



Ciencia Ergo Sum
ISSN: 1405-0269
ciencia.ergosum@yahoo.com.mx
Universidad Autónoma del Estado de México
México

El uso de señales aposemáticas en serpientes: contra advertencia no hay engaño

Martínez Vaca León, O. Iván; Manjarrez, Javier

El uso de señales aposemáticas en serpientes: contra advertencia no hay engaño

Ciencia Ergo Sum, vol. 24, núm. 3, 2017

Universidad Autónoma del Estado de México, México

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=10452159013>

Los artículos pueden ser utilizados con fines educativos, informativos o culturales siempre que se cite la fuente.



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-SinDerivar 4.0 Internacional.

El uso de señales aposemáticas en serpientes: contra advertencia no hay engaño

Forewarned is Forearmed. The Use of Aposematic Signals in Snakes

O. Iván Martínez Vaca León

Universidad Autónoma del Estado de México, México

imvleon83@gmail.com

Redalyc: [https://www.redalyc.org/articulo.oa?](https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=10452159013)

id=10452159013

Javier Manjarrez

Universidad Autónoma del Estado de México, México

jsilva@uaemex.mx

Recepción: 03 Octubre 2016

Aprobación: 12 Mayo 2017

RESUMEN:

El uso de mecanismos de defensa aposemáticos por depredadores venenosos es ignorado frecuentemente. Por este motivo, se realiza una exhaustiva revisión bibliográfica para dar a conocer en un lenguaje accesible los conceptos teóricos clave que conducen la evolución del aposematismo, y se presenta su diversidad en serpientes a través de varios ejemplos. En términos ecológicos, el aposematismo es un mecanismo antipredatorio en el que las presas utilizan diversos tipos de señales para advertir a potenciales depredadores de su peligrosidad o no palatabilidad debido a la presencia de un mecanismo secundario de defensa. Su éxito dependerá no sólo de factores y características relacionados con los organismos involucrados, sino también de la presencia de terceros, que incluyen los que pretendan beneficiarse de este sistema.

PALABRAS CLAVE: serpientes, veneno, coloración, sonido, aposematismo.

ABSTRACT:

The use of aposematic defense mechanisms by venomous predators is often overlooked. In this article, we make an exhaustive literature review to make known in an accessible language, the key aspects and theoretical concepts that lead to the evolution of aposematism, its diversity in snakes through several examples is also presented. In ecological terms, aposematism is an anti-predatory mechanism in which preys use various types of signals to warn potential predators, their danger and/or non-palatability due to the presence of a secondary defense mechanism. Its success will depend not only on factors and characteristics related to the organisms involved, but also on a third-party presence, including those who wish to benefit from this system.

KEYWORDS: snakes, poison, color, sound, aposematism.

INTRODUCCIÓN

La depredación es una interacción entre una presa y su depredador que actúa como una fuerza evolutiva en donde la selección natural favorece a los depredadores más efectivos y a las presas más evasivas (Morales-Mávil *et al.*, 2002). Esta reciprocidad caracteriza en general a las interacciones coevolutivas y lo que particularmente puede visualizarse como una carrera de armas (Brodie III y Brodie, 1999).

La supervivencia de las presas se basa en el uso de diferentes mecanismos de defensa o antidepredatorios que disminuyen el riesgo de depredación. Muchos organismos poseen una coloración que reduce la posibilidad de ser detectado visualmente (cripsis) (Stevens y Merilaita, 2009), otros tienen formas, estructuras y coloraciones similares a otras especies que confunden o engañan al depredador (mimetismo) (Joron, 2003)

NOTAS DE AUTOR

imvleon83@gmail.com

y algunos más emiten señales conspicuas que advierten de su peligrosidad y no palatabilidad (aposematismo) (Stevens, 2007).

1. EL APOSEMATISMO

La palabra *aposematismo* proviene del griego *apo* (lejos) y *sema* (señal) refiriéndose a la producción de señales de advertencia a distancia. En una relación depredador-presa, el aposematismo es una adaptación antidepredatoria en la que la convencionalidad de las señales emitidas favorece la honestidad de las mismas y permite salvaguardar los intereses de la presa al persuadir al depredador de no comérsela y del depredador al evitar ser envenenado o herido de gravedad si intentara consumirla (Summers *et al.*, 2015). Este mecanismo actúa gracias a dos elementos esenciales: *a*) un sistema primario de defensa de la presa que interviene antes de que el depredador ataque (por ejemplo una coloración distintiva, olores o sonidos específicos) y *b*) un sistema de defensa secundario de tipo químico, morfológico o conductual que le confiera a la presa cierta peligrosidad y por tanto un atributo no palatable o de mortal riesgo para los depredadores (Rojas *et al.*, 2015).

Varias hipótesis han tratado de explicar el surgimiento de este mecanismo de defensa. La propuesta por Guilford (1988) sugiere que la peligrosidad de la presa precede al desarrollo de la señal de advertencia, ya que de entre presas peligrosas crípticas y conspicuas los depredadores aprenden a evitar más fácilmente a las segundas (Gittleman y Harvey, 1980). Las posibles hipótesis sobre la evolución de este sistema mencionan como potenciales causas a una presión selectiva individual a través de la selección natural (Cott, 1940; Wiklund y Järvi, 1982) o a una selección de parentesco (Fisher, 1930) en la que las interacciones mutualistas entre individuos emparentados son las que modifican la frecuencia genética para tal mecanismo. La clasificación de las señales aposemáticas es definitivamente de carácter honesto y, dependiendo del tipo de señalización, podrían tratarse como convencionales si informan sólo de su naturaleza (el color en las serpientes de coral), no convencionales o estratégicamente costosas si requieren de un costo de producción o mantenimiento (el cascabeleo en crótalos) o una combinación de ambas (intensidad de la coloración en ranas arlequines asociada con su estado físico) (Tibbets, 2013; Higham, 2014).

Para que el funcionamiento del aposematismo sea efectivo, es necesario que exista un aprendizaje memorable por parte del depredador que, basado en una mala experiencia como producto de su falta de conocimiento al atacar a la presa, le permita asociar la peligrosidad o no palatabilidad de ésta con su señal aposemática. Sin embargo, no todo es tan simple. Existen factores que pueden modificar tal experiencia y por consiguiente la eficacia del sistema, por ejemplo la inmadurez, psicología, inmunidad coevolutiva, percepción y tipo de depredador, la intensidad de la señal de advertencia y la variabilidad en el grado de toxicidad o peligrosidad de las presas debido a diferencias individuales en su estado de desarrollo o estado físico (Malcom, 1990; Mappes *et al.*, 2005; Summers *et al.*, 2015).

Además, la densidad de organismos aposemáticos, así como la presencia y densidad de organismos miméticos batesianos (imitan las señales aposemáticas, pero no son peligrosos) y miméticos müllerianos (especies que imitan señales aposemáticas, pero que varían en el grado de peligrosidad), puede alterar positiva o negativamente la experiencia predatoria y psicológica del depredador y con ello la credibilidad de la señal y su funcionamiento. Es decir, si la abundancia de miméticos müllerianos y del modelo a imitar (especie aposemática) es superior a la de miméticos batesianos, existirá mayor probabilidad de condicionar exitosamente al depredador al aumentar su interacción con presas peligrosas (Joron, 2003). Por otro lado, una mayor abundancia de presas alternativas disminuirá en principio la probabilidad de depredación sobre especies aposemáticas y favorecerá el contraste para la notoriedad de la señal de advertencia y su reconocimiento.

La capacidad de comunicar la no palatabilidad o peligrosidad por parte de las presas mediante el aposematismo ha sido estudiada en insectos, aves, anfibios y reptiles (Cott, 1940; Edmunds, 1974; Baker y Parker, 1979; Greene, 1988). Dentro de los reptiles, las serpientes han logrado adecuarse a una gran variedad

de ambientes desarrollando diversas formas, tamaños y colores (Gower *et al.*, 2012), convirtiéndose en uno de los cazadores más eficaces del planeta. Sin embargo, también proveen servicios ecosistémicos importantes como presas (Valencia-Aguilar *et al.*, 2013) y, considerando que algunas especies son tóxicas, constituyen un excelente modelo para el estudio del aposematismo.

2. SEÑALES DE ADVERTENCIA EN OFIDIOS

Algunas especies de serpientes, sobre todo las de las familias Elapidae, Viperidae y Lamprophiidae (Fry *et al.*, 2009), poseen un sofisticado mecanismo de envenenamiento que si bien su función principal es la de inmovilizar, matar y agilizar la digestión de las presas, también es usado como última opción para defenderse de los depredadores (Kardong, 1982; Karalliedde, 1995; Casewell *et al.*, 2013). Este sistema de envenenamiento consta de tres componentes: *a*) una glándula productora de toxinas o veneno (glándula de Duvernoy), *b*) músculos asociados al sistema de envenenamiento y *c*) una dentición modificada con colmillos utilizados para liberar toxinas dentro de la presa (Kardong, 1982; Jackson, 2003). La producción de esta mezcla de proteínas enzimáticas y otros componentes representa un alto costo metabólico para estos organismos (Bon, 1997; McCue, 2006), por lo que su frecuencia de uso y la cantidad empleada podrían estar en función de factores como el tipo y tamaño tanto de presas como de depredadores. Un mecanismo adecuado para evitar ser comido sin recurrir al combate o a este valioso producto es precisamente el aposematismo.

El ejemplo más conocido de aposematismo en serpientes se atribuye a las especies coralillo (familia Elapidae). Todas las especies de esta familia poseen un sistema de envenenamiento neurotóxico con pequeños colmillos frontales fijos (proteroglífos) (Jackson, 2003). Sin embargo, las especies de los géneros *Micrurus* y *Micruroides* son las que presentan un patrón de coloración conspicuo que es empleado como señal visual de advertencia asociado con su toxicidad (Niskanen y Mappes, 2005). Asimismo, el modo como está constituida la coloración mediante anillos en estas serpientes y la indiferenciación de su cuello con la cabeza las protege porque confunde al depredador y le dificulta la ubicación de esta parte vital.

La coloración más común del coralillo con mayor rango de distribución (*Micrurus diastema*) conjunta en orden secuencial el color rojo, amarillo, negro, amarillo (Savage y Slowinski, 1992) (figura 1a). No obstante, en México existen un aproximado de 17 especies de coralillos (Campbell y Lamar, 2004) que de acuerdo a su distribución y coloración pueden funcionar como un complejo de mimetismo mülleriano (anillo mülleriano) (Malcom, 1990). Considerando que hasta un 18% de las especies de serpientes neotropicales pueden mimetizarse con los coralillos (figuras 1b, 1c y 1d), e incluso tener cierta toxicidad (Brodie III y Brodie, 2004; De la Torre-Loranca *et al.*, 2006), es necesario evaluar otras características para corroborar la honestidad de sus señales visuales y con ello su identidad. Otro ejemplo bien conocido de señales de advertencia en elápidos lo constituye la conducta del despliegue de la capucha en cobras y su capacidad para erguirse más de un tercio de su tamaño corporal cuando son amenazadas (Young y Kardong, 2010).



FIGURA 1.

Coloración más común de la serpiente coralillo (*Micrurus diastema*).

Nota: a) serpiente coralillo (*Micrurus diastema*); el patrón de coloración dorsal corresponde a anillos de colores secuenciales rojo, amarillo, negro, amarillo (aposematismo). En falsos corales b) culebra de cafetal espalda roja (*Ninia sebae*), c) falso coral de la zona norte del estado de Veracruz (*Lampropeltis triangulum*), d) falso coral de la zona sur del estado de Veracruz (*Lampropeltis triangulum*). Los colores miméticos rojo, amarillo, naranja o blanco se encuentran separados por un anillo de color negro (mimetismo batesiano). Fuente: elaboración propia.

En el caso de los vipéridos los patrones de manchas dorsales, la forma de la cabeza y su sistema de envenenamiento con largos colmillos móviles (solenoglifos) (Jackson, 2003) son características que funcionan conjuntamente como señales aposemáticas (Bechtel, 1978; Niskanen y Mappes, 2005; Dell’Aglio *et al.*, 2012; Rojas *et al.*, 2015). Se sabe que los patrones en zigzag de las manchas dorsales presentes en algunos vipéridos (figura 2) funcionan como señales de advertencia. Investigaciones hechas sobre el patrón dorsal de manchas de la serpiente cornuda *Vipera latastei* muestran que los ataques de aves sobre señuelos que lo presentaron fueron significativamente menores que en los que no cuentan con alguno (Niskanen y Mappes, 2005). Además, existe la posibilidad de que la manera está configurado como este tipo de diseño dorsal pudiera tener una doble función dependiente de la distancia y el contraste, sugiriéndose que a distancias lejanas disminuye la visibilidad de la presa (cripsis) y a distancias cortas advierte al depredador (aposematismo) (Valkonen *et al.*, 2011).



FIGURA 2.

Patrón dorsal de manchas en zigzag (señales de advertencia) sobre dos fases de coloración en la víbora cornuda (*Vipera ammodytes*).

Nota: ejemplares del Herpetario Reptilium del Zoológico de Zacango. Fuente: elaboración propia.

Otro tipo de mecanismo antidepredatorio en vipéridos que asocia características aposemáticas con una señal acústica de advertencia, es el uso del cascabel en crótalos (figura 3). Esta estructura multilobulada y de segmentos intercalados (Klauber, 1956) está hecha de queratina (Zimmerman y Pope, 1948), y su única función es producir sonido (Meik y Pires-daSilva, 2009) cuando ciertos músculos de la cola se contraen y la hacen vibrar con rapidez a una frecuencia de 90 Hz (Rome *et al.*, 1996; Moon, 2001). La acumulación de cada segmento va de acuerdo con la cadencia del crecimiento y reabsorción del tejido durante el proceso de muda o ecdisis, también conocido como cambio de piel (Meik y Pires-daSilva, 2009).



FIGURA 3.

Serpiente de cascabel ocelada (*Crotalus polystictus*) en posición defensiva mientras mueve su cascabel (señal aposemática sonora).

Fuente: elaboración propia.

Este complejo mecanismo de comunicación evolucionó bajo la presión de fuerzas selectivas como una señal de defensa (Greene, 1988; Meik y Pires-daSilva, 2009; Allf *et al.*, 2016). Sin embargo, a pesar de que el uso del cascabel es en principio un método eficiente para disuadir a los depredadores, puede representar

un costo muy alto al revelar la posición exacta de la serpiente (Clark, 2004), ya que a pesar de contar con un armamento venenoso este tipo de vipérido sigue siendo presa de una gran cantidad de depredadores (Klauber, 1956; Greene, 1988). No obstante, los hábitos gregarios de estas serpientes en ciertas temporadas como consecuencia de su capacidad de reconocimiento químico parental y sus necesidades térmicas pueden compensar estos costos antidepredatorios y beneficiar el aposematismo al amplificar de manera grupal la señal sonora disuasiva (cascabeleo) e intensificar la experiencia psicológica negativa en el depredador (Clark, 2004).

Otro de los casos de aposematismo más interesantes entre los ofidios es el que caracteriza a la serpiente asiática *Rhabdophis tigrinus*. Esta especie, además de poseer un sistema de envenenamiento natural con pequeños colmillos posteriores fijos (opistoglífos) (Jackson, 2003; Silva *et al.*, 2014), también tiene una toxicidad adquirida a través del consumo de presas venenosas de las cuales retiene su veneno para posteriormente reutilizarlo (secuestro de toxinas). Su coloración dorsal amarilla, negra y roja del primer tercio corporal, está asociada a una inusual glándula ubicada sobre la superficie dorsal de su cuello (figura 4). Hutchinson *et al.* (2012) encontraron que estas glándulas nucales contienen toxinas esteroidales cardiotónicas llamadas bufadienolidos, las cuales son encontradas en la piel de sapos. Experimentos posteriores mostraron que la adquisición de estas toxinas en estas serpientes se debe al consumo de una de sus presas principales: el sapo de la especie *Bufo japonicus* (Hutchinson *et al.*, 2013). La capacidad de adquirir toxicidad mediante la absorción de compuestos tóxicos del alimento es muy común en términos de aposematismo y ha sido documentado en otros animales como las ranas arlequines del centro y sur de América, así como también en algunas aves de Nueva Guinea (Dumbacher *et al.*, 2004).



FIGURA 4.

Cría de la serpiente tigre de dorso quillado (*Rhabdophis tigrinus*).

Nota: se observa la glándula nocal de bufadienolidos y la coloración dorsal de advertencia.

Fuente: figura reproducida bajo la autorización de la doctora D. A. Hutchinson.

ANÁLISIS PROSPECTIVO

A través de la historia las serpientes venenosas han ocasionado la mortalidad de una gran cantidad de animales, incluyendo a los humanos (Green, 1997; Headland y Greene, 2011). Esta situación ha provocado un desarrollo evolutivo y generalizado de miedo a los colúbridos como una sensación necesaria para la supervivencia humana (Öhman y Mineka, 2003; Rogers *et al.*, 2014). Sin embargo, dado que no formamos

parte de su alimento, ni viceversa, la mayoría de los ataques de serpientes hacia humanos sucede como producto de mordeduras defensivas al pisarlas por accidente, tratar de capturarlas o querer matarlas. No obstante, queda claro que estos animales tienen y producen señales aposemáticas cuya función es la de evitar una confrontación, nos avisan de su presencia y peligrosidad para disuadirnos de hacerles daño.

El adecuado conocimiento sobre estos animales, así como la correcta interpretación y entendimiento de sus señales de advertencia, nos permitirán actuar con precaución y mesura, de manera que se asegure nuestra integridad física y al mismo tiempo la supervivencia de estos reptiles que han sido y seguirán siendo parte valiosa de nuestro patrimonio natural y de nuestra cultura en general.

CONCLUSIONES

El aposematismo es un mecanismo oportuno para la defensa de muchos animales tóxicos. Su evolución ha requerido de una gran presión depredatoria para el desarrollo de características y estructuras que representen o produzcan señales de advertencia memorables. No obstante, aunque su objetivo es evitar la depredación, el riesgo de mortalidad o daño hacia las presas es necesario en etapas iniciales para condicionar exitosamente al depredador. A pesar de ello, existen factores como la abundancia de individuos miméticos y la inmunidad del depredador que podrían interferir en tal objetivo. En serpientes venenosas, la producción de sonido mediante el cascabel, el despliegue de la capucha en cobras y los diferentes patrones de coloración llamativa en coralillos (*Rhabdophis tigrinus* y *Vipera latastei*) constituyen ejemplos comprensibles de señales aposemáticas. En este sentido, cabe la posibilidad de que algunos de ellos puedan tener otras funciones como por ejemplo la cripsis dependiente de la distancia y el contraste.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la doctora Deborah Hutchinson por su autorización para reproducir la fotografía de *Rhabdophis tigrinus*, al doctor Agustín Álvarez y al mvz Carlos Suárez por la autorización y apoyo para fotografiar los ejemplares de *Vipera ammodytes* y a los arbitros de la revista por sus comentarios.

REFERENCIAS

- Allf, B. C., Durst, P. A. D. y Pfenning, D. W. (2016). Behavioral plasticity in the origins of novelty: the evolution of rattlesnake rattle. *The American Naturalist*, 188(4), 475-483.
- Barker, R. y Parker, G. (1979). The evolution of bird coloration. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B*, 287, 63-130.
- Bechtel, H. B. (1978). Color and pattern in snakes. *Journal of Herpetology*, 12(4), 521-532.
- Bon, C. (1997). Snake venom and pharmacopoeia, en R. Bauchot (ed.), *Snakes: A natural history* (pp. 194-209). New York: Sterling Publishing Company.
- Brodie III, E. D. y Brodie, E. D. Jr. (1999). Predator-Prey Arms Race. Asymmetrical selection on predators and prey may be reduced when prey are dangerous. *Bioscience*, 49(7), 557-568.
- Brodie III, E. D. y Brodie, E. D. Jr. (2004). Venomous snake mimicry, en J. A. Campbell y W. W. Lamar (eds.), *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere Volume 2* (pp. 617-633). Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Casewell, N. R., Wüster, W., Vonk, F. J., Harrison, R. A. y Fry, B. G. (2013). Complex cocktails: the evolutionary novelty of venoms. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 219-229.
- Campbell, J. A. y Lamar, W. W. (2004). *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere Volume 1*. New York: Cornell University Press.

- Clark, R. W. (2004). King recognition in rattlesnakes. *Proceedings of the Royal Society B (suppl.)*, 271, 243-245.
- Cott, H. (1940). *Adaptive coloration in animals*. London: Methuen.
- Dell'Aglio, D. D., Toma, T. S. P., Muelbert, A. E., Sacco, A. G. y Tozetii, A. M. (2012). Head triangulation as anti-predatory mechanism in snakes. *Biota Neotropica*, 12(3), 315-318.
- De la Torre-Loranca, M. A., Aguirre-León, G. y López-Luna, M. A. (2006). Coralillos verdaderos (Serpentes: Elapidae) y coralillos falsos (Serpentes: Colubride) de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 22(3), 11-22.
- Dumbacher, J. P., Wako, A., Derrickson, S. R., Samuelson, A., Spande, T. F. y Daly, J. W. (2004). Mylerid beetles (Choresine): A putative source for the batrachotoxin alkaloids found in poison-dart frogs and toxic passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(45), 15857-15860.
- Edmunds, M. (1974). *Defense in animals: a survey of anti-predator defenses*. England: Longman, Burnt Mill.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press.
- Fry, B. G., Vidal, N., Van der Weerd, L., Kochva, E. y Renjifo, C. (2009). Evolution and diversification of the toxicofera reptile venom system. *Journal of proteomics*, 72, 127-136.
- Gittleman, J. L. y Harvey, P. H. (1980). Why are distasteful prey not cryptic? *Nature*, 286(5769), 149-150.
- Gower, D., Garrett, K. y Stafford, P. (2012). *Snakes* (2nd ed.). London, United Kingdom: The Natural History Museum.
- Greene, H. W. (1988). Antipredator mechanism in reptiles, en C. Gans y R. B. Huey (eds.), *Biology of reptilia: Volumen 16, Ecology B. Defense and life history* (pp. 1-152). New York: Alan R. Liss Inc.
- Greene, H. W. (1997). *Snakes: The evolution of mistery in nature*: University of California Press.
- Guilford, T. (1988). The evolution of conspicuos coloration. *The American Naturalist (suppl.)*, 131, S7-S21.
- Headland, T. N. y Greene, H. W. (2011). Hunter-gatherers and other primates as prey, predators, and competitors of snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 1470-1474.
- Higham, J. P. (2014). How does honest costly signaling work? *Behaviral Ecology*, 25, 8-11.
- Hutchinson, D. A., Savitzky, A. H., Mori, A., Burghardt, G. M., Meinwald, J. y Schroeder, F. C. (2012). Chemical investigations of defensive steroid sequestration by the Asian snake *Rabdophis tigrinus*. *Chemoecology*, 22, 199-206.
- Hutchinson, D. A., Savitzky, A. H., Burghardt, G. M., Nguyen, C., Meinwald, J., Schroeder, F. C. y Mori, A., (2013). Chemical defense of an Asian snake reflects local availability of toxic prey and hatchling diet. *Journal of Zoology*, 289, 270-278.
- Jackson, K. (2003). The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 137, 337-354.
- Joron, M. (2003). Mimicry, en R.T. Cardé & V.H. Resh (eds.), *Encyclopedia of insects* (pp. 633-643). San Diego: Academic Press.
- Karaddielle, L. (1995). Animal toxins. *Brithish Journal of Anesthesia*, 74(3), 319-327.
- Kardong, K. V. (1982). The evolution of the venom apparatus in snakes from colubrids to vipers and elapids. *Memorias do Instituto de Butantan*, 46, 105-118.
- Klauber, L. M. (1956). *Rattlesnakes: their habitslife histories, and influence on mankind, abridged edition* (2nd ed.). Berkeley: University of California Press.
- McCue, M. D. (2006). Cost of producing venom in three north american pitviper species. *Copeia*, 4, 818-825.
- Malcom, S. B. (1990). Mimicry: Status of a classical Evolutionary paradigm. *Tree*, 5(2), 57-62.
- Mappes, J., Marples, N. y Endler, J. A. (2005). The complex businesss of survival by aposematism. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(11), 598-603.
- Meik, J. M. y Pires-daSilva, A. (2009). Evolutionary morphology of the rattlesnake style. *BMC Evolutionary Biology*, 9(35), 1-9.
- Moon, B. R. (2001). Muscle physiology and the evolution of the rattling system in rattlesnakes. *Journal of Herpetology*, 35, 497-500.

- Morales-Mávil, J. E., Domínguez-Domínguez, L. E. y Nava-Bringas, M. E. (2002). La búsqueda del alimento en reptiles: decisiones y consecuencias, en J. Manzo-Denes (ed.), *Neuroetología: la década del cerebro y la conducta animal* (pp. 343-357). México.
- Niskanen, M., y Mappes, J. (2005). Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology*, 74, 1091-1101.
- Öhman, A. y Mineka, S. (2003). The malicious serpent: Snakes as prototypical stimulus for an evolved module of fear. *Current Directions in Psychological Science*, 12(1), 5-9.
- Rogers, L. L., Mansfield, S. A., Hornby, K., Hornby, S., Debruyn, T. D., Mize, M., Clark, R. y Burghardt, G. M. (2014). Black Bear Reactions to Venomous and Non-venomous Snakes in Eastern North America. *Ethology*, 120, 641-651.
- Rojas, B., Valkonen, J. y Nokelainen, O. (2015). *Aposematism*. *Current Biology*, 25, 345-361.
- Rome, L. C., Syme, D. A., Hollingworth, S., Lindstedt, S. L. y Baylor, S. M. (1996). The whistle and the rattle: the design of sound producing muscles. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*, 93, 8095-8100.
- Savage, J. M. y Slowinski, J. B. (1992). The coloration of the venomous coral snake (family Elapidae) and their mimics (families Aniliidae and Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 45, 235-245.
- Silva, A., Hifumi, T., Sakai, A., Yamamoto, A., Murakawa, M., Ato, M., Shibayama, K., Ginnaga, A., Kato, H., Koido, Y., Inoue, J., Abe, Y., Kawakita, K., Hagiike, M. y Kuroda, Y. (2014). *Rabdophis tigrinus* is not a pit viper but its bites result in venom-induced consumptive coagulopathy similar to many viper bites. *Journal of Intensive Care*, 2(43), 1-3.
- Stevens, M. (2007). Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 1457-1464.
- Stevens, M. y Merilaita, S. (2009). Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, 423-427.
- Summers, K., Speed, M. P., Blount, J. D. y Stuckert, A. M. M. (2015). Are aposematic signals honest? A review. *Journal of Evolutionary Biology*, 28, 1583-1599.
- Tibbetts, E. A. (2013). The function, development and evolutionary stability of conventional signals of fighting ability. *Advances in the Study of Behavior*, 45, 49-80.
- Valencia-Aguilar A., Cortés-Gómez, A. M. y Ruiz-Agudelo, C. A. (2013). Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in neotropical ecosystems. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services y Management*, 9, 257-272.
- Valkonen, J., Niskanen, M., Björklund, M. y Mappes, J. (2011). Disruption or aposematism? Significance of dorsal zigzag pattern of European vipers. *Evolutionary Ecology*, 25, 1047-1063.
- Wiklund, C. y Järvi, T. (1982). Survival of distasteful insects after being attacked by naive birds: A reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. *Evolution*, 36(5), 998-1002.
- Young, B. A. y Kardong, K. V. (2010). The functional morphology of hooding in cobras. *The Journal of Experimental Biology*, 213, 1521-1528.
- Zimmerman, A. A. y Pope, C. H. (1948). Development and grown of the rattle of rattlesnakes. *Fieldiana Zoology*, 32(6), 357-413.