

Universidad de Panamá
Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología
Escuela de Biología

Trabajo de tesis

La arborealidad de los escorpiones como estrategia de supervivencia contra
depredadores terrestres

Presentado por la estudiante

Sayith Padilla

8-938-2096

Asesor principal

Dr. Dumas Gálvez

Programa Centroamericano de Maestría en Entomología

Estación Científica Coiba

Co asesores

Dr. Yostin Añino

Dr. Armando Castillo

Trabajo de graduación presentado a la Escuela de Biología como requisito para optar
por el Título de Licenciatura en Biología con orientación en Zoología

2025

DEDICATORIA

A mi madre, por su entrega, paciencia y fortaleza inquebrantable. Su ejemplo ha sido guía constante y su amor, el impulso que me ha sostenido en cada etapa de esta travesía. Este logro es tanto mío como suyo.

A mi abuela Berta, quien con su sabiduría, cariño y enseñanzas ha sido una fuente inagotable de inspiración en mi vida. Su fortaleza y dedicación me han impulsado a seguir adelante, incluso cuando los desafíos parecían imposibles de superar.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero expresar mi más profundo agradecimiento a mi madre, cuyo amor, sacrificio y apoyo incondicional han sido el pilar fundamental en mi vida. Su esfuerzo y dedicación me han dado la fuerza para seguir adelante y alcanzar este logro.

A mi familia, por ser mi refugio y motivación constante. Sus palabras de aliento y su confianza en mí han sido fundamentales en este camino.

A mis amigos, quienes con su compañía, risas y apoyo han hecho que este proceso sea más llevadero. Gracias por estar ahí en los momentos difíciles y por celebrar cada pequeño avance conmigo.

A mis profesores, por compartir sus conocimientos, guiarme con paciencia y motivarme a seguir explorando el mundo de la ciencia. Su enseñanza ha dejado una huella imborrable en mi formación académica y personal.

A todos aquellos que, de una u otra forma, han sido parte de este viaje, mi más sincero agradecimiento.

ÍNDICE

Resumen	6
Abstract	7
Introducción	8
Justificación	9
Objetivos generales	10
Objetivos específicos	10
Hipótesis	11
Metodología	12
<i>Área de estudio</i>	12
<i>Especie de estudio</i>	12
<i>Diseño experimental</i>	12
<i>Experimento 1. supervivencia de escorpiones</i>	12
<i>Experimento 2. Probabilidad de escalar en presencia o ausencia de depredador.</i>	13
<i>Análisis de datos</i>	14
Resultados	15
<i>Experimento 1. supervivencia de escorpiones</i>	15
<i>Experimento 2. Probabilidad de escalar en presencia o ausencia de depredador.</i>	16
Discusión	21
Conclusión	25
Recomendaciones	26
Literatura citada	27
Anexo	31

RESUMEN

Este estudio explora el comportamiento arbóreo del escorpión *Tityus tayrona* y su papel como estrategia defensiva frente a depredadores. A través de dos experimentos, se evaluó cómo la presencia de vegetación (ramitas) influye en la supervivencia de *T. tayrona* al enfrentar depredadores escaladores y ~~depredador~~ depredadores terrestres. Los resultados indican que la arborealidad incrementó el tiempo de supervivencia de *T. tayrona* en presencia de depredadores terrestres, como el sapo *Rhinella horribilis*, sugiriendo que las ramitas actúan como refugios eficaces. Sin embargo, en presencia de depredadores escaladores, como otros escorpiones, la vegetación no ofreció el mismo nivel de protección, lo que refleja una estrategia de evasión no universal.

Además, se observó que la arborealidad no es exclusivamente una respuesta inducida por la depredación, sino también una adaptación ecológica que podría optimizar la captura de presas, ya que los escorpiones tienden a subir a la vegetación al estar en ausencia de depredadores. La estructura del hábitat, incluida la complejidad del entorno, jugó un papel fundamental en las decisiones de escape de *T. tayrona*, lo que subraya la importancia de la vegetación como recurso clave para la supervivencia. Estos hallazgos amplían la comprensión de las estrategias de evasión y forrajeo de los escorpiones y destacan la importancia de conservar hábitats naturales para mantener su biodiversidad.

ABSTRACT

This study explores the arboreal behavior of *Tityus tayrona* and its role as a defensive strategy against predators. Through two experiments, we evaluated how the presence of vegetation (twigs) influences the survival of *T. tayrona* when facing climbing and non-climbing predators. The results indicate that arboreality increased the survival time of *T. tayrona* in the presence of non-climbing predators, such as the toad *Rhinella horribilis*, suggesting that twigs act as effective refuges. However, in the presence of climbing predators, such as other scorpions, vegetation did not offer the same level of protection, reflecting a non-universal evasive strategy.

Additionally, it was observed that arboreality is not solely a response induced by predation but also an ecological adaptation that could optimize prey capture. Habitat structure, including environmental complexity, played a crucial role in the escape decisions of *T. tayrona*, highlighting the importance of vegetation as a key resource for survival. These findings expand the understanding of scorpion evasion and foraging strategies and emphasize the importance of conserving natural habitats to maintain their biodiversity.

INTRODUCCIÓN

Los escorpiones (Chelicerata: Scorpiones) son un grupo de artrópodos ampliamente distribuidos en todas las regiones del mundo, la mayoría de las especies se encuentran en las regiones tropicales y subtropicales. Su nivel trófico puede exhibir patrones de distribución espacial que están claramente influenciados por las preferencias de microhábitat (Álvarez et al., 2013).

Por ejemplo, la familia Buthidae de escorpiones tienen un patrón de distribución amplio. La mayoría de las especies se encuentran en Centro y Suramérica, desde Ecuador hasta la Patagonia, algunas especies se encuentran en el Sur de África y Australia (Armas & Trujillo, 2010). La distribución de América del Sur se concentra en áreas secas, especialmente desiertos, pastizales y sabanas (Nime et al., 2014). En los bosques tropicales y subtropicales del norte, los escorpiones que se encuentran en hábitats forestales son terrestres obligados, ya que dependen del suelo para excavar madrigueras y cámaras de gestación, cuya profundidad varía de 30 cm o más por debajo de la superficie, son oportunistas y se refugian bajo rocas o árboles caídos, (Augusto et al, 2006, Ponce- Saavedra et al., 2006). Sin embargo, durante la última década se ha incrementado muestreos en el dosel de diferentes bosques, reportando especies de escorpiones en ese hábitat (Flores et al. 2010).

Se han observado varias especies de diferentes géneros de Buthidae trepando arbustos, bambú y otra vegetación baja durante la noche, a menudo a 30–50 cm del suelo. Los Buthidae tienden a subir a la vegetación baja para alimentarse y, cuando se les molesta, inmediatamente caen al suelo (Álvarez et al., 2013). Sin embargo, otros trabajos sugieren que este comportamiento de escalada podría estar motivado por la necesidad de evitar el canibalismo por conespecíficos (Sánchez-Piñero & Urbano-Tenorio, 2016).

Estudios generales sobre captura de presa destacan que las relaciones predador–presa en escorpiones están fuertemente influenciadas por características del hábitat y la disponibilidad de refugios (p. ej., hojarasca, rocas o grietas) que ofrecen protección frente a depredadores tanto vertebrados como invertebrados (Álvarez, Retana & Peris, 2013).

Investigaciones en otros grupos taxonómicos refuerzan la idea de que la arborealidad cumple una función defensiva. En el estudio de Aceves-Aparicio et al. (2022), se documenta que la araña *Euryopsis umbilicata* emplea comportamientos arbóreos y maniobras acrobáticas sobre troncos para capturar presas potencialmente peligrosas, como las hormigas del género *Camponotus*. Aunque estas conductas están asociadas principalmente con la caza, también podrían representar una estrategia para evitar depredadores terrestres, aprovechando la estructura vertical del hábitat. Este tipo de evidencia sugiere que el uso del espacio arbóreo en arácnidos puede tener funciones múltiples. Sin embargo, en el caso de los escorpiones, aún existe incertidumbre sobre el valor adaptativo de la escalada, ya que este comportamiento podría estar determinado por una interacción compleja de factores ecológicos, defensivos y conductuales.

En los últimos años, las investigaciones han recurrido a métodos como la nebulización de dosel y trampas de caída para explorar más a fondo la presencia de escorpiones en capas arbóreas. Estos estudios han revelado que varias especies de Buthidae utilizan activamente la vegetación media del dosel como zona de forrajeo y refugio (Ramírez et al., 2017; Basset et al., 2012). Por ejemplo, Ramírez et al. (2017) documentaron poblaciones estables de *Centruroides margaritatus* entre 8 y 12 m de altura en bosques lluviosos de Costa Rica, mientras que los inventarios de Basset et al. (2012) en la Amazonía brasileña identificaron hasta 15 % de las especies de arañas y escorpiones recogidas sobre follaje mediante trampas de caída. Estos hallazgos sugieren que la utilización del dosel está más extendida de lo que se pensaba, y que la diversidad de microhábitats arbóreos puede ofrecer recursos hasta ahora subestimados para estos arácnidos.

En Panamá, también existen especies que a menudo escalan sobre arbustos o árboles, por ejemplo, *Tityus ocelote* puede verse sobre árboles (~ 5 m, comm. pers. Dumas Gálvez) y *Tityus jaimeni* se ha observado en alturas aproximadas de 20 m (comm. pers. Dumas Gálvez). Sin embargo, la mayoría de los estudios en escorpiones se ha centrado en su sistemática y distribución geográfica (Santibáñez-López et al., 2016), y son muy pocos los que han evaluado cómo el uso de refugios arbóreos influye en su supervivencia frente a depredadores terrestres (anfibios, pequeños mamíferos, aves insectívoras).

Dada la importancia de la vegetación, que actúa como medio de protección y escape de los depredadores (Ramírez, 2015). Brown & O'Connell (2000) argumentan que los escorpiones trepan a los arbustos para buscar refugio y esconderse de la presencia de los depredadores; sin embargo, hay pocos datos sobre el comportamiento de escalada de árboles de los escorpiones. Por ello, más estudios experimentales son necesarios para tratar de identificar los beneficios adaptativos que subir sobre la vegetación les ofrecen a los escorpiones tropicales.

JUSTIFICACIÓN

Se sabe que los escorpiones son amplios generalistas, a menudo cerca del final de las cadenas alimentarias. Sin embargo, hay pocos datos de campo publicados sobre la identidad o el impacto de los depredadores en los escorpiones (McCormick & Polis, 1990; Deyrup et al., 2003).

Los escorpiones son animales mayormente sedentarios que suelen pasar largos períodos en refugios como madrigueras o bajo troncos y piedras, lo que los obliga a invertir un esfuerzo considerable en la búsqueda de presas y, al mismo tiempo, en evitar ser detectados por sus propios depredadores. Aunque tradicionalmente se les considera depredadores tope dentro de las comunidades de artrópodos, diversos estudios han documentado que los escorpiones también son objeto de depredación, incluso por miembros de su propio gremio (Warburg, 1998). Rudolf (2006) menciona que las especies de menor tamaño cambian su microhábitat en presencia de congéneres más

grandes. Igualmente, los escorpiones representan una fuente de alimento para otros animales. Botero-Trujillo (2006) informa la depredación de anuros *Rhinella marina* sobre escorpiones del género *Tityus*. Al ser un depredador puramente terrestre, uno imaginaría que el escorpión cambie de hábitat donde no pueda ser alcanzado. Valeix et al. 2009 concluyen que la interacción con un potencial depredador da como respuesta conductual de la presa cambio inmediato en el uso de hábitat.

La selección del hábitat es influenciada por la disponibilidad de alimentos y evitar depredadores. Idealmente, los individuos deberían seleccionar hábitats que maximicen la abundancia de alimentos y minimicen el riesgo de depredación (Cresswell & Quinn, 2013). Por consiguiente, surge mi interés de investigar si la arborealidad puede beneficiar la supervivencia de los escorpiones contra depredador terrestres.

Los microhábitats pueden cumplir múltiples funciones; sin embargo, las observaciones del uso es uno de los menos conocidos (McReynolds, 2008). La poca información que existe al respecto se debe principalmente a los hábitos nocturnos y a la actividad superficial que en muchas especies es poco evidente. Se sabe que los escorpiones son depredadores generalistas, a menudo ubicados cerca del final de las cadenas alimentarias. Los estudios enfocados en sus patrones y mecanismos de comportamiento de supervivencia han sido de poco interés en comparación a otros estudios en los últimos años (Polis & McCormick, 1986). Esta información es fundamental para analizar el flujo de energía y la estructura comunitaria del ecosistema, así como el hecho de que los escorpiones son una parte importante de la fauna.

Teniendo en cuenta las investigaciones señaladas, el propósito de este trabajo es investigar la correlación de hábitos facultativos: investigar si la estrategia de arborealidad es una respuesta específica al tipo de depredador (depredadores con la capacidad de escalar árboles versus depredadores completamente terrestre) que ofrecen una ventaja adaptativa en términos de supervivencia.

El presente trabajo contribuye a campo del comportamiento y ecología de los escorpiones en Panamá, que ha sido tradicionalmente investigados en el contexto de taxonomía, inventario de especies, epidemiológico entre otros (Armas & Trujillo, 2011, Borges al, et. 2012, Arjona, 2016, Murgas, Bermúdez & Miranda, 2020).

OBJETIVO GENERAL

- ✓ Investigar si la arborealidad provee protección a los escorpiones contra depredadores.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ✓ Comparar las tasas de supervivencia de escorpiones contra depredadores terrestres y escaladores.

- ✓ Cuantificar la supervivencia de los escorpiones en ambientes que varían de cobertura boscosa.
- ✓ Cuantificar si la probabilidad de subir a la vegetación varía en presencia o ausencia de depredadores

HIPÓTESIS

- ✓ Ho: La arborealidad no influye sobre los escorpiones para escapar de depredadores terrestres.
- ✓ Ha: La arborealidad influye sobre los escorpiones para escapar de depredadores terrestres.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se realizó entre junio del 2022 a septiembre del 2023 en Santa Rita (Panamá Oeste, La Chorrera, 8°51'44.5"N 79°52'46.0"W). El sitio es un área de propiedad privada y se realizó el estudio con el permiso de los propietarios. La vegetación local varía de una formación de arbórea densa a algo abierta, con áreas dispersas de rocas expuestas y su flora característica del Bosque húmedo tropical.

Especies de estudio

Las colectas de los individuos se realizaron en forma general con la ayuda de lámparas de luz ultravioleta durante la noche (7:30 p.m.-10:30 p.m.). Se utilizaron las guías hechas por De Armas, Teruel, & Kovařík, (2011) y Miranda & Bermúdez (2020) para su identificación. Las tres especies más abundantes en el área fueron *Tityus tayrona*, *Tityus jaimeí* y *Centruroides granosus*. Una vez localizados los escorpiones se capturaban con pinzas de metal de 12 pulgadas y se colocaban individualmente en recipientes plásticos para su transporte. Para la colecta de los especímenes de *Rhinella horribilis* utilicé la localidad de Iturralde también en La Chorrera (°57'15.4"N 79°49'20.1"W). Se utilizó el mismo periodo nocturno ya que *R. horribilis* cuentan con hábitos nocturnos al igual que las especies de escorpiones. Los sapos fueron capturados a mano y colocados en bolsas de tela humedecidas para su transporte. Todos los escorpiones colectados permanecieron en cautiverio dentro de los recipientes, durante dos días antes ser colocados en las arenas. Durante este periodo todos los recipientes permanecieron con viales de agua para que los escorpiones se hidrataran, sin ser alimentados. De igual manera, *R. horribilis* fueron colocadas en una caja oscura de 50 x 76 x 50 cm (largo x ancho x alto) y en ella recipientes de plástico con agua para evitar la deshidratación de los sapos.

Diseño experimental

La observación de comportamiento de los escorpiones frente a depredadores se realizó en arenas de plástico con muros de PVC cerradas circularmente aproximadamente de 60 cm en diámetro con una altura 26.5 cm, lo que evitaba que los escorpiones escaparan (Anexo 4). Fueron reforzadas con barras de acero para lograr mayor soporte. Se colocaron en el bosque con poca entrada de luz y en el borde del bosque con más iluminación. Se utilizaron cuatro grupos de tratamientos detallados en cada experimento. Cada set de arenas estuvo a próximamente a 20 m de distancia unos de otros y dentro de cada set las arenas se colocaron a 2.5 m de distancia entre ellos. Dentro del área de estudio se colocaron veinte arenas donde se realizaron los experimentos. Se colocaron dos mosaicos de 11 x 11 cm dentro de cada arena para ofrecer refugio a los individuos de *Tityus tayrona* (Anexo 7). Cada arena se le asignó un ID único de identificación.

Experimento 1. Supervivencia de escorpiones

Con el propósito de evaluar si la probabilidad de supervivencia de los escorpiones *T. tayrona* varía con la presencia de vegetación (ramita) que provea una ruta de escape

vertical, se realizaron experimentos en arenas. Además, se evaluó si esta probabilidad de supervivencia varió con depredadores escaladores y depredador terrestres.

A la mitad de las arenas se colocaron ramitas de aproximadamente 30 cm de largo en posición vertical en el centro de la arena y 1 cm de diámetro que proporcionaron una estructura estable para que el escorpión potencialmente pudiese subir (Anexo 5). En todas las arenas se utilizó *Tityus tayrona* como la especie presa. Esta especie de *Tityus* a menudo puede verse subiendo la vegetación (~ 1.60, obs. pers.) Se utilizó como depredadores escaladores *T. jamei* y *C. granosus*, ambas especies son de mayor tamaño que *T. tayrona*.

Una vez finalizados los ensayos con los depredadores escaladores, se iniciaron los experimentos con el depredador terrestre *R. horribilis*, se escarbó dentro de las arenas aproximadamente 0.5 m de profundidad para extender la altura de la pared (Anexo 13), también se le añadió mayas de alambre para evitar que el sapo pudiese escapar, esto le dio mayor soporte a la arena (Anexo 18). Existe evidencia de que *R. horribilis*, puede depredar escorpiones del género *Tityus* (Botero-Trujillo, 2006) y otros artrópodos venenosos (Morrison 2018), indicando que su fisiología está adaptada para resistir el veneno de presas venenosas que sería potencialmente riesgoso letal para otros vertebrados. Para todas las pruebas, se finalizaron las observaciones cuando no se encontró ningún individuo de *T. tayrona* en la arena. Como parte de los experimentos controles, la arena carecía de la ramita.

En todas las arenas, se colocaron tres escorpiones presa y un solo tipo de depredador. En resumen, para cada depredador se realizaron las siguientes combinaciones: 1) Arena en claro con ramita 2) Arena en claro sin ramita 3) Arena en bosque con ramita 4) Arena en bosque sin ramita

Experimento 2. Probabilidad de escalar en presencia o ausencia de depredador.

Como seguimiento del experimento 1, se hizo un experimento con las arenas, para evaluar si la probabilidad de escalar de los escorpiones se veía influenciada por la presencia o ausencia de un depredador. En este caso, la ramita estuvo presente en todas las arenas. Un tratamiento consistió en colocar un individuo de *T. tayrona* (especie presa) en las arenas para medir la probabilidad de escalar en ausencia del depredador. El otro tratamiento consistió en tener a los *T. tayrona* en presencia de un depredador. Se utilizaron los mismos depredadores del experimento 1 (depredador escalador y depredador terrestre). Los tratamientos para estos experimentos consistieron finalmente de: 1) Arena en claro con depredador 2) Arena en claro sin depredador (control) 3) Arena en bosque con depredador 4) Arena en bosque sin depredador (control). Todos los individuos se quedaron permanentemente en las arenas durante los días de observación, si durante los días transcurridos no se encontraba algún individuo se remplazaba.

Para todos los experimentos se identificó el sexo de tantas las especies depredadoras como las especies presa, antes de ser introducidos en las arenas. Se utilizaron individuos del mismo tamaño y del mismo sexo para cada tratamiento en las arenas pareadas en la medida de lo posible. Se monitoreó la probabilidad de escalar de los escorpiones durante

las noches. Para el monitoreo diario se colocaron cámaras trampas (WingHome 630 Trail Camera, China) sobre las arenas (Anexo 19).

Análisis de Datos

Para el análisis de supervivencia del experimento 1, se contó con las variables explicativas cobertura boscosa (claro vs. bosque), tratamiento (ramita vs. sin ramita), el tipo de depredador (escalador vs. terrestre), especie de depredador (*T. jaimeii*, *C. granosus* y *R. horribilis*). Se utilizó el día de depredación o no depredación de la presa (días transcurridos) como variable respuesta. Se llevó a cabo un análisis de supervivencia utilizando el paquete 'survival' en R (R Core Team. 2024). Para ello se empleó un modelo de regresión con distribución Weibull. Tras construir un modelo con todas las variables explicativas, se simplificó utilizando el criterio de información Akaike (AIC), con el fin de comparar diferentes modelos. Asimismo, se examinaron los resultados para evaluar la adecuación del modelo.

Para el análisis de probabilidad del experimento 2, se contó con las variables explicativas tratamiento (control vs. depredador), sexo del depredador, tipo de depredador (escalador vs. terrestre), especie de depredador, sexo de la presa, tiempo de monitoreo. Las variables respuestas fueron: una respuesta binaria subió o no la ramita (1/0) y subió o no el muro (1/0). La variable respuesta "subir muro" se tomó en cuenta luego que se excavó porque los escorpiones tuvieron la capacidad de subir la pared de tierra. El análisis en R se llevó a cabo un proceso de reducción del modelo por eliminación de variables no significativas basado en el criterio AIC y se usó una respuesta binaria (subió o no subió) para un modelo lineal generalizado mixto (distribución logística) para evaluar si la probabilidad de que la presa *T. tayrona* se suba a la ramita o muro varía en presencia o ausencia del depredador. Se hizo un análisis independiente para la probabilidad de subir el muro y otro para la probabilidad de subir la ramita.

RESULTADOS

Experimento 1. Supervivencia de escorpiones

En general, el análisis del modelo completo mostró que el tipo de depredador tuvo un efecto significativo sobre la supervivencia de la presa ($z = -4.25$, $p < 0.0001$). Hay diferencias entre los tipos de depredadores (escalador vs. terrestre), con mayor supervivencia de *T. tayrona* en presencia de depredadores escaladores. El tiempo de supervivencia en promedio fue más corto en presencia de depredadores terrestres (1.7 ± 0.92 días) que en presencia de depredadores escaladores (4.3 ± 3.1 días, Figura 1). Sin embargo, en general el tratamiento (ramita vs. control) no tuvo un efecto significativo sobre la variable de respuesta ($z = 0.55$, $p = 0.580$). Al igual que el sexo del depredador ($z=0.33$, $p= 0.74$), el sexo de la presa ($z= -0.80$, $p= 0.42$) y el tipo de cobertura no mostraron un efecto significativo ($z = 1.39$, $p = 0.164$).

Hubo una interacción con el tratamiento y tipo de depredador ($z = 2.37$, $p = 0.018$), sugiriendo que el efecto del tratamiento depende del tipo de depredador. Se realizaron análisis de post hoc para separar la interacción de los dos factores, la presencia de la ramita no tuvo efectos significativos sobre la supervivencia de los escorpiones presa, al compararlos a los escorpiones control, contra depredadores escaladores ($z = 0.24$, $p = 0.81$, Figura 1). Sin embargo, contra el depredador terrestre, la presencia de la ramita tuvo un efecto en la probabilidad de supervivencia de *T. tayrona*, con mayor supervivencia cuando la ramita estaba presente ($z = 3.85$, $p = 0.001$, Figura 1).

Tabla 1. Tiempo promedio de supervivencia según el tipo de depredador (escalador vs. terrestre) y el tratamiento (control vs. ramita). Análisis, número de observaciones (N), la desviación estándar (DE) y el error estándar (EE).

Tipo de depredador	Tratamiento	N	tiempo	DE	EE
Escalador	Control	30	4.10	3.31	0.60
Escalador	Palito	30	4.46	2.81	0.51
Terrestre	Control	15	1.26	0.45	0.11
Terrestre	Palito	15	2.06	1.09	0.28

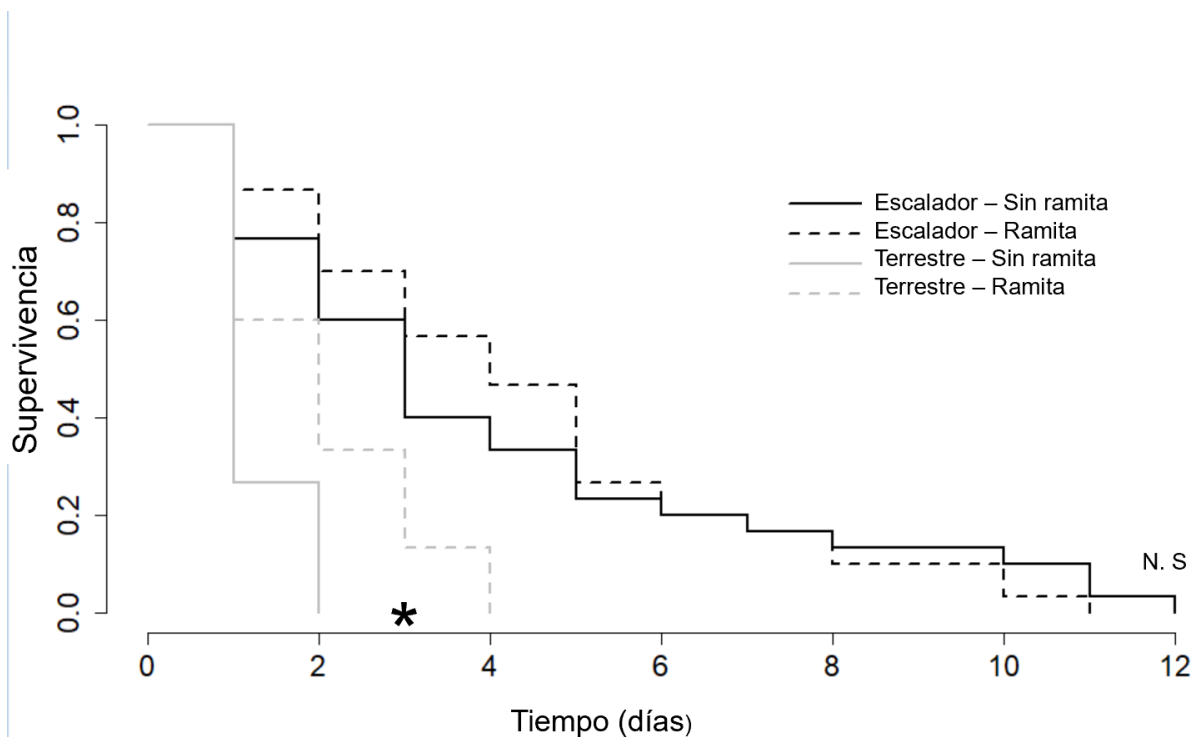


Figura 1. Curva de supervivencia de escorpiones que fueron colocados en arenas experimentales con depredadores escaladores o terrestres y en presencia o ausencia de ramita para subirse. El * indica diferencias significativas.

Experimento 2. Probabilidad de escalar en presencia o ausencia de depredador.

La presencia de depredadores si tuvo un efecto significativo en la probabilidad de que *T. tayrona* trepara la vegetación en los dos tratamientos ramita y muro. *T. tayrona* tuvieron una tendencia de subir los muros en presencia de depredadores (95%, $z=1.85$, $p=0.063$, $z= 2.37$, $p= 0.017$, Figura 2, Tabla 2) en comparación con los controles que carecían de depredadores (91%).

Tabla 2. Proporción promedio de individuos que lograron escalar el muro bajo los dos tratamientos experimentales: Control (sin depredador) y Depredadores (escalador y terrestre). Se incluyen el número total de individuos evaluados (N), la desviación estándar (DE) y el error estándar de la media (EE).

Tratamiento	N	proporción	DE	EE
Control	207	0.91	0.29	0.02
Depredador	230	0.95	0.22	0.01

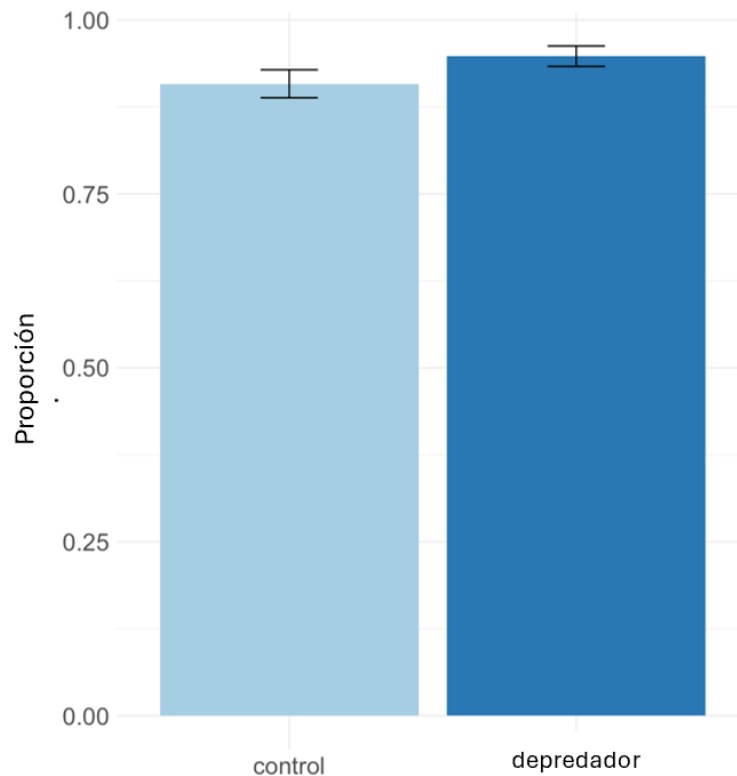


Figura 2. Proporción de *T. tayrona* que escalaron el muro en ausencia o presencia de un depredador (control y depredador, respectivamente).

Entre los tipos de depredadores no hubo diferencias significativas en la probabilidad de escalar el muro, la mayoría de los *T. tayrona* lograron escalar el muro en todas las condiciones, aunque la proporción fue ligeramente mayor en presencia de *C. granosus* y *T. jaimiei* (0.99 y 0.98, respectivamente, Figura 3, Tabla 3) y comparación con el control ($x=0.908$) y *R. marina* ($x=0.913$, Figura 3, Tabla 3).

Tabla 3. Proporción promedio de *T. tayrona* que lograron escalar el muro contra diferentes depredadores y la condición control (sin depredador). Se presentan el número de individuos evaluados (N), la desviación estándar (DE) y el error estándar de la media (EE).

Depredador	N	Escalar muro	DE	EE
<i>C. granosus</i>	68	0.99	0.12	0.01
Control	20	0.91	0.29	0.02
<i>R. horribilis</i>	7	0.91	0.28	0.03
<i>T. jaimiei</i>	5	0.98	0.14	0.02
	47			

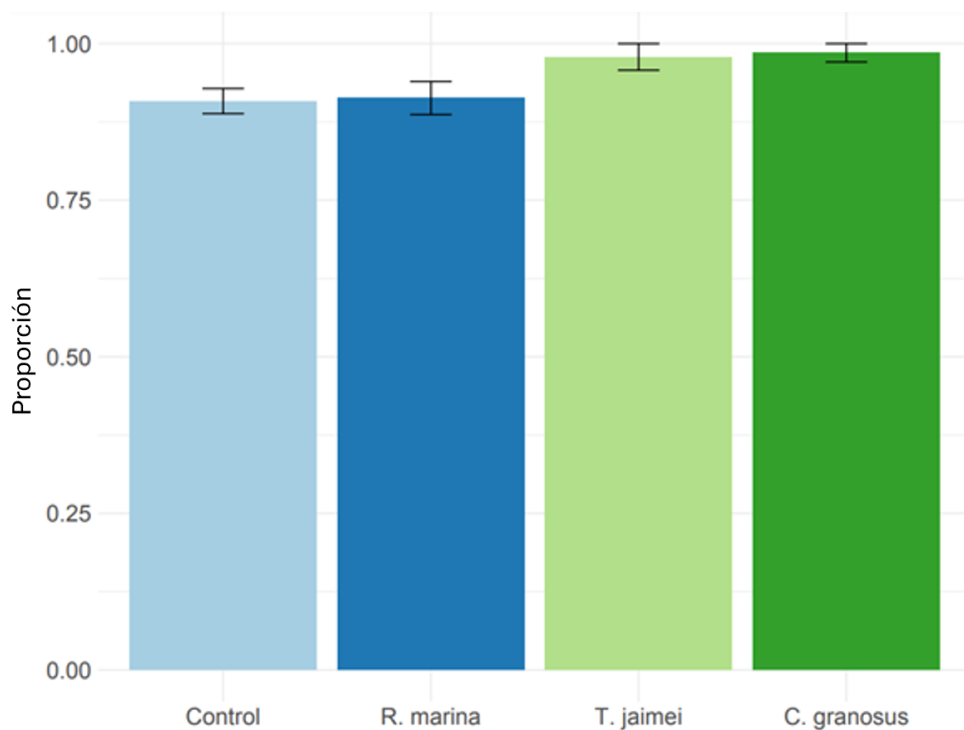


Figura 3. Proporción de escorpiones presa (*T. tayrona*) que escalaron muros en presencia de diferentes especies de depredadores o en ausencia de ellos (control).

Tabla 4. Proporción promedio de individuos que lograron escalar la ramita bajo los dos tratamientos experimentales: Control (sin depredador) y depredadores (escalador y terrestre). Se incluyen el número total de individuos evaluados (N), la desviación estándar (DE) y el error estándar de la media (EE).

Tratamiento	<i>N</i>	<i>proporción</i>	<i>DE</i>	<i>EE</i>
Control	207	0.28	0.45	0.03
Depredador	230	0.23	0.42	0.03

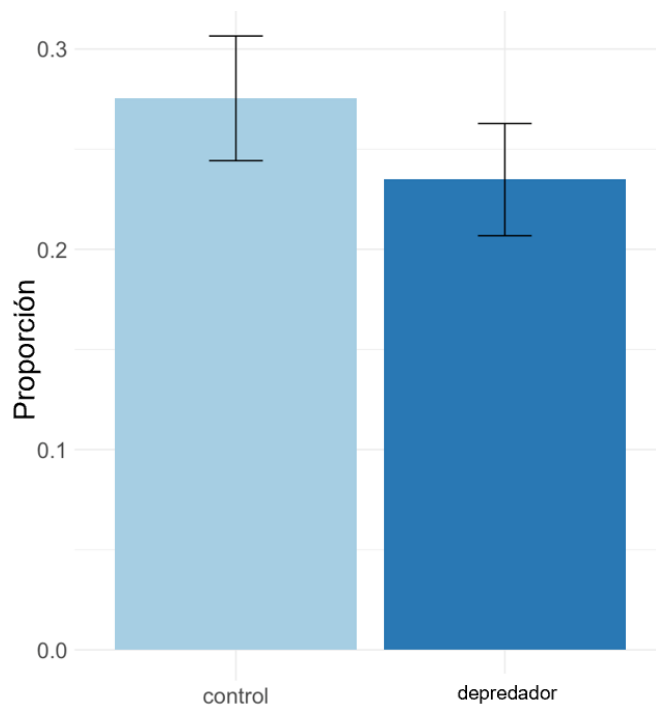


Figura 4. Proporción de *T. tayrona* que escalaron la ramita.

La probabilidad de escalar la ramita por *T. tayrona* no varió en las arenas con depredadores y el control (proporción: 0.948 vs 0.913, respectivamente, Tabla 4, Figura 4). Entre los tipos de depredadores, hubo diferencias significativas en la capacidad de escalar la ramita ($z = 2.82$, $p = 0.022$, Tabla 5, Figura 5). La mayoría de los *T. tayrona* no lograron escalar la ramita con los distintos depredadores terrestre o escaladores.

Tabla 5. Proporción promedio de *T. tayrona* que lograron escalar la ramita bajo diferentes tipos de depredadores y en sus condiciones experimentales, incluyendo la presencia de distintos depredadores *C. granosus*, *R. horribilis*, *T. jaimi* y grupo control (sin depredador). Se incluyen el número total de individuos evaluados (N), la desviación estándar (DE) y el error estándar de la media (EE).

Depredador	N	Escalar ramita	DE	EE
<i>C. granosus</i>	68	0.25	0.43	0.05
Control	207	0.28	0.45	0.03
<i>R. marina</i>	115	0.21	0.41	0.03
<i>T. jaimi</i>	47	0.28	0.45	0.07

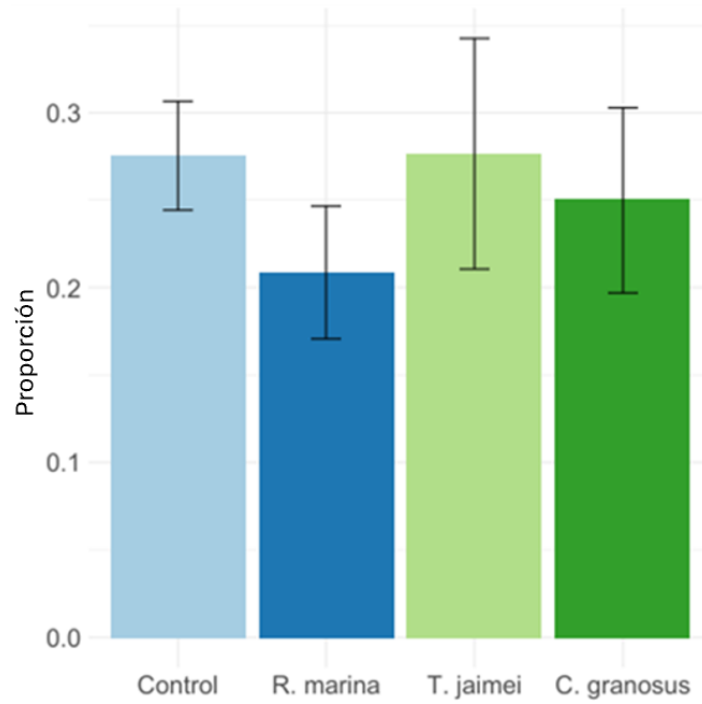


Figura 5. Proporción de escorpiones presa (*T. tayrona*) que escalaron la ramita en presencia de depredadores o ausencia de ellos (control).

DISCUSIÓN

Los experimentos sugieren que la arborealidad en *T. tayrona* cumple una función defensiva para protegerse de amenazas potenciales, ya sea de otros animales depredadores o del entorno en el que habita. Los experimentos mostraron que *T. tayrona* sube la vegetación (ramita) en presencia de algunos depredadores y aumenta la probabilidad de supervivencia. Esto está en línea con estudios anteriores en los cuales los escorpiones trepan por la vegetación para reducir el riesgo de depredación o utilizan la vegetación como refugio diurno (Brown & O'Connell, 2000; McReynolds, 2008; Nime et al, 2016). Sánchez-Piñero y Urbano-Tenorio (2016) sugieren que los escorpiones trepan la vegetación para evitar ser depredados por otros individuos de su misma especie, reduciendo así el canibalismo. Sin embargo, estos trabajos no evaluaron si la probabilidad de escalar la vegetación aumenta en presencia de depredadores ni como esto afecta la probabilidad de supervivencia. Tampoco evaluaron si escalar la vegetación resulta beneficioso para los escorpiones en términos de reducir el riesgo de depredación intra-gremial, como si se hizo en este trabajo.

En el primer experimento, los *T. tayrona* con depredadores escaladores presentaron mayores tiempos de supervivencia, en comparación con el depredador terrestre en ambas condiciones. Además, los individuos expuestos al tratamiento ramita y depredador terrestre (*R. horribilis*) mostraron un aumento en el tiempo de supervivencia en comparación con el grupo de control (sin ramita), lo que sugiere que la presencia de vegetación podría influir en su comportamiento y estrategias de evasión. Saeki et al. (2017) destaca que para los caracoles la arborealidad representa una ventaja significativa en la reducción de la mortalidad, ya que proporciona refugios y oportunidades de escape frente a los depredadores. En este sentido, *T. tayrona* aprovecha la estructura arbórea (la ramita) para evadir a los depredadores terrestres, utilizando este recurso como una estrategia efectiva de supervivencia. La proporción de depredadores escaladores y depredador terrestres en el ambiente podría desempeñar un papel clave en la evolución del comportamiento de *T. tayrona*. En entornos con una alta densidad de depredadores escaladores, la selección natural favorecería un comportamiento más terrestre, mientras que, en hábitats con una mayor presencia de depredadores terrestres, se esperaría una mayor inclinación hacia un comportamiento arborícola. Por consiguiente, la interacción de *T. tayrona* con sus depredadores es dinámica, posiblemente con variaciones espaciales y temporales en la densidad de sus depredadores.

Posiblemente, los movimientos de *R. horribilis* en el área mantuvieron alerta a los *T. tayrona* y típicamente *R. horribilis* es incentivada por presas en movimiento (Botero-Trujillo, 2006). La presencia del depredador posiblemente incentivó una respuesta de escape en *T. tayrona*, lo que llevó a los individuos a buscar activamente refugios alternativos en su entorno. En este contexto, la estructura arbórea desempeñó un papel crucial al proporcionar seguridad, reduciendo significativamente el riesgo de depredación y, en consecuencia, la mortalidad de los individuos expuestos a la amenaza, al menos efectivamente contra el depredador terrestre.

Los escorpiones *C. granosus* y *T. jaimeí* emplean una estrategia de caza por emboscada, permaneciendo inmóviles y ocultos en ubicaciones estratégicas hasta que la presa se acerca lo suficiente para ser atacada (Říha et al., 2021). Esta táctica podría explicar la menor mortalidad de *T. tayrona* frente a estos depredadores en comparación con *R. horribilis*, cuya depredación se basa en la detección del movimiento de la presa. Dado que *T. tayrona*, *C. granosus* y *T. jaimeí* comparten afinidad ecológica, tal vez *T. tayrona* ajuste su comportamiento ante la presencia de depredadores del mismo gremio, como sugiere Rudolf & Armstrong (2008). La discriminación entre depredadores parece estar vinculada a la evaluación del riesgo que representa cada especie, modulando su respuesta de escape según la amenaza percibida. En este sentido, *T. tayrona* optó por trepar la vegetación como estrategia de refugio. No obstante, esta respuesta no fue completamente efectiva, ya que los escorpiones presa comparten características con sus depredadores, quienes también pueden trepar la vegetación y cazar. Por lo tanto, en estudios futuros sería relevante evaluar variables que le confieran alguna forma de aislamiento a escorpión presa, como por ejemplo el diámetro de las ramitas disponibles, considerando la posibilidad de que *T. tayrona* podría seleccionar ramitas más delgadas para dificultar el acceso de depredadores grandes como *C. granosus* y *T. jaimeí*, mientras que estos últimos podrían preferir ramitas más gruesas que les ofrezcan mayor estabilidad.

Además, el comportamiento de detención observado podría estar relacionado con la capacidad de los escorpiones para recopilar información sobre otros individuos de su gremio a través de señales químicas en el ambiente (Sánchez-Piñero & Urbano-Tenorio, 2016). Esto sugeriría que *T. tayrona* no solo responde de manera inmediata a la presencia de un depredador, sino que también ajusta su comportamiento en función de la información ambiental disponible, optimizando sus estrategias de evasión y selección de refugio en un entorno con alta presión de depredación. Esto se evidencia en el incremento de la probabilidad de que *T. tayrona* trepara como ruta de escape cuando estuvo en presencia de depredadores intra-gremiales en las arenas, lo que indica que la evaluación del riesgo influye directamente en sus decisiones de movilidad y uso del hábitat.

En el segundo experimento, se evaluó si la presencia de depredadores influía en la decisión de *T. tayrona* de trepar una ramita o un muro. Cuando se presentaban depredadores, los escorpiones tendieron a escalar el muro con más frecuencia que en los ensayos sin depredadores. Aunque no se encontraron diferencias estadísticas claras entre los distintos tipos de depredadores, fue evidente que los escorpiones escalaron más en presencia de *C. granosus* y *T. jaimeí*, comparado con *R. horribilis* y los controles. Esta diferencia sugiere que *T. tayrona* puede ajustar su comportamiento de escape dependiendo no solo de si hay un depredador, sino también del tipo de amenaza específica y del entorno físico disponible. Esta capacidad de cambiar su estrategia según el contexto ha sido documentada en otros artrópodos como mecanismo de defensa (Cloudsley-Thompson, 1988; Sih, 1987), y podría representar una forma de plasticidad adaptativa para maximizar su supervivencia.

Lira et al. (2019) señala que existen diferencias en las estrategias de comportamiento en respuesta al espacio y al tiempo en los escorpiones adultos, quienes muestran plasticidad conductual ante los cambios de factores del entorno que influyen en la

supervivencia como la competencia, la depredación y la disponibilidad de alimento, o como la temperatura, la humedad y la estructura del hábitat. Esto sugiere que en *T. tayrona*, las características del hábitat pueden influir en la variación del comportamiento, permitiéndole optimizar su ruta de escape para reducir encuentros con depredadores. En este caso, el diseño de las arenas con paredes pudo haberle brindado una alternativa más eficiente para huir, en comparación con la ramita, donde la búsqueda de refugio dentro de la arena requeriría mayor esfuerzo. Así, *T. tayrona* eligió una vía más rápida para evadir al depredador, lo que probablemente aumentó sus posibilidades de supervivencia, como en el experimento uno.

Los escorpiones emplean diversos mecanismos sensoriales para detectar amenazas en su entorno. Entre estos, destacan estructuras especializadas como las hendiduras basitarsales, que les permiten percibir vibraciones sutiles en el sustrato (Abushama, 1964; Brownell & Farley, 1979; Brownell & Van Hemmen, 2001). Estos receptores mecánicos resultan cruciales para su comportamiento defensivo, ya que les permiten anticipar la presencia de posibles depredadores. En este contexto, se sugiere que *Tityus tayrona* podría estar utilizando estas señales para detectar movimiento en el suelo y, como respuesta, optar por subir a la ramita, la cual le ofrece una posición elevada y posiblemente más segura. Esta conducta no solo representa una estrategia de evasión, sino también una adaptación que podría mejorar sus probabilidades de supervivencia. No obstante, aún no se ha determinado si *T. tayrona* es capaz de discriminar entre distintos tipos de depredadores basándose en las vibraciones que emiten. Además, dado que en este estudio no se midió directamente la intensidad de las vibraciones, es importante que futuras investigaciones exploren con mayor precisión la sensibilidad de sus mecanismos sensoriales y su capacidad para identificar amenazas específicas.

Aunque la cobertura boscosa no mostró un efecto directo en el primer experimento, ciertos elementos estructurales del entorno, como la vegetación baja y el muro presente en el área de pruebas, parecieron desempeñar un papel modulador en la interacción depredador-presa. Estos elementos ofrecieron oportunidades de refugio y vías de escape, lo que potencialmente incrementó las probabilidades de supervivencia de los individuos al facilitar su evasión, independientemente del tipo de depredador (escalador o terrestre). Este patrón sugiere que la complejidad estructural del hábitat puede influir significativamente en las decisiones de escape y, en consecuencia, en la dinámica depredador-presa (Cunha et al., 2022). De hecho, se ha documentado que diversas especies incluyendo mamíferos arbóreos, aves y reptiles emplean estructuras verticales como los árboles para minimizar el riesgo de depredación, adaptándose al uso de distintas alturas del dosel según el nivel de amenaza (Mattingly & Jayne, 2005). En este contexto, la presencia de elementos estructurales puede representar un factor relevante en la supervivencia ante encuentros con depredadores.

Sin embargo, en ausencia de depredadores, *T. tayrona* también mostró una tendencia a trepar la vegetación. La utilización de la vegetación como microhábitat ha sido documentada en escorpiones (*χ*) (McReynolds, 2008, Sánchez-Piñero, Urbano-Tenorio, & Martín-García, 2013). En otras especies de escorpiones como *Centruroides vittatus*,

que emplea diversas plantas para transportar presas capturadas en el suelo, alimentarse en altura y utilizar frutos como refugio potencial (REF). En este estudio, no se controló el número de presas presentes en las arenas, lo que introduce la posibilidad de que algunos escorpiones pudieran haber empleado una estrategia similar al subir la ramita después de capturar una presa. Esto complica la interpretación de los resultados, ya que podría influir en la variabilidad de las respuestas observadas. El forrajeo en arbustos podría representar una ventaja si, además de facilitar el acceso a presas asociadas a la vegetación, también contribuye a la reducción del riesgo de depredación, proporcionando refugios adicionales y minimizando la exposición a depredadores terrestres.

Lo que sugiere que la arborealidad no es una respuesta inducida contra la presencia de depredadores, pero podría ser una respuesta innata del escorpión, que podría generarles otros beneficios como por ejemplo aumento en la probabilidad de captura de presas. Se sugiere realizar más experimentos en los que se varíe la cantidad de presas disponibles tanto en el suelo como en las ramitas, evaluando la probabilidad de escalar en cada caso. Entre estos beneficios el acceso a nuevos recursos alimenticios (p.e. McReynold 2008)_ y la optimización de estrategias de forrajeo podrían aumentar la probabilidad de capturar de presas, lo que indicaría que el uso de la vegetación cumple un papel fundamental en su ecología y comportamiento.

El comportamiento arbóreo es el resultado de una combinación de factores ecológicos y adaptaciones evolutivas que han permitido a numerosas especies optimizar su supervivencia en ambientes desafiantes (Kraft et al., 2014). En este sentido, la tendencia de *T. tayrona* a trepar la vegetación en diferentes condiciones refuerza la hipótesis de que la arborealidad es una estrategia ecológica clave que podría estar influenciada tanto por presiones selectivas pasadas como por necesidades contemporáneas de supervivencia y alimentación. Estudios adicionales podrían evaluar si la arborealidad también optimiza la eficiencia del forrajeo, reduce la competencia intraespecífica o proporciona ventajas térmicas. Asimismo, investigaciones experimentales que manipulen la disponibilidad de refugios y la diversidad de depredadores permitirían comprender mejor cómo *T. tayrona* ajusta su comportamiento en función del riesgo y la estructura del hábitat.

Este trabajo provee nuevas perspectivas sobre la ecología comportamental y espacial de escorpiones neotropicales y destaca la necesidad de estudiar elementos inexplorados de este grupo de arácnidos. Estos hallazgos pueden contribuir no solo al conocimiento básico de la biología de los escorpiones, sino también a la conservación de sus hábitats, especialmente en regiones neotropicales donde la pérdida de cobertura vegetal podría afectar negativamente la disponibilidad de refugios clave para su supervivencia. En conjunto, este estudio subraya la complejidad del comportamiento de *T. tayrona* y la importancia de integrar múltiples factores ambientales, sensoriales y tróficos en el estudio de la ecología conductual de los escorpiones. Avanzar en esta línea de investigación permitirá establecer un marco más completo para comprender cómo estos organismos enfrentan los desafíos de su entorno, y cómo sus estrategias conductuales podrían quedar moldeadas por una combinación de presiones evolutivas antiguas y condiciones ecológicas actuales.

CONCLUSIONES

La presencia de vegetación desempeñó un papel clave en la supervivencia de *T. tayrona*, ya que los individuos expuestos al tratamiento con ramitas mostraron una mayor supervivencia en comparación con el grupo de control sin ramita, pero solamente contra el depredador terrestre. Esto sugiere que la arborealidad representa una estrategia efectiva de evasión, proporcionando refugio y reduciendo el riesgo de mortalidad ante cierto tipo de depredadores, como en este trabajo contra el sapo *R. horribilis*.

Aunque la arborealidad proporcionó una ventaja defensiva significativa, su efectividad estuvo condicionada por la capacidad del depredador para escalar. En presencia de depredadores escaladores, como otros escorpiones, la vegetación no ofreció un refugio seguro, lo que sugiere que *T. tayrona* debe recurrir a otras estrategias para sobrevivir en estos escenarios.

La presencia de depredadores incrementó significativamente la probabilidad de que *T. tayrona* escalara el muro, independientemente del tipo de depredador presente. Sin embargo, la proporción de individuos que treparon fue ligeramente mayor en presencia de *C. granosus* y *T. jaimeni*, lo que sugiere que la respuesta de escape puede estar modulada por diferencias en la percepción del riesgo asociada a cada depredador.

La tendencia de *T. tayrona* a trepar la vegetación incluso en ausencia de depredadores sugiere que la arborealidad no es exclusivamente una respuesta inducida por la depredación, sino que podría estar influenciada por otros factores ecológicos, como la optimización de estrategias de forrajeo y el acceso a recursos alimenticios. Esto indica que la arborealidad en *T. tayrona* podría representar una adaptación evolutiva clave que ha favorecido su éxito en hábitats estructuralmente complejos.

La estructura del hábitat influyó en la toma de decisiones de escape de *T. tayrona*, reforzando el papel de la vegetación como un recurso clave para la supervivencia. Como se ha observado en otras especies, la complejidad estructural del entorno proporciona refugio y oportunidades de evasión, permitiendo a los individuos minimizar el riesgo de depredación y ajustar sus estrategias conductuales de acuerdo con el contexto ambiental. Dado que los escorpiones están influenciados por las características de su entorno, es importante conservar los hábitats naturales donde habitan para garantizar su supervivencia a largo plazo y mantener la biodiversidad del ecosistema.

RECOMENDACIONES

A partir de los hallazgos obtenidos en este estudio, se sugiere profundizar en varios aspectos del comportamiento y la ecología de *Tityus tayrona*. Una línea prometedora sería investigar cómo la disponibilidad de presas influye en su comportamiento. Para ello, podrían diseñarse experimentos donde se manipule la densidad de presas en las arenas, lo que permitiría evaluar si esta variable afecta la decisión de trepar estructuras vegetales como la ramita o la preferencia de microhábitat.

Además, sería valioso considerar el papel de las adaptaciones sensoriales. Dado que los escorpiones pueden detectar vibraciones en el sustrato, futuras investigaciones podrían centrarse en cómo responden ante diferentes tipos de depredadores y si pueden discriminar entre ellos según la intensidad o tipo de señal detectada.

Otro aspecto para explorar es la influencia de factores ambientales como la temperatura, la humedad y la estructura de la vegetación circundante, ya que estos podrían modificar tanto la selección del hábitat como las estrategias defensivas empleadas por los escorpiones.

Por último, resultaría interesante evaluar si variables como el diámetro de la ramita u otras características estructurales influyen en la elección del escorpión al trepar, especialmente considerando su potencial función como refugio frente a amenazas.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, F., Retana, G., & Peris, J. (2013). Microhabitat preferences of Buthidae scorpions in tropical forests. *Journal of Arachnology*, 41(2), 200–208.
- Abushama, F. T. (1964). On the and sensory physiology of the scorpion *Leiurus quinquestriatus* (H. & E.). *Animal behaviour*, 12(1), 140-153.
- Basset, Y., Cizek, L., Castaño, L. H., Didham, R. K., Novotny, V., Ødegaard, F., ... & Lewis, O. T. (2012). Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338(6113), 710–714.
- Botero-Trujillo R. 2006. Anuran predators of scorpions: *Bufo marinus* (Linnaeus, 1758) (Anura: Bufonidae), first known natural enemy of *Tityus nematochirus* Mello Leitão, 1940 (Scorpiones: Buthidae). *Revista Ibérica de Aracnología*, 13, 199-202.
- Brownell, P. & Farley, RD (1979). Orientation to vibrations in sand by the nocturnal scorpion *Paruroctonus mesaensis*: target localization mechanism. *Journal of Comparative Physiology*. 131, 31-38.
- Brown, C., O'connell, D., (2000). Plant climbing behavior in the scorpion *Centruroides vittatus*, *The American Midland Naturalist*, 144 (2), 406-418.
- Brownell, P. H., & van Hemmen, J. L. (2001). Vibration Sensitivity and a Computational Theory for Prey Locating Behavior in Sand Scorpions. *American Zoologist*, 41(5).
- Cooper, W. E., & Frederick, W. G. (2007). Optimal flight initiation distance. *Journal of Theoretical Biology*, 244(1), 59–67.
- Cloudsley-Thompson, J. L. (1988). *Evolution and adaptation of terrestrial arthropods*. Springer.
- Cunha, HP, Santos, AB y Foerster, SIA (2022). ¿Can contrasting habitats influence predatory behavior of tropical forest scorpions? *Acta etológica*, 25 (1), 107–113
- Deyrup, M., Deyrup, L., Carrel, J., & Eisner, T. (2003). A myrmecophilous arthropod fauna from xeric Florida scrub. *Florida Entomologist*, 86(3), 354–362.
- De Armas, L. F., Teruel, R., & Kovařík, F. (2011). Redescription of *Centruroides granosus* (Thorell, 1876) and identity of *Centrurus granosus simplex* Thorell, 1876 (Scorpiones: Buthidae). *Euscorpius Occasional Publications in Scorpiology*, (127), 1–11.
- Kraft, Thomas S.; Venkataramitan, Vivek V.; Dominy, Nathaniel J. (2014). *A natural history of human tree climbing*. *Journal of Human Evolution*, 71(), 105–118. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.02.002

- Lira, A. F. A., DeSouza, A. M., & Albuquerque, C. M. R. (2018). Environmental variation and seasonal changes as determinants of the spatial distribution of scorpions (Arachnida: Scorpions) in neotropical forests. *Canadian Journal of Zoology*, 96(9), 963-972. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0251>
- Lira, A. F. A., Almeida, F. M. F., & Albuquerque, C. M. R. (2020). Reaction under the risk of predation: Effects of age and sexual plasticity on defensive behavior in scorpion *Tityus pusillus* (Scorpiones: Buthidae). *Journal of Ethology*, 38(1), 13–19. <https://doi.org/10.1007/s10164-019-00615-4>
- Lourenço, W. R. (2002). Scorpions of Brazil. Editora UF.
- Lorena, I., Miranda, R., Bermúdez C. (2021). Guía práctica de artrópodos venenosos y/o causantes de alergias de Panamá: alacranes, arañas y ácaros. Instituto Conmemorativo Gorgas de Estudios de la Salud (Panamá). *Grupo de Investigación Venenos & Alérgenos*, 1, pp. 2-15.
- Mattingly, W. B., & Jayne, B. C. (2005). The choice of arboreal escape paths and its consequences for the locomotor behaviour of four species of *Anolis* lizards. *Animal Behaviour*, 70(5), 1239-1254.
- Miranda R, Bermúdez S, Florez E, Armas L. 2020. A new species of *Tityus* from Panama and Costa Rica, previously identified as *Tityus pachyurus* Pocock, 1897 (Scorpiones: Buthidae). *Revista Ibérica de Aracnología* 37: 197-204.
- Morrison, C. R. (2018). Predation by top predators: Consumption of bullet ants by the cane toad in a humid lowland forest of Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 34(6), 390-394.
- McEntire, K. D. (2016). Arboreal ecology of Plethodontidae: A review. *Copeia*, 104(1), 124–131. <https://doi.org/10.1643/OT-14-214>
- McCormick, S. J., & Polis, G. A. (1990). Prey, predators, and habitats of the desert scorpion, *Paruroctonus mesaensis* (Scorpionida: Vaejovidae). *Journal of Arid Environments*, 18(3), 327–335.
- McReynolds C. (2004). Temporal patterns in microhabitat use for the Scorpion *Centruroides vittatus* (Scorpiones: Buthidae). *Occasional Publications in Scorpology*. 17, 35-45.
- McReynolds C. (2008). Microhabitat preferences for the errant scorpion, *Centruroides vittatus* (Scorpiones, Buthidae)," *The Journal of Arachnology*, 36(3), 557-564.
- McReynolds, N. 2022. The effect of microhabitat is on the foraging and diet of the striped bark scorpion, *Centruroides vittatus* (Buthidae: Scorpiones) in blackbrush habitat of south Texas," *The Journal of Arachnology* 50(1), 90-100.
- Nime, M., Casanoves, F., & Mattoni, C. (2016). Microhabitat use and behavior differ

across sex-age classes in the scorpion *Brachistosternus ferrugineus* (Scorpiones: Bothriuridae). *Journal of Arachnology*, 44(3), 235-244

Polis, G. A. (1990). *The Biology of Scorpions*. Stanford University Press.

Ponce-Saavedra, J., Francke, O. & Suzán, H. (2006). Actividad superficial y utilización del hábitat por *Centruroides balsasensis* Ponce y Francke (Scorpiones: Buthidae). *Biológicas*, 8: 130-137.

R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

Ramírez, L. R., González, A., & Mora, M. (2017). Scorpion assemblages at different canopy heights in a Costa Rican rainforest. *Journal of Arachnology*, 45(4), 499–508.

Říha, M., Gjelland, K. Ø., Děd, V., Eloranta, A. P., Rabaneda-Bueno, R., Baktoft, H., Vejřík, L., Vejříková, I., Draštík, V., Šmejkal, M., Holubová, M., Jůza, T., Rosten, C., Sajdlová, Z., Økland, F., & Peterka, J. (2021). Contrasting structural complexity differentiates hunting strategy in an ambush apex predator. *Scientific Reports*, 11 (1), 1-20.

Rudolf, V. H. W., & Armstrong, J. (2008). Emergent impacts of cannibalism and size refuges in prey on intraguild predation systems. *Oecologia*, 157(4), 675–686.

Saeki, I., Niwa, S., Osada, N., Hyodo, F., Ohta, T., Oishi, Y., & Hiura, T. (2017). Adaptive significance of arboreality: field evidence from a tree-climbing land snail. *Animal Behaviour*, 127, 53–66. <https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2017.02.022>

Sánchez-Piñero, F., Urbano-Tenorio, F., & Martín-García, F. J. (2013). Foraging of *Buthus occitanus* (Scorpiones: Buthidae) on shrub branches in an arid area of southeastern Spain. *The Journal of Arachnology*, 41(1), 88–90. <https://doi.org/10.1636/Hi11-90.1>

Sánchez-Piñero F, Urbano-Tenorio F (2016) Watch Out for Your Neighbor: Climbing onto Shrubs Is Related to Risk of Cannibalism in the Scorpion *Buthus cf. occitanus*. *PLoS ONE* 11(9): 1-18

Santibáñez-López, C. E., Francke, O. F., & Prendini, L. (2016). Systematics and distribution of *Tityus tayrona*. *Zootaxa*, 4127(3), 301–332

Sih, A. (1987). Predators and prey lifestyles: An evolutionary and ecological overview. In W. C. Kerfoot & A. Sih (Eds.), *Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities* (pp. 203–224). University Press of New England.

Uchida, K., Suzuki, K. K., Shimamoto, T., Yanagawa, H., & Koizumi, I. (2017). Escaping height in a tree represents a potential indicator of fearfulness in arboreal squirrels. *Mammal Study*, 42(1), 39-43.

Warburg, M. R. (1998). *Evolutionary biology of scorpions*. Annual Review of Ecology and Systematics, 29, 297–316. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.297>

WingHome. (2019). *WingHome 630 Trail Camera* [Cámara trampa]. WingHome.

ANEXOS



Anexo 1. *C. granosus* en sobre un arbusto de 0.50.



Anexo 2. *T. Tayrona* en sobre un arbusto de 0.60



Anexo 3. Confeccion de arenas en campo



Anexo 4. Arenas armadas y terminadas



Anexo 5. Vista de arenas en campo



Anexo 6. Vista de arenas individuales en campo



Anexo 7. Arenas vistas de noche



Anexo 8. Depredador escalador *C. granosus*



Anexo 9. Depredador escalador *T. Tayrona* en ensayos durante la noche



Anexo 10. Vista nocturno de *T. tayrona* en una ramita



Anexo 11. Depredador escalador depredando a *T. Tayrona*



Anexo12. Vista Panorámica nocturno con cámara trampa, *T. tayrona* trepa la ramita



Anexo 13. Arenas con profundidad para colocar a los sapos



Anexo 14. Vista panorámica de día, arena sin ramita en área boscosa con profundidad para colocar al sapo *R. horribilis*



Anexo 15. Colecta de sapo *R. horribilis*



Anexo 16. Vista panorámica de día, arena sin ramita y sapo en área boscosa con profundidad



Anexo 17. Vista panorámica de noche con el sapo *R. horribilis*



Anexo 18. Cámaras colocadas de noche



Anexo 19. Vista panorámica, arena con ramita en área no boscosa con profundidad y maya para que el sapo *R. horribilis* no escapara



Anexo 20. Ensayos con *R. horribilis* vistos en cámara trampa



Anexo 21. *R. horribilis* en ensayos vistos en cámara trampa



Anexo 22. Ensayos nocturnos de *T. tayrona* vistos en cámara trampa trepando la vegetación



Anexo 23. Ensayos nocturnos de *T. tayrona* vistos en cámara trampa trepando muros



Anexo 24. Depredador escalador en ensayos vistos en cámara trampa trepando la vegetación