O'Connell, L. A. (2016). A review of chemical defense in poison frogs (Dendrobatidae): Ecology, pharmacokinetics, and autoresistance. En B. Schulte, T. Goodwin, y M. Ferkin (Eds.), *Chemical signals in vertebrates 13,* 305–337. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-22026-0_21

Saporito, R. A., Donnelly, M. A., Garraffo, H. M., Spande, T. F., y Daly, J. W. (2006). Geographic and seasonal variation in alkaloid-based chemical defenses of *Dendrobates pumilio* from Bocas del Toro, Panama. *Journal of Chemical Ecology, 32*, 795–814. https://doi.org/10.1007/s10886-006-9034-y

Saporito, R. A., Donnelly, M. A., Jain, P., Garraffo, H. M., Spande, T. F., y Daly, J. W. (2007). Spatial and temporal patterns of alkaloid variation in the poison frog *Oophaga pumilio* in Costa Rica and Panama over 30 years. *Toxicon*, 50, 757–778. https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2007.06.022

Schmitz, O. (2017). Predator and prey functional traits: Understanding the adaptive machinery driving predator–prey interactions. *F1000Research*, 6, 1767. https://doi.org/10.12688/f1000research.11199.1

St Claire, M. B., Kennett, M. J., Thomas, M. L., y Daly, J. W. (2005). The husbandry and care of dendrobatid frogs. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*, 44(6), 8-14.

Tadić, Z. (2023). Snakes: Slithering from sensory physiology to cognition. *Comparative Cognition y Behavior Reviews*, 18, 1–19.

Tapia-Armijos, M. F., Homeier, J., Espinosa, C. I., Leuschner, C., y de la Cruz, M. (2015). Correction: Deforestation and forest fragmentation in South Ecuador since the 1970s. Losing a hostpost of biodiversity. *PLoS ONE, 10*, e0142359. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142359

Tarvin, R. D., Pearson, K. C., Douglas, T. E., Ramírez-Castañeda, V., y Navarrete, M. J. (2023). The diverse mechanisms that animals use to resist toxins. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 54, 283-306. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102320-102117

Tarvin, R. D., Borghese, C. M., Sachs, W., Santos, J. C., Lu, Y., O'Connell, L. A., ... y Zakon, H. H. (2017). Interacting amino acid replacements allow poison frogs to evolve epibatidine resistance. *Science, 357*, 1261-1266. https://doi.org/10.1126/science.aan5061

Tilman, D., Isbell, F., y Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917

Title, P. O., Singhal, S., Grundler, M. C., Costa, G. C., Pyron, R. A., Colston, T. J., Grundler, M. R., Prates, I., Stepanova, N., Jones, M. E. H., Cavalcanti, L. B. Q., Colli, G. R., Di-Poï, N., Donnellan, S. C., Moritz, C., Mesquita, D. O., Pianka, E. R., Smith, S. A., Vitt, L. J., ... Rabosky, D. L. (2024). The macroevolutionary singularity of snakes. *Science*, 383, 918-923. https://doi.org/10.1126/science.adh2449

Torres Ochoa, A. P., y Aguirre Valdivieso, R. (2019). Acción de protección contra el Gobierno Autónomo Descentralizado de Zapotillo para garantizar el principio de paridad en la designación de la Vicealcaldía del Gobierno Autónomo

Descentralizado de Zapotillo-Loja Defensoría del Pueblo, Delegación Provincial de Loja. https://repositorio.dpe.gob.ec/handle/39000/2802

van Thiel, J., Khan, M. A., Wouters, R. M., Harris, R. J., Casewell, N. R., Fry, B. G., ... Richardson, M. K. (2022). Convergent evolution of toxin resistance in animals. *Biological Reviews, 97*, 1823–1843. https://doi.org/10.1111/brv.12881

Weldon, P. J. (2017). Poison frogs, defensive alkaloids, and sleepless mice: Critique of a toxicity bioassay. *Chemoecology*, 27, 123-126. https://doi.org/10.1007/s00049-017-0238-0

Whitford, M. D., Freymiller, G. A., Higham, T. E., y Clark, R. W. (2019). Determinants of predation success: How to survive an attack from a rattlesnake. *Functional Ecology*, 33(6), 1099-1109. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13445