



Estrategias antipredadoras en mamíferos

González Cruz, Yamile; Manjarrez, Javier
Estrategias antipredadoras en mamíferos
CIENCIA *ergo-sum*, vol. 31, 2024 | e252
Espacio del Divulgador

Universidad Autónoma del Estado de México, México

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



González Cruz, Y. y Manjarrez, J. (2024). Estrategias antipredadoras en mamíferos. *CIENCIA ergo-sum*, 31.
<http://doi.org/10.30878/ces.v31n0a37>

Estrategias antipredadoras en mamíferos

Anti-predator Strategies in Mammals

Yamile González Cruz

Universidad Autónoma del Estado de México, México

yamilegonzalez657@gmail.com

<https://0000-0003-1627-9416>

Recepción: 4 de abril de 2022

Aprobación: 6 de septiembre de 2022

Javier Manjarrez*

Universidad Autónoma del Estado de México, México

jsilva@uaemex.mx

<https://0000-0003-3053-3257>

RESUMEN

Se revisa y analiza la información actual sobre las diferentes estrategias antidepredatorias y sus implicaciones en las especies de mamíferos a través del análisis, interpretación e integración de la literatura existente sobre el tema para comprender su función como una presión selectiva que ha promovido a cambios evolutivos en la interacción depredador-presa, en específico estrategias de vigilancia, congelación e inmovilidad tónica, estrategias de escape y diferentes estructuras de enfrentamientos, además de cambios en las estrategias antipredatorias como consecuencia de la presencia humana. Se concluye que los mamíferos muestran variación intraespecífica antidepredatoria en diferentes escenarios, lo cual hace difícil cuantificar las respuestas conductuales en condiciones de laboratorio y campo. En un futuro es imprescindible estudiar cómo múltiples factores interactúan entre sí.

PALABRAS CLAVE: evolución, adaptación, modificaciones.

ABSTRACT

This essay reviews and analyzes the current information on the different antipredatory strategies and their implications in mammalian species, through the analysis, interpretation and integration of the existing literature on the subject to understand their function as a selective pressure that has promoted evolutionary changes in predator-prey interaction, specifically surveillance strategies, freezing and tonic immobility, escape strategies and different confrontation structures, in addition to changes in anti-predatory strategies as a consequence of human presence. It was concluded that mammals show intraspecific anti-predatory variation in different settings, making it difficult to quantify behavioral responses under laboratory and field conditions. In the future, we must study how multiple factors interact with each other.

KEYWORDS: evolution, adaptation, modification.

INTRODUCCIÓN

La depredación es una presión selectiva clave. Ante esto, los organismos desarrollaron una amplia gama de adaptaciones para incrementar las posibilidades de supervivencia en presencia de depredadores, las cuales están conformadas por un conjunto de atributos que incluyen adaptaciones en su morfología y conducta y que operan juntas para minimizar el riesgo de depredación. En particular, los mamíferos son parte fundamental en la cadena alimenticia de los ecosistemas al consumir recursos vegetales y promover la dispersión y el crecimiento de especies mediante la germinación de semillas y plántulas (Langerhans, 2007; Davies *et al.*, 2012; Beauchamp, 2015). Además, son fuente de energía para grandes depredadores y carroñeros que tienen un profundo impacto en los niveles tróficos inferiores, en la ecología de las especies, pues impulsan cambios en el flujo de nutrientes y la producción primaria al ser clave en la ecología de la red alimentaria, longitud de la cadena alimentaria y cascadas tróficas

*AUTOR PARA CORRESPONDENCIA

jsilva@uaemex.mx

(Seehausen, 2009; Ruiz-Mondragón *et al.*, 2018; Luna-Casanova *et al.*, 2016; Glaudas *et al.*, 2006; Langerhans, 2007). Por lo tanto, es necesario llevar a cabo una revisión bibliográfica de las estrategias antidepredatorias que los mamíferos presentan para comprender su función como una presión de selección que a lo largo del tiempo ha conducido a cambios evolutivos en rasgos morfológicos y fisiológicos (Mori y Burghardt, 2001; Zuberbühler y Jenny, 2002; Glaudas *et al.*, 2006; Shine *et al.*, 2000; Langerhans, 2007).

Las especies presa reducen el riesgo de depredación al desplegar una amplia variedad de estrategias que abarca el congelamiento, huida, exhibiciones de amenazas, inmovilidad tónica y defensa activa, entre otras empleadas en diferentes contextos ecológicos y en diferentes etapas de desarrollo (etapas del ciclo de vida o edades) (Trussell, 1996; Mori y Burghardt, 2001; Langerhans, 2007; Ruiz-Mondragón *et al.*, 2018; Baruzzi *et al.*, 2017). La variación dentro y entre los individuos dependen de muchos factores internos (sistemas y señales sensoriales, provenientes en especial de la visión y oído, temperatura, edad, etc.) y factores externos (recursos disponibles, tipo, distancia y modo de ataque del depredador entre otros) (Mori y Burghardt, 2001; Furigo *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2020). Este ensayo tiene como objetivo revisar la información producida durante los últimos veinte años, con especial énfasis en la última década, sobre las diferentes estrategias antidepredatorias y sus implicaciones en las especies de mamíferos a través del análisis, interpretación e integración de la literatura existente sobre el tema para comprender su funcionamiento como una presión selectiva que ha promovido los cambios evolutivos en la interacción depredador-presa. La tabla 1 resume las diferentes estrategias descritas en este artículo.

TABLA 1
Estrategias antidepredatorias de algunas especies

Especie	Estrategia antidepredatoria	Descripción	Referencias
Suricatos <i>Suricata suricatta</i>	Vigilancia	Los centinelas detectan la cercanía de un depredador y dan una llamada de alarma	Mónus, 2018; Palmer y Packer, 2021
Ardillas <i>Spermophilus suslicus</i> , <i>Otospermophilus beecheyi</i>	Escape	Inmovilidad o correr ante la presencia de depredadores	MacWhirter, 1992
Borrego cimarrón <i>Ovis canadensis</i>	Escape	Vigilancia en ambientes abiertos o escarpados Elección de sitios con mayor posibilidad de escape y con buena visibilidad durante la sequía	Öhlund <i>et al.</i> , 2020; Peluc <i>et al.</i> , 2008; Blank, 2018; Escobar-Flores, 2015
Puercoespín	Estructuras para enfrentamientos	Púas defensivas	Yang <i>et al.</i> , 2013; Voss <i>et al.</i> , 2013; Stan-kowich y Campbell, 2016).
Tejones <i>Meles spp.</i> Zorrillos <i>Mephites spp.</i> Zorillas <i>Ictonyx spp.</i> Mapaches <i>Procyon spp.</i>	Estructuras para enfrentamientos	Glándulas que secretan sustancias irritantes y malolientes	Glaudas <i>et al.</i> , 2006; Nekaris <i>et al.</i> , 2019; Pérez-Irineo <i>et al.</i> , 2020
Orcas <i>Orcinus orca</i>	Modificaciones por la presencia humana	Aproximación a las embarcaciones pesqueras para cazar los lobos marinos	Hückstädt y Antezana, 2004

Fuente: elaboración propia.

1. VIGILANCIA

La vigilancia se refiere al estado de alerta que tienen las presas para aumentar la detección temprana de posibles amenazas, entre las cuales se encuentran los depredadores (Beauchamp, 2003; Palmer y Packer, 2021). Las presas incrementan la vigilancia de su entorno para reducir el factor sorpresa que aprovechan los depredadores para atacarlas (Beauchamp, 2015; Blank, 2018). En este sentido, si la presa es alertada, entonces tendrá más tiempo de escapar. De tal forma, aquellas que posean una mejor capacidad de distinguir entre depredadores y no depredadores podrán reducir el riesgo de depredación sin que interfiera con el desempeño de otras funciones, como la alimentación o reproducción (Langerhans, 2007; Davies *et al.*, 2012; Beauchamp, 2003; Mónus, 2018; Beauchamp, 2015). Por lo tanto, los individuos que componen a una especie presentan disyuntivas entre canalizar esfuerzos para reducir la depredación y realizar otras actividades que en algún momento representarían un riesgo para su supervivencia (Proudman *et al.*, 2021; Blumstein *et al.*, 2010; Stewart y Pruetz, 2013). Por ejemplo, en el ciervo *Dama dama* del mediterráneo, los factores antidepredadores y sociales explican las diferencias de vigilancia por sexo y edad; esto es, las hembras tienden a reducir el riesgo de depredación de sus crías a través de incrementar la duración y frecuencia de vigilancia, mientras que los machos jóvenes muestran un mayor estado de alerta que los machos adultos, en función de la competencia intraespecífica en grupos grandes (Pecorella *et al.*, 2019).

La estrategia que muchas especies de mamíferos desarrollaron para reducir el tiempo de vigilancia es vivir en grupos, en donde esta actividad se distribuye entre los individuos que componen al grupo (Davies *et al.*, 2012). Esta estrategia también se observa en el ser humano, ya que la vida en grupos sociales reduce la probabilidad de un ataque por un efecto de dilución (Langerhans, 2007). Dentro de los mamíferos, la vida en grupos sociales se ha detectado en los órdenes de los marsupiales, insectívora, primates, murciélagos, edentados, lagomorfos, rodentia, misticetos, carnívoros, serenios, perisodáctilos, artiodáctilos y probocidos (Wilson, 2000). Del mismo modo, la vida en grupos reduce el riesgo individual de depredación, pues al existir cierta cantidad de individuos (n) la probabilidad de ataque se reduce a $1/n$. Las especies presa aplican dos estrategias de vigilancia para reducir la posibilidad de ser depredadas: *a*) aumentan la vigilancia para evitar los encuentros con depredadores y *b*) utilizan la vigilancia para escapar en caso de encontrarse con un depredador (Langerhans, 2007).

Las adaptaciones morfológicas y conductuales para aumentar la eficiencia de la vigilancia incluyen posturas corporales, las vocalizaciones, desarrollo de orejas móviles o desplazamiento de los ojos (Swaegers *et al.*, 2017; West *et al.*, 2018). Por ejemplo, los individuos que cumplen la función centinelas de las suricatas al detectar la cercanía de un depredador dan una llamada de alarma que conduce al resto de los individuos correr hacia un lugar seguro (*Suricata suricatta*) (tabla 1) (Mónus, 2018; Palmer y Packer, 2021). Aunque los comportamiento de los centinelas parecen ser altruistas, también se interpretarían como señales egoístas emitidas por los centinelas hacia los depredadores y no hacia sus conespecíficos, es decir, una señal de advertencia para el depredador y no para los integrantes del grupo. En consecuencia, es menos probable que los depredadores ataquen a individuos vigilantes, ya que sus presas constantemente tendrán la oportunidad de huir más rápido y de establecer señales de alarma incidentales para sus demás compañeros o intentar obtener las posiciones más seguras dentro del grupo (Langerhans, 2007; Davies *et al.*, 2012).

2. CONGELACIÓN E INMOVILIDAD TÓNICA (MUERTE SIMULADA)

Las presas que fueron detectadas por los depredadores desarrollaron las estrategias de congelación y la inmovilidad tónica (muerte simulada), lo cual es frecuente cuando las rutas de escape o refugios no están disponibles y, por lo tanto, es ineficiente implementar cualquier otra estrategia antipredatoria (Eilam, 2005). La congelación o la inmovilidad tónica tiene como objetivo disuadir la atención de la presa para escapar en cuanto el depredador se distraiga (agilidad, velocidad y presencia de refugios cercanos) (Langerhans, 2007; Palmer y Packer, 2021).

La congelación es un mecanismo de respuesta temprana en la interacción depredador-presa, en donde la presa permanece inmóvil al detectar e identificar una amenaza con el fin de evitar llamar la atención del depredador y mejorar la percepción (Beauchamp, 2015; Cortez y Silva, 2013). Las estrategias se caracterizan por una ausencia de movimientos voluntarios, a excepción de los movimientos autónomos como la respiración. Además, mantiene una postura tensa sin que se adopten nuevas posturas y una reducción en las vocalizaciones, entre otros (Roelofs, 2017; Garrido-Muñoz, 2021; Palmer y Packer, 2021). La congelación se considera como un mecanismo de defensa en caso de que la vigilancia falle si el depredador se encuentra muy cercano a la presa, pues la huida incrementa el riesgo de depredación. Tal estrategia maximiza otra antipredatoria como lo es el camuflaje, por ejemplo el color arena de los leones que simula el tono de los pastizales africanos o las rayas de los tigres que rompen la uniformidad corporal. La inmovilidad tónica se emplea como mecanismo de defensa secundario frecuente cuando el depredador detectó o entró en contacto con la presa para evitar así el ataque. Es un mecanismo en muchos mamíferos marsupiales y placentarios como los tlacuaches, zarigüeyas y conejos, por nombrar algunos de los más comunes (Palmer y Packer, 2021).

La inmovilidad tónica viene acompañada por la ausencia total de movimiento, la adopción de posturas rígidas y cambios inusuales en la postura, falta de reactividad a las perturbaciones ambientales, una reducción de la frecuencia cardíaca, disminución de la temperatura corporal y sensibilidad reducida (Garrido-Muñoz, 2021). Estos cambios son mediados por estructuras cerebrales responsables de las respuestas conductuales relacionadas con la defensa. La inmovilidad tónica es considerada una estrategia de la presa enfocada en confundir y desvanecer la atención del depredador una vez que la ha detectado, la cual se acompaña de emisión de olores o cambios de coloración que hagan suponer al depredador que se encuentra muerta o en estado de descomposición. Por ejemplo, la zarigüeya (*Didelphis virginiana*) o el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) (Roelofs, 2017; Garrido-Muñoz, 2021; Cortez y Silva, 2013) presentan ausencia total de movimiento, posturas rígidas, reducción de la frecuencia cardíaca, disminución de la temperatura corporal y sensibilidad reducida (Garrido-Muñoz, 2021).

3. ESCAPE

Una vez que la presa ha sido detectada por un depredador, y en caso de que la congelación o la inmovilidad tónica no funcionen, entonces logrará escapar utilizando sus estrategias. La escapada rápida es la estrategia más efectiva que una escapada lenta, por ser potencialmente letal para la presa (Langerhans, 2007; Kramer y Bonenfant, 1997; Swaegers *et al.*, 2017). La escapada rápida a menudo se combina con patrones de escape tanto irregulares como impredecibles y exhibiciones de “señuelos depredadores”, ya sea individuales o grupales, para confundir, desorientar y evadir al depredador a través de su línea de visión (Davies *et al.*, 2012; Langerhans, 2007). Al respecto, en los mamíferos de ámbitos hogareños pequeños su comportamiento es influenciado por la distancia del depredador que los acecha. Por ejemplo, las ardillas *Spermophilus suslicus* y *Otospermophilus beecheyi* ante la presencia de depredadores terrestres a menudo permanecen inmóviles para evitar llamar su atención cuando se encuentra lo bastante lejos y no representa un peligro inminente (tabla 1). Sin embargo, si el depredador se encuentra cerca, entonces opta por correr en dirección contraria a la madriguera, acaso para evitar futuros encuentros (MacWhirter, 1992).

El inicio de la escapada rápida se determina por el sexo, las características del medio y zonas de forrajeo. Por ejemplo, las hembras en fase de crianza invierten más tiempo en vigilar quizá porque en este periodo las crías son más vulnerables y tienen una menor capacidad de detectar y escapar de los depredadores. Por lo tanto, la huida de la madre implica también la sobrevivencia, como se ha observado en algunas especies de mamíferos ungulados como el ciervo (*Cervus elaphus*), el caribu (*Rangifer tarandus*), el berrendo (*Antilocapra americana*) y el impala (*Aepyceros melampus*) (Blank, 2018). La estrategia de huida rápida difiere dependiendo la edad de la presa, ya que en etapas tempranas tiende a utilizarla con mayor frecuencia que los adultos, ya que ellos pueden elegir entre escapar o confrontar al depredador (Placyk, 2012; Barnier *et al.*, 2016; Blank, 2018): este tipo de estrategias se presenta por ejemplo en el ciervo europeo *Dama dama* (Pecorella *et al.*, 2019). Las presas sujetas a ambientes variables

como cambios en la cobertura vegetal, el clima y la disponibilidad de hábitat, entre otros, están por lo general bajo una presión de selección que les permite evaluar de manera continua los costos y beneficios de la aptitud de sus decisiones en su comportamiento y así modificarlo en consecuencia. Por ejemplo, el borrego cimarrón modifica su huida con base en la densidad vegetal (tabla 1) y en ambientes abiertos o escarpados se vale de la estrategia de vigilancia para detectar y evadir a sus depredadores de acuerdo con la disponibilidad del terreno y la cobertura vegetal, ya que al ser sitios con mayor vegetación son más seguros para las hembras y las crías, mientras que los sitios abiertos se evitan (Öhlund *et al.*, 2020; Peluc *et al.*, 2008; Blank, 2018; Escobar-Flores, 2015). Además, en temporadas de sequía para el borrego cimarrón es más importante seleccionar sitios con mayor posibilidad de escape y con buena visibilidad para detectar a los depredadores en la distancia, aunque esto represente menor disponibilidad de alimento (Öhlund *et al.*, 2020; Peluc *et al.*, 2008; Blank, 2018; Escobar-Flores, 2015).

4. ESTRUCTURAS PARA ENFRENTAMIENTOS

Las estrategias descritas buscan reducir el encuentro con los depredadores, pero las presas han desarrollado estructuras corporales cuando el contacto físico es inevitable (Palmer y Packer, 2021; Hanna, 2019), de manera que les permitan luchar contra un depredador; estas defensas morfológicas son el resultado evolutivo de la interacción entre el depredador y presa (Trussel, 1996). Las adaptaciones morfológicas para defenderse de los depredadores tienen como objetivo evitar que el depredador desista del ataque. Tales estructuras fueron desarrolladas en específico con fines defensivos (garras, espinas, glándulas), pero existen otras que cumplen con funciones distintas para repeler el ataque, como las que son para capturar alimento (dientes/mandíbulas, aguijones) o interacciones intraespecíficas (astas, cuernos) (Glaudas *et al.*, 2006). Un ejemplo de estas estructuras para defenderse son las espinas en los puercoespines (tabla 1), que presentan un pelaje suave en su región dorsal, pero igual cuentan con púas defensivas, que son estructuras queratinizadas de hasta 10 cm. Las púas tienen una cubierta exterior, rígida y un núcleo poroso flexible (espuma), las cuales están conectadas con músculos en su base y permite levantarlas ante el riesgo de depredador potencial (Yang *et al.*, 2013; Voss *et al.*, 2013; Stankowich y Campbell, 2016). El efecto que tienen en los depredadores es dar la impresión de que la presa es más grande que su tamaño real, y en caso de ataque o acercamiento incrustarlas y así ahuyentarlo (Yang *et al.*, 2013; Voss *et al.*, 2013; Stankowich y Campbell, 2016). Otro ejemplo se presenta en las astas y cuernos de los machos ciervos, alces y venados. Estas estructuras funcionan como atributo sexual relacionado con el éxito reproductivo y la defensa del territorio; sin embargo, a su vez, están involucradas en la defensa antidepredatoria porque son usadas como arma de ataque en los enfrentamientos de los depredadores (Davies *et al.*, 2012).

Además de las estructuras corporales desarrolladas por los mamíferos, también se reporta el uso de herramientas como defensa para <1% de los géneros animales, en diversos taxones que van desde erizos hasta chimpancés con estrategias muy variadas, pues por ejemplo estos últimos usan rocas para la defensa contra los depredadores (Pesendorfer *et al.*, 2018). Las ardillas (*Spermophilus* spp.) y las ratas canguro (*Dipodomys* spp.) durante las interacciones con serpientes, patean arena u otro sustrato suelto para disuadir el ataque (Stankowich, 2011). Hay observaciones de varias especies de primates lanzando y soltando piedras y ramas en defensa contra leones y leopardos, así como con palos, ya sea tirándolos o usándolos como garrotes (Stankowich, 2011). En su caso, los monos capuchinos usan palos como lanzas para desalentar o ahuyentar serpientes, mamíferos y arañas (Falotico y Ottoni, 2011).

4. 1. Otras estrategias fenotípicas

La depredación, mediada por depredadores visualmente orientados también influye en la evolución del patrón de coloración, lo que deriva en especies con diferentes coloraciones (polimórficas) que tienen como objetivo reducir la formación efectiva de imágenes de búsqueda por parte del depredador y, por lo tanto, limitar su búsqueda solo a los tipos de presas más comunes e ignorar presas con morfos menos comunes. A esto se le conoce

como *selección apostática* (Shine *et al.*, 2000; Davies *et al.*, 2012). Un ejemplo se presenta entre el lobo europeo (*Canis lupus*) y el jabalí (*Sus scrofa*). Al respecto, Dolapchiev *et al.* (2022) probaron la hipótesis de que el lobo europeo selecciona sus presas de manera oportunista, con preferencia por las presas más abundantes (selección apóstatica). Los lobos prefirieron las presas más conspicuas (los jabalís) y depredaron en menor proporción otro tipo de presas disponibles como el corzo (*Capreolus capreolus*), el venado rebeco (*Rupicapra rupicapra*), el ciervo (*Cervus elaphus*) y el alce (*Alces alces*).

Un caso conocido de coloración aposemática asociada con rasgos de comportamiento antidepredatorio se presenta en los tejones debido a que es el primer recurso de advertencia antes de recurrir a la descarga de olores nocivos a través de glándulas anales encargadas de almacenar y descargar sustancias nocivas usadas como último recurso (Gutiérrez-García y Contreras, 2002; Newman *et al.*, 2005; Pesendorfer *et al.*, 2018). En estos mamíferos la coloración aposemática –representada como manchas o parches en los ojos, patrones en la cola y cuerpo, en su mayoría de coloración blanco y negro, extremidades falsas (?), entre otras– está destinada a confundir a los depredadores, además de ayudar que un animal parezca más grande para un depredador potencial y de participar en otras actividades como la atracción de pareja y comunicarse con rivales o como camuflaje (Hanna, 2019; Nekarís *et al.*, 2019). Por lo tanto, la presencia de esta máscara facial y de otras estructuras podría ser una señal visual o una advertencia para cualquier depredador de que al surgir un ataque adicional se enfrentaría con un contraataque potencialmente dañino (Newman *et al.*, 2005).

La cripsis es un mecanismo evolutivo que tiene como objetivo pasar inadvertido al depredador, lo cual representa una ventaja selectiva para una presa e impulsa la especiación ecológica y un posterior aislamiento que permita la heredabilidad de estas estrategias (Öhlund *et al.*, 2020; Davies *et al.*, 2012). En un estudio de campo, la abundancia de los individuos crípticos aumenta debido a la posibilidad de convertirse en el único morfo de la población si el morfo más llamativo y detectable es el más depredado (Öhlund *et al.*, 2020; Davies *et al.*, 2012). Por ejemplo, un estudio mostró la selectividad de los lobos por los ungulados salvajes crípticos, en lugar del ganado abundante, pero bien protegido (Octenjak *et al.*, 2020). Los autores examinaron la variación espacial en la dieta del lobo de Croacia y la selección de presas en relación con disponibilidad de animales salvajes y domésticos. Los ungulados salvajes en la dieta del lobo fueron significativamente mayores en tres regiones estudiadas de Croacia, incluso donde la disponibilidad de ganado era alta.

Las presas también desarrollaron defensas repelentes como toxinas o picaduras, que funcionan como una señal de advertencia para disuadir a los depredadores o para enfatizar la falta de palatabilidad de un animal, aun cuando no se haya tenido experiencias previas con la presa. Por ejemplo, los tejones (*Meles spp.*), zorrillos (*Mephites spp.*), zorillas (*Ictonyx spp.*) y mapaches (*Procyon spp.*) cuentan con glándulas que expulsan por aspersión sustancias irritantes y malolientes (tabla 1) (Glaudas *et al.*, 2006; Nekarís *et al.*, 2019; Pérez-Irineo *et al.*, 2020). Además, estas especies suelen acompañar esta estrategia antidepredatoria con un amplio repertorio de comportamientos defensivos (erguir la cola, pisotear el suelo con las patas delanteras, silbar, chasquear los dientes, chillar, morder, defensa grupal) y la coloración aposemática.

El mimetismo, otra forma de disuadir un ataque, evolucionó como parte de la asociación entre colores vivos y defensas repelentes desarrolladas por presas aposemáticas (especie modelo), y que son utilizadas por otras especies para beneficiarse del hecho de que los depredadores evitan la especie modelo (Langerhans, 2007; Davies *et al.*, 2012). El mimetismo se puede manifestar en dos diferentes formas: *a*) el mimetismo mülleriano, en el cual si diferentes especies repelentes presentan similitudes en la coloración, entonces será más fácil para el depredador distinguir y aprender a evitar los patrones de coloración asociados con sabores desagradables, por lo que todas las especies presa se beneficiarán; este tipo de mimetismo promueve la uniformidad entre el patrón de color. *b*) El mimetismo batesiano se caracteriza por producir señales falsificadas a través de la coloración, es decir, son presas que imitan la coloración de otras especies: simulan ser desagradables para evitar el ataque debido a una falla de reconocimiento en el depredador, quien no reconoce al individuo como presa (Langerhans, 2007). Este tipo de mimetismo promueve el polimorfismo porque los patrones miméticos estarán en ventaja cuando sean raros en

relación con el modelo y en desventaja cuando sean comunes y estará contralada por la frecuencia de las especies modelo, donde las poblaciones modelo sean más comunes, habrá entonces una mayor proporción de las especies que imiten este modelo (Davies *et al.*, 2012). Las crías del guepardo (*Acionyx jubatus*) tienen una capa de color claro en la espalda que semeja al tejón (*Mellivora capensis*), un animal que es evitado por los depredadores (Pough, 1988). Del mismo modo, el lobo inofensivo (*Proteles cristatus*) semeja a las hienas (*Hyaena hyaena*), que son depredadores formidables (Pough, 1988).

5. MODIFICACIONES EN LAS ESTRATEGIAS ANTIPREDATORIAS COMO CONSECUENCIA DE LA PRESENCIA HUMANA

Las actividades humanas conducen a la fragmentación del ambiente, lo cual deriva en la reducción de áreas de escape, además de actividades como la caza furtiva de especies con fines comerciales (Gambra-Caravantes, 2020; Tissier, 2017). Ejemplo de lo anterior son las zonas ganaderas, que es uno de los usos de suelo que más contribuye a la degradación global de las áreas continentales o insulares al provocar cambios en la estructura de los ecosistemas que afectan la interacción entre presa y depredador. La reducción de la cobertura vegetal, provocada por las zonas de pastoreo, conduce a la disminución de recursos ambientales adecuados para que las especies presas se refugien de los depredadores. No obstante, para algunas especies es benéfica la presencia de ganado, como es el caso de los pequeños mamíferos que despliegan un sistema de alarma contra el peligro de los depredadores que facilita la detección y tiempo de reacción. Asimismo, este sistema de alarma les permite reducir el tiempo y la energía destinada a la vigilancia contra los depredadores, e invertirlo en otras actividades como la alimentación y el descanso (Tabeni *et al.*, 2017; Luna-Casanova *et al.* 2016). En un estudio con lobos y sus presas domésticas (ganado) y salvajes (ungulados) se encontró que la presencia de ganado fue benéfica para los lobos, quienes depredaron una proporción mayor de ungulados salvajes donde la disponibilidad de ganado era alta (Octenjak *et al.*, 2020).

La reducción de la densidad de depredadores deriva en tres niveles: *a*) donde la presa no reconoce al depredador como una amenaza, *b*) fallos en los mecanismos de respuesta al depredador y *c*) donde la presa es superada frente a las estrategias del depredador (Gambra-Caravantes, 2020; West *et al.*, 2018; De Faria *et al.*, 2020). La falta de reconocimiento de las presas hacia los depredadores causa preocupación en los especialistas durante el proceso de reintroducción de especies a la vida silvestre, ya que los mamíferos se vuelven presas vulnerables. De tal forma, se entrena a los ejemplares en el reconocimiento de depredadores y el comportamiento antidepredador previo a la reintroducción. Sin embargo, es un programa que aún se mantiene en constantes evaluaciones debido a lo difícil que es restaurar los corredores ecológicos y reconectar a las poblaciones aisladas (West *et al.*, 2018; De Faria *et al.*, 2020).

Las estructuras que genera el hombre modifican la interacción depredador-presa. Por ejemplo, los mamíferos marinos como las focas y leones marinos se refugian debajo del casco de la embarcación o en las zonas de turbulencia de la hélice como escondites acústicos y visuales de las orcas. Esto sucede cuando intentan trepar o subir a bordo de embarcaciones, boyas u otros objetos flotantes para evitar ser asechados por su depredador, como se ha observado en los leones marinos ante las orcas (Grandi *et al.*, 2012). Sin embargo, los depredadores también utilizan estas estructuras para maximizar su eficiencia como en el caso de las orcas (*Orcinus orca*) (tabla 1), que se acercan a las embarcaciones pesqueras para cazar a los lobos marinos ubicados cerca de estas embarcaciones para alimentarse (Hückstädt y Antezana, 2004).

Los plaguicidas y fertilizantes causan la atenuación de las respuestas defensivas de los animales (De Oliveira-Mendes *et al.*, 2018). Por ejemplo, el pesticida haloxifeno-p-metilo (HPME), aplicado para el control de malezas latifoliadas en cultivos de maíz, sorgo, caña de azúcar y piña, produce en mamíferos pequeños, como el ratón *Mus musculus*, una incapacidad de reconocer a la serpiente (*Pantherophis guttatus*) como depredador potencial (De Oliveira-Mendes *et al.*, 2018).

PROSPECTIVA

La depredación es uno de los problemas más importantes a los que se enfrenta cualquier animal y es un tema central de la ecología conductual. Diversas características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento evolucionan en respuesta a las estrategias antidepredatorias de los mamíferos. Los beneficios y costos de las diferentes respuestas conductuales contra los depredadores varían dependiendo de muchos factores externos e internos, así como los medios más efectivos para evitar a los depredadores varían dentro y entre los individuos de una misma especie. La respuesta de la presa depende de factores como el sexo, el tamaño, la locomoción y el hábitat, pero estos últimos están interrelacionados de manera compleja. En consecuencia, muchos animales muestran una variación intraespecífica en el comportamiento antidepredador y exhiben diferentes respuestas en diversos escenarios. Desafortunadamente, dada la variación en las condiciones naturales, es difícil cuantificar las respuestas de los organismos al ataque de los depredadores para entender estas complejidades, por lo que muchos autores analizan el fenómeno en condiciones de laboratorio, donde es factible controlar tales influencias de confusión. No obstante, mucha comprensión se pierde en este proceso de simplificación. Si queremos entender por qué los animales se comportan como lo hacen en el campo, en un futuro debemos apreciar no solo las formas en las que múltiples factores influyen en la respuesta del organismo a un depredador, sino también en cómo éstos interactúan entre sí.

CONCLUSIONES

A partir de la información recopilada sobre las estrategias antipredatorias, se vuelve imprescindible la necesidad de continuar con investigaciones dirigidas a entender esta interacción con el objetivo de apreciar cómo múltiples factores ecológicos relacionados con la interacción depredador-presa actúan como presión de selección mediando las respuestas antidepredatorias en muchas especies de mamíferos. Asimismo, es trascendental que instituciones, universidades y demás organizaciones colaboren para mantener la divulgación de dichas estrategias.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los árbitros que mediante sus observaciones aportaron una mejora y enriquecimiento a la estructura y contenido del artículo.

REFERENCIAS

- Barnier, F., Duncan, P., Fritz, H., Blanchard, P., Rubenstein, D. I., & Pays, O. (2016). Between-gender differences in vigilance do not necessarily lead to differences in foraging-vigilance tradeoffs. *Oecologia*, *181*(3), 757-768. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3614-5>
- Baruzzi, C., Lovari, S., & Fattorini, N. (2017). Catch me if you can: antipredatory behaviour of chamois to the wolf. *Ethology Ecology & Evolution*, *29*(6), 589-598. <https://doi.org/10.1080/03949370.2016.1271016>.
- Beauchamp, G. (2003). Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioural Processes*, *63*(3), 111-121. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(03\)00011-1](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(03)00011-1)
- Beauchamp, G. (2015). *Animal vigilance. Monitoring predators and competitors*. Academic Press.
- Blank, D. A. (2018). Vigilance, staring and escape running in antipredator behavior of goitered gazelle. *Behavioural Processes*, *157*, 408-416. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.07.008>
- Blumstein, D. T., Lea, A. J., Olson, L. E., & Martin, J. G. A. (2010). Heritability of antipredatory traits: Vigilance and locomotor performance in marmots. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*(5), 879-887. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01967.x>

- Cortez, C. M., & Silva, D. (2013). Hypnosis, tonic immobility and electroencephalogram. *Jornal Brasileiro de Psiquiatria*, 62, 285-296. <https://doi.org/10.1111/10.1590/S0047-20852013000400006>
- Davies, N. B., Krebs, J. R., & West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons.
- De Faria, C. M., de Souza Sá, F., Costa, D. D. L., Da Silva, M. M., Da Silva, B. C., Young, R. J., & de Azevedo, C. S. (2020). Captive-born collared peccaries learning about their predators: Lessons learnt but not remembered. *Behavioural Processes*, 171, 104031. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.104031>
- De Oliveira-Mendes, B., Mesak, C., Calixto, J. E. D., & Malafaia, G. (2018). Mice exposure to haloxyfop-p-methyl ester at predicted environmentally relevant concentrations leads to anti-predatory response deficit. *Environmental Science and Pollution Research*, 25(31), 31762-31770. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-3222-5>
- Dolapchiev, N. P., Zlatanova, D. P., Popova I, E. D., Petrov, P. R., & Doykin, N. A. (2022). Apostatic or Anti-apostatic? Prey Selection of Wolf *Canis lupus L.* (Mammalia: Canidae) in the Osogovo Mountain, Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*.
- Eilam, D. (2005). Die hard: a blend of freezing and fleeing as a dynamic defense—implications for the control of defensive behavior. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 29(8), 1181-1191. <https://doi.org/10.1007/10.1016/j.neubiorev.2005.03.027>
- Escobar-Flores, J. G., Álvarez-Cárdenas, S., Valdez, R., Torres Rodríguez, J., Díaz-Castro, S., Castellanos-Vera, A., & Martínez Gallardo, R. (2015). Detecting habitat preferences of bighorn sheep (*Ovis canadensis cremnobates*) in Baja California using remote sensing techniques. *Therya*, 6(3), 519-534. <https://doi.org/10.12933/therya-15-284>
- Falotico, T., & Ottoni, E. (2011). *Use of spears by wild capuchin monkeys, Cebus libidinosus*. Paper presented at Behavior 2011: Joint Meeting of the International Ethological Conference and the Animal Behavior Society. Bloomington: Indiana University.
- Furigo, I. C., De Oliveira, W. F., De Oliveira, A. R., Comoli, E., Baldo, M. V. C., Mota-Ortiz, S. R., & Canteras, N. S. (2010). The role of the superior colliculus in predatory hunting. *Neuroscience*, 165(1), 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2009.10.004>
- Gambra-Caravantes, D. (2020). *Anti-predatory responses of white rhinoceros (Ceratotherium simum) to simulated risk. Does poaching create a landscape of fear?* Umeå.
- Garrido-Muñoz, A. (2021). *Autonomous mechanisms of the modulation of the defense cardiac response*. University of Granada.
- Glaudias, X., Winne, C. T., & Fedewa, L. A. (2006). Ontogeny of anti-predator behavioral habituation in cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*). *Ethology*, 112(6), 608-615. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01183.x>
- Gutiérrez-García, A. G., & Contreras, C. M. (2002). Some ethological aspects of chemical communication in rats and laboratory mice. *Revista Biomédica*, 13(3), 189-209.
- Grandi, M. F., de Castro, R. L., & Crespo, E. A. (2012). Killer whales attack on South American sea lion associated with a fishing vessel: predator and prey tactics. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40(4), 1072-1076. <https://doi.org/10.3856/vol40-issue4-fulltext-22>
- Hanna, I. (2019). *Behavioral Responses to Ancestral Predators in Vervet Monkeys (Chlorocebus pygerythrus) on Misali Island, Tanzania*. Independent Study Project (ISP) Collection. https://digitalcollections.sit.edu/isp_collection/3026
- Hückstädt, L., & Antezana, T. (2004). Behaviour of southern sea lions in presence of killer whales during fishing operations in central Chile. *Scientia Marina*, 68(2), 295-298.

- Kim, T., Shen, N., Hsiang, J. C., Johnson, K. P. & Kerschensteiner, D. (2020). Dendritic and parallel processing of visual threats in the retina control defensive responses. *Science Advances*, 6(47), eabc9920. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abc9920>
- Kramer, D. L., & Bonenfant, M. (1997). Direction of predator approach and the decision to flee to a refuge. *Animal Behaviour*, 54(2), 289-295. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0360>
- Langerhans, R. B. (2007). Evolutionary consequences of predation: avoidance, escape, reproduction, and diversification. In A. M. T. Elewa (eds.), *Predation in Organisms* (pp. 177-220). Berlin: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-46046-6_10
- Luna-Casanova, A., Rioja-Paradela, T., Scott-Morales, L., & Carrillo-Reyes, A. (2016). Endangered jackrabbit *Lepus flavigularis* prefers to establish its feeding and resting sites on pasture with cattle presence. *Therya*, 7(2), 277-284.
- MacWhirter, R. B. (1992). Vocal and escape responses of Columbian ground squirrels to simulated terrestrial and aerial predator attacks. *Ethology*, 91(4), 311-325. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1992.tb00872.x>
- Mónus, F. (2018). Competing activities as measures of fear and vigilance. *Animal Sentience*, 2(15), 8. <https://doi.org/10.51291/2377-7478.1312>
- Mori, A., & Burghardt, G. M. (2001). Temperature effects on anti-predator behaviour in *Rhabdophis tigrinus*, a snake with toxic nuchal glands. *Ethology*, 107(9), 795-811. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00706.x>
- Nekaris, K., Weldon, A., Imron, M. A., Maynard, K. Q., Nijman, V., Poindexter, S. A., & Morcatty, T. Q. (2019). Venom in furs: Facial masks as aposematic signals in a venomous mammal. *Toxins*, 11(2), 93. <https://doi.org/10.3390/toxins11020093>
- Newman, C., Buesching, C. D., & Wolff, J. O. (2005). The function of facial masks in “midguild” carnivores. *Oikos*, 108(3), 623-633. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13399.x>
- Octenjak, D., Pađen, L., Šilić, V., Reljić, S., Vukičević, T. T., & Kusak, J. (2020). Wolf diet and prey selection in Croatia. *Mammal Research*, 1-10. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00517-8>
- Palmer, M. S., & Packer, C. (2021). Reactive anti-predator behavioral strategy shaped by predator characteristics. *PLOS ONE*, 16(8), e0256147. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256147>
- Pecorella, I., Fattorini, N., Macchi, E., & Ferretti, F. (2019). Sex/age differences in foraging, vigilance and alertness in a social herbivore. *Acta Ethologica*, 22(1), 1-8. <https://doi.org/10.1007/s10211-018-0300-0>
- Peluc, S. I., Sillett, T. S., Rotenberry, J. T., & Ghalambor, C. K. (2008). Adaptive phenotypic plasticity in an island songbird exposed to a novel predation risk. *Behavioral Ecology*, 19(4), 830-835. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn033>
- Pérez-Irriego, G., Mandujano, S., & López-Tello, E. (2020). Skunks and gray foxes in a tropical dry region: casual or positive interactions? *Mammalia*, 84(5), 469-474. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2019-0034>
- Pesendorfer, M. B., Dickerson, S., & Dragoo, J. W. (2018). Observation of tool use in striped skunks: how community science and social media help document rare natural phenomena. *Ecosphere*, 9(11), e02484. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2484>
- Placyk, J. S. (2012). The role of innate and environmental influences in shaping antipredator behavior of mainland and insular gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*). *Journal of Ethology*, 30(1), 101-108. <https://doi.org/10.1007/s10164-011-0302-0>
- Pough, F. H. (1988). Mimicry of vertebrates: Are the rules different? *The American naturalist*, 131, S67-S102.
- Proudman, N. J., Churski, M., Bubnicki, J. W., Nilsson, J.-Å., & Kuijper, D. P. J. (2021). Red deer allocate vigilance differently in response to spatio-temporal patterns of risk from human hunters and wolves. *Wildlife Research*, 48(2), 163. <https://doi.org/10.1071/wr20059>

- Roelofs, K. (2017). Freeze for action: neurobiological mechanisms in animal and human freezing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, 372(1718), 20160206. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0206>
- Ruiz-Mondragón, E. D. J., Romero-Figueroa, G., García-Aranda, M. A., Lozano-Cavazos, E. A., & Valdez, R. (2018). Potential distribution model of *Ovis canadensis* in northern Baja California, Mexico. *Therya*, 9(3), 219-226. <https://doi.org/10.12933/therya-18-571>
- Öhlund, G., Bodin, M., Nilsson, K. A., Öhlund, S. O., Mobley, K. B., Hudson, A. G., & Englund, G. (2020). Ecological speciation in European whitefish is driven by a large-gaped predator. *Evolution Letters*, 4(3), 243-256. <https://doi.org/10.1002/evl3.167>.
- Seehausen, O. (2009). Speciation affects ecosystems. *Nature*, 458(7242), 1122-1123. <https://doi.org/10.1038/4581122a>
- Shine, R., Olsson, M. M., Lemaster, M. P., Moore, I. T., & Mason, R. T. (2000). Effects of sex, body size, temperature, and location on the antipredator tactics of free-ranging gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae). *Behavioral Ecology*, 11(3), 239-245.
- Stankowich, T. (2011). Armed and dangerous: predicting the presence and function of defensive weaponry in mammals. *Adaptive Behavior*, 20(1), 32-43. <https://doi.org/10.1177/1059712311426798>
- Stankowich, T., & Campbell, L. A. (2016). Living in the danger zone: exposure to predators and the evolution of spines and body armor in mammals. *Evolution*, 70(7), 1501-1511. <https://doi.org/10.1111/evo.12961>
- Stewart, F. A., & Pruett, J. D. (2013). Do Chimpanzee Nests Serve an Anti-Predatory Function? *American Journal of Primatology*, 75(6), 593-604. <https://doi.org/10.1002/ajp.22138>
- Swaegers, J., Strobbe, F., McPeck, M. A., & Stoks, R. (2017). Selection on escape performance during ecological speciation driven by predation. *Animal Behaviour*, 124, 153-159. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.12.012>
- Tabeni, S., Spirito, F., & Miguel, M. F. (2017). Native mammals across grazing and restored woodlands: an overview of ecological connectivity in the central monte desert. *Mastozoología Neotropical*, 24(2), 301-312.
- Tissier, M. (2017). *Conservation biology of the European hamster (Cricetus cricetus): nutritional effects of crop on hamsters fitness and evaluation of their antipredatory behavior to upgrade wildlife underpasses*. Université de Strasbourg. <https://doi.org/10670/1.yz168k>
- Trussell, G. C. (1996). Phenotypic plasticity in an intertidal snail: the role of a common crab predator. *Evolution*, 50(1), 448-454. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb04507.x>
- Voss, R. S., Hubbard, C., & Jansa, S. A. (2013). Phylogenetic relationships of New World porcupines (Rodentia, Erethizontidae): implications for taxonomy, morphological evolution, and biogeography. *American Museum Novitates*, 3769, 1-36. <https://doi.org/10.1206/3769.2>
- West, R., Letnic, M., Blumstein, D. T., & Moseby, K. E. (2018). Predator exposure improves anti-predator responses in a threatened mammal. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 147-156. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12947>
- Wilson, E. O. (2000). *Sociobiology: The new Synthesis* (2nd ed.). Harvard University Press.
- Yang, W., Chao, C., & McKittrick, J. (2013). Axial compression of a hollow cylinder filled with foam: A study of porcupine quills. *Acta Biomaterialia*, 9(2), 5297-5304. <https://doi.org/10.1016/j.actbio.2012.09.004>
- Zuberbühler, K., & Jenny, D. (2002). Leopard predation and primate evolution. *Journal of Human Evolution*, 43(6), 873-886. <https://doi.org/10.1006/jhev.2002.0605>