



Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo
Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales



**DINÁMICA POBLACIONAL DE *Ambystoma andersoni* CON
RELACIÓN A LA DINÁMICA ESTACIONAL Y
COMPLEJIDAD DEL HÁBITAT EN LA LAGUNA DE
ZACAPU, MICHOACÁN, MÉXICO.**

TESIS

Que presenta

BIOL. RICARDO VALENCIA VARGAS

Como requisito para obtener el título profesional de

MAESTRO EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA INTEGRATIVA

Director de tesis:

Dr. Luis Humberto Escalera

Vázquez

Morelia, Michoacán.

Noviembre, 2019.

*A MI FAMILIA POR SU APOYO INCONDICIONAL
GRACIAS.*

Agradecimientos

Agradezco al Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMNSH) y al Posgrado en Ciencias en Ecología Integrativa (MCEI) por las facilidades otorgadas para la realización del presente trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el apoyo económico (Registro de becario: 619694) durante los cuatro periodos escolares.

A los miembros del comité revisor:

Dr. Luis Humberto Escalera Vázquez

Dr. Omar Domínguez Domínguez

Dra. Ileri Suazo Ortuño

Dr. Rodolfo Pérez Rodríguez

Dr. Héctor Hugo Nava Bravo

A mi asesor de tesis el Dr. Luis Humberto Escalera Vázquez por darme la oportunidad de trabajar a su lado y su enorme apoyo en la realización de este trabajo, compartir su conocimiento, sus consejos y principalmente su paciencia. Gracias.

Al Dr. Omar Domínguez Domínguez por accesibilidad, sus valiosos aportes y consejos que me permitieron mejorar en gran manera el presente trabajo. Gracias.

A la Dra. Ileri Suazo Ortuño por compartir su experiencia, conocimientos en el presente trabajo, además de haber sido el vínculo para conocer y trabajar con mi asesor. Gracias.

Al Dr. Rodolfo Pérez Rodríguez por su amabilidad y accesibilidad dentro y fuera de la universidad y el compartir su gran experiencia sobre los ambistomátidos. Gracias.

Al Dr. Héctor Hugo Nava Bravo, no solo por los importantes aportes y consejos para la realización del trabajo sino por la enorme paciencia y apoyo para llevar a un buen término el presente trabajo. Gracias.

A los Coordinadores de la Maestría, al Dr. Héctor Nava Bravo y al Dr. Eduardo Mendoza Ramírez, por su apoyo, accesibilidad y todas las facilidades otorgadas a mis compañeros de generación y a mi persona. Gracias.

A Saúl Gonzáles y a Franceli Macedo, por soportarme y apoyarme con todas las dudas sobre trámites en todo momento. Gracias.

A la unión de pescadores de la laguna de Zacapu, principalmente Don Toño Alcantar, Don Eusebio, Porfirio y Don Joel, por el apoyo material y compartir su gran experiencia sin la cual este trabajo no hubiese sido posible. Gracias.

A mis amigos y compañeros de generación, de las pasadas y nuevas por el apoyo tanto moral como académico y hacer de este paso por la vida algo inolvidable: Abdiel, Abril, Angie, Ariana, Ale, Gera, Isma, Kike, Maira, Martuchis, Sara, Tamara, Teru, Xoxa, Yuni, los anexados, Abiud, Damian, John, Pao y toda la comunidad INIRENA administrativos y de mantenimiento por sus atenciones y amistad. Gracias.

A mis amigos y compañeros de generación, de las pasadas y nuevas por el apoyo tanto moral como académico y hacer de este paso por la vida algo inolvidable: Abdiel, Abril, Angie, Ariana, Ale, Gera, Isma, Kike, Maira, Martuchis, Sara, Tamara, Teru, Xoxa, Yuni, los anexados, Abiud, Damian, John, Pao y toda la comunidad INIRENA Lidia, Vale, Sebas, Paty, Ceci, Lupis, Lolis y demás personal administrativos y de mantenimiento por sus atenciones y amistad. Gracias.

A mis amigos Alem, Arely, Chev, Chofis, Jerry, Karla, Marco, Nabani, Pipo, Rox, Titis, y todas aquellas personas que tuvieron influencia en mi persona para la realización de este trabajo. Gracias.

ÍNDICE

Resumen general.....	8
Abstract.....	9
1. Introducción general.....	10
1.1 Dinámica poblacional.....	10
1.2 Relación de la dinámica poblacional de los anfibios con el hábitat.....	11
1.3 Influencia del ambiente y su importancia para la conservación de las poblaciones de ambistomátidos	13
2. Objetivo general.....	17
2.1 Objetivos particulares.....	17
3. Hipótesis.....	18
4. Literatura citada.....	18

Capítulo 1

Abundancia de <i>Ambystoma andersoni</i> con relación a la dinámica estacional y la complejidad del hábitat en la Laguna de Zacapu, Michoacán, México.....	24
Resumen.....	26
Abstract.....	27
1. Introducción.....	28
2. Materiales y métodos.....	31
2.1 Área de estudio.....	31
2.2 Selección de sitios de muestreo y monitoreo	33
2.3 Monitoreo de la abundancia de <i>Ambystoma andersoni</i>	35
2.4 Análisis estadísticos.....	36

3. Resultados.....	36
3.1 Variables fisicoquímicas.....	36
3.2 Caracterización de las zonas este, centro y oeste.....	37
3.3 Abundancia de <i>Ambystoma andersoni</i>	41
4. Discusión.....	45
5. Agradecimientos.....	50
6. literatura citada.....	50

Resumen general. Los anfibios son un grupo de organismos clave en el ecosistema al ser un enlace importante en la transferencia de energía en la red trófica del medio acuático al terrestre por el ciclo de vida que presentan (acuático terrestre), siendo su dependencia al agua uno de los factores que determinan su distribución y ciclos reproductivos (*e.g.* temporada de lluvias), además de variables fisicoquímicas como la temperatura o el pH, por lo que la dinámica poblacional de los anfibios está relacionada tanto a factores bióticos (relaciones intraespecíficas e interespecíficas) como factores abióticos (estacionalidad, dinámica limnológica), y alteraciones en el ecosistema ocasionado por actividades antrópicas (urbanización, cambio de uso de suelo, contaminación, introducción de especies exóticas) representan un riesgo para sus poblaciones, como es el caso de algunas especies del género *Ambystoma*, que al presentar una distribución restringida (microendémicas) o ciclos de vida totalmente acuáticos (paedomórfica), son más susceptibles a las alteraciones que modifican la estructura original del hábitat viéndose afectados sus sitios de desove, corredores migratorios o la competencia con fauna exótica introducida. Con base en esto es esencial el generar información sobre la dinámica poblacional de los ambistomátidos y la relación con su hábitat para establecer estrategias de conservación principalmente para poblaciones con distribución restringida como el caso de *A. andersoni*, especie paedomórfica en status de riesgo y cuyo hábitat, la laguna de Zacapu, se encuentra en constante amenaza por actividades antrópicas, encontrando relaciones positivas entre la abundancia con la temporada de lluvias, altos niveles de O₂, pH y zonas más heterogéneas, así como una mayor proporción de machos/hembras durante lluvias y una mayor proporción de hembras/machos durante secas.

Palabras clave: Ambistomátidos; Distribución; Paedomórfica; Microendémica; Población.

Abstract. Amphibians are a group of key organisms in the ecosystem as they are an important link in the transfer of energy in the trophic network from the aquatic to the terrestrial environment through their life cycle, being its water dependence one of the factors that determine its distribution and reproductive cycles (*e.g.* rainy season), in addition to physicochemical variables such as temperature or pH, so that the population dynamics of amphibians is related to both biotic factors (intraspecific and interspecific relationships) and abiotic factors (seasonality, limnological dynamics), and alterations in the ecosystem caused by anthropic activities (urbanization, change of land use, pollution, introduction of exotic species) represents a risk for their populations, as is the case of some species of the *Ambystoma* genus, which at present presented a restricted distribution (microendemic) or totally aquatic life cycles (paedomorphic), are more susceptible to alterations that modify the original structure of the habitat being affected their spawning sites, migratory corridors or competition with introduced exotic fauna. Based on this, it is essential to generate information on the population dynamics of the ambistomatids and the relationship with their habitat to establish conservation strategies mainly for populations with restricted distribution such as the case of *A. andersoni*, paedomorphic species at risk status, and whose habitat, the Zacapu lake, is constantly threatened by anthropic activities, finding positive relationships between abundance with the rainy season, high levels of O₂, pH and more heterogeneous areas, as well as a greater proportion of males/females during rains and a greater proportion of females/males during dry season

Keywords: Ambistomatids; Distribution; Paedomorphic; Microendemic; Population.

1. Introducción general

1.1 Dinámica poblacional

El entendimiento de los factores, mecanismos y procesos que influyen sobre la dinámica de especies, poblaciones y comunidades, es uno de los objetivos de mayor interés en la teoría ecológica (Hubbell, 2001; Chave, 2004; Tilman, 2004; Leibold y Chase, 2018). De acuerdo a Begon et al (2005), la dinámica poblacional en términos ecológicos considera las variaciones en abundancia de una especie a través del tiempo y el espacio, así como el tamaño promedio per cápita y densidad de una o más especies en un área determinada. Las poblaciones biológicas presentan fluctuaciones naturales y periódicas en sus abundancias como respuesta a factores denso-dependientes, tales como las interacciones bióticas (*e.g.* depredador-presa, huésped-patógeno) y factores ambientales como variaciones climáticas y cambios ambientales (*e.g.* dinámica limnológica de cuerpos de agua; Royama, 1992).

El estudio y reconocimiento de estos factores y procesos (bióticos y abióticos), así como su variación a lo largo del tiempo y espacio, es esencial para entender los mecanismos que regulan procesos que determinan la abundancia de individuos, y a su vez comprender la importancia de los atributos ambientales que determinan la permanencia o extinción de especies (Semlitsch et al., 2014). Para comprender cómo se llevan a cabo las variaciones en la dinámica poblacional y los patrones de permanencia a nivel local es necesario entender cómo la variación ambiental, así como la dinámica temporal y espacial de los mismos influye en la abundancia de los individuos de una misma especie (Wang et al., 2011). Por ejemplo, la variación en la estacionalidad modifica la disponibilidad de recursos, generando cambios en los procesos biológicos básicos de las especies (*e.g.* reproducción, crecimiento, distribución local) modificando su abundancia con relación a dicha variación ambiental (Lister y García, 1992; Venesky y Parris, 2009).

1.2 Relación de la abundancia con factores ambientales, el caso de los anfibios

Los anfibios son parte importante tanto en sistemas acuáticos como terrestres, ya que requieren de ambos hábitats para completar su ciclo de vida, así como actuar como consumidores y depredadores son un vínculo energético importante en la transferencia de energía de la red trófica, principalmente en las zonas tropicales donde su riqueza y abundancia es alta (Whiles et al., 2006). Sin embargo, los cambios microambientales determinan su abundancia, ya que, dependiendo de la plasticidad fisiológica de la especie y la variación del hábitat, responden de manera diferencial a dichos cambios (*e.g.* cambios durante el desarrollo o diferencias en las tasas de crecimiento tanto intra como interespecíficas) (Wilbur y Collins, 1973). Además, las variaciones climáticas y estacionales están altamente relacionadas con su historia de vida, por ejemplo, se reporta que gran parte de los anfibios sincronizan sus ciclos reproductivos con el inicio de la temporada de lluvias, principalmente por la disponibilidad de agua y estabilidad térmica en lugares húmedos, aumentando a su vez, actividades relacionadas con el flujo de nutrientes (*e.g.* depredación, migración). Por otro lado, la temperatura juega un papel relevante en la tasa de extinción o permanencia de especies, ya que es un grupo altamente relacionado con altas variaciones en su abundancia conforme se presentan cambios en la temperatura. Esto hace que sea uno de los grupos de vertebrados más vulnerables a cambios en la temperatura, así como actividades relacionadas a la misma (*e.g.* degradación del hábitat) (Lister y García, 1992; Whiteman et al., 1994; Semlitsch et al., 2014; Escalera-Vázquez et al., 2018).

Uno de los principales efectos reportados para los anfibios relacionados a cambios en la temperatura, son el aumento de la susceptibilidad a infecciones por hongos o parasitarias, ya que con base en estudios fisiológicos, se reporta que los cambios en la temperatura

tienen efectos negativos en los individuos, aumentando los niveles de estrés, los cuales se ven reflejados en un decremento del sistema inmune (Wilbur y Collins, 1973; Taylor y Scott, 1997; Zambrano, 2010; Johnson et al., 2002; Velásquez et al., 2011; Peterman y Semlitsch, 2013; Escalera-Vázquez et al., 2018; Ramírez-Hernández et al., 2019). Simultáneamente, otro factor altamente relacionado a los cambios en abundancia (además de la variación climática), es la heterogeneidad espacial y composición física del hábitat (Ramírez-Hernández et al., 2019). Muchos grupos faunísticos están influenciados principalmente por la estructura que presenta el hábitat relacionada a elementos vegetales particulares, geomorfología y cantidad y tipo de microhábitats (Krebs, 2000). En el caso de los anfibios, se reporta que en anuros existen altas relaciones y preferencias por zonas con hábitats con mayor complejidad en términos de vegetación (*e.g.* variedad de estratos, especies vegetales y mayores coberturas), teniendo una fuerte relación con la humedad relativa del aire predominante en este tipo de hábitats (García et al., 2005).

Se ha reportado que la distribución de anuros y urodelos está influenciada por la presencia de cuerpos de agua, al ser esenciales para su reproducción, desarrollo y procesos fisiológicos (*e.g.* respiración), estos grupos de anfibios están altamente relacionados a las condiciones que presentan los diferentes cuerpos de agua dulce, siendo la temperatura y humedad una de las variables más importantes; ya que mientras algunas especies se desarrollan en sitios con rangos de temperatura entre los 15 y 30°C, otras se desarrollan a 15°C o menos, y en donde generalmente, el aumento de temperatura desencadena la metamorfosis (Degani y Kaplan, 1999). Por otro lado, se reportan bajas abundancias de diferentes especies de anfibios al incremento de las actividades antrópicas como la ganadería, agricultura y desarrollo urbano, las cuales promueven un aumento en los rangos

de temperatura, tasa de evapotranspiración y un decremento en la cantidad y calidad de agua disponible (Díaz-Paniagua et al., 2007; Contreras et al., 2009).

1.3 Influencia del ambiente e importancia para la conservación de poblaciones de ambistomátidos

Muchas de las especies de anfibios presentan un rango de distribución restringida, (especies microendémicas), y por lo tanto son altamente susceptibles a perturbaciones antrópicas (*e.g.* agricultura y urbanización) y naturales (fuego, tormentas, etc.), las cuales modifican principalmente la vegetación original en términos estructurales, así como el proceso de sucesión, impidiendo el establecimiento de la vegetación secundaria y promoviendo de manera directa la fragmentación del hábitat (Parra-Olea et al., 2011). Lo anterior, altera procesos de reproducción y refugio para los anfibios dependientes de dicha cobertura vegetal, así como altera o promueve un decremento en las tasas de migración a los sitios de desove, principalmente por el aumento de la fragmentación (Semlitsch, 2000; Parra-Olea et al., 2011; Escalera-Vázquez et al., 2018). Con base en lo anterior, y tomando en cuenta que la calidad y tipo de hábitat son características altamente correlacionadas con la abundancia de anfibios, un elemento clave para la conservación exitosa de este grupo es comprender la relación entre las características ambientales y sus poblaciones (Semlitsch, 2002; Clipp y Anderson, 2014).

En ambistomátidos, se reportan variaciones intra e interespecíficas, en sus tasas de desarrollo y eventos reproductivos, lo cual determina de manera directa la abundancia a lo largo del tiempo (Petranka, 1998; Trenham et al., 2000). También, las características del hábitat (*e.g.* como las variables fisicoquímicas o la precipitación) donde se distribuye este grupo de anfibios, influyen en su historia de vida. Por ejemplo, los patrones de movimiento

y migración estacional relacionada a eventos reproductivos, depredación y desove, están altamente relacionados a la búsqueda de recursos alimenticios y madurez sexual (*e.g.* metamorfosis) considerando la transición del medio terrestre al medio acuático, el cual presenta variaciones ambientales menores (Whiteman et al., 1994; Semlitsch et al., 2014; Escalera-Vázquez et al., 2018).

En México, se reportan 18 especies para el género *Ambystoma*, de las cuales 16 (88.8%) son endémicas al país y cuatro (22.2%) son paedomórficas obligadas, con rangos de distribución restringidos, y se encuentran en el estatus de “peligro crítico” de acuerdo a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (International Union for Conservation of Nature; IUCN, 2019) y “sujetas a protección especial y peligro de extinción” de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-2010) (Parra-Olea et al., 2011, 2014).

Con base en lo anterior, diferentes estudios sobre la relación de cambios o factores ambientales con la abundancia de individuos del género *Ambystoma* reportan que la temperatura y oxígeno en el agua, son los factores principales que mantienen las diferentes poblaciones y están relacionados con la abundancia de los individuos. Especies como *Ambystoma altamirani* de “El Arroyo Los Ajolotes” en el Estado de México, requieren de sitios con volúmenes de agua altos (arroyos > de 80cm de ancho y 40 cm de profundidad); altos niveles en oxígeno disuelto (>5.4 mg/L); temperaturas promedio de 16°C; velocidad de corriente moderada (0.15 m/s en la superficie y 0.03 m/s en la parte media); así como vegetación acuática como sustrato para depositar sus huevos; y sustratos con una alta proporción de arcillas (Lemos-Espinal et al., 2016). De igual forma *A. leorae* en el río Tonantzin en el Estado de México, muestra preferencias de hábitat similares como; altos niveles en oxígeno disuelto (>5.5 mg/L), temperaturas promedio de 14°C, velocidad de

corriente (0.036 m/s en la superficie y 0.003 m/s en la parte media), vegetación sumergida y zonas donde la profundidad y el ancho del arroyo no fueron los registros máximos (128.8cm de ancho y 69.1 de profundidad) (Lemos-Espinal et al., 2017). También, las alteraciones en el hábitat pueden afectar de manera indirecta la tasa de reclutamiento, al influir de manera negativa en las presas de larvas y juveniles, así como la sincronización de la metamorfosis influyendo de manera directa con la adecuación, sobrevivencia y morfología de los adultos (Wilbur y Collins, 1973; Whiteman, 1994; Lemos-Espinal et al., 2015; Smith et al., 2015). Desde una visión ecomorfológica, los cambios ambientales promueven alteraciones a nivel larvario, ya que al desarrollarse en condiciones sub-óptimas, realizan la metamorfosis de manera temprana, y obtienen tamaños corporales más pequeños que aquellas que lo hacen en condiciones óptimas (Voss et al., 2012).

Evolutivamente, la metamorfosis es un proceso característico de los anfibios, en los cuales, en algunas especies, se retienen rasgos larvales en su etapa adulta (paedomorfosis), siendo el género *Ambystoma* uno de los más conocidos en presentar dichos rasgos en edad adulta (Shaffer y Voss, 1996; Gould, 1977). Las especies paedomórficas al desarrollarse en ambientes óptimos presentan cuerpos más grandes y pueden llegar a presentar más de un evento reproductivo por año (Voss et al., 2012). Sin embargo, al tener un modo de vida totalmente acuático, están confinados a ambientes relativamente aislados, dependiendo de eventos como lluvias o conexiones hídricas para su dispersión (Semlitsch et al., 1988; Whiteman, 1994; Ryan y Semlitsch, 1998).

Finalmente, y con base en lo anterior, se reconoce que las principales amenazas para los ambistomátidos (principalmente especies microendémicas) es la pérdida de hábitat relacionada a actividades antrópicas, ya que se reportan bajas abundancias en sitios con dichas actividades. De acuerdo a modelos de distribución (*e.g.* relación de cambio de uso

de suelo), se predice la presencia de individuos en altas densidades, pero al validar la información en campo, la abundancia es más bajas de lo esperado (Escalera-Vázquez et al., 2018).

Una de las herramientas esenciales para mantener procesos ecosistémicos son las estrategias de conservación, tanto de la especie como del hábitat, y que garanticen su protección, haciendo énfasis en las especies microendémicas con hábitats restringidos (Contreras et al., 2009). Hasta el momento, la mayor parte de los estudios ecológicos que promueven o sugieren técnicas y desarrollo de planes de conservación del género *Ambystoma* han sido principalmente en el sur y oeste de Estados Unidos, mientras que en México, la mayoría de esta investigación se enfoca a la especie *A. mexicanum*, relegando información relacionada a la historia natural y ecología de otras especies de este género, aun cuando su estado de conservación hace prioritaria la investigación sobre la relación de su abundancia con el hábitat en el centro de México (Lemos-Espinal et al., 2015). Por lo tanto, para generar estrategias de conservación efectivas es necesario identificar los factores antrópicos que impactan en el hábitat de las especies de *Ambystoma* y actúen de manera negativa en sus poblaciones, estableciendo estas estrategias de forma coordinada entre la población local, gobierno y academia (Contreras et al., 2009). Los estudios sobre la relación entre el ambiente con las poblaciones de *Ambystoma* son esenciales para generar estrategias de conservación, ya que algunas poblaciones presentan diferencias significativas en requerimientos ambientales, aun tratándose de la misma especie. Estos estudios pueden generar las bases para proponer reconsideraciones en el status de conservación en el que están catalogadas estas especies, y generar estrategias de conservación y manejo tanto de la especie como del hábitat (Escalera-Vázquez et al., 2018).

La salamandra *A. andersoni*, especie microendémica a la Laguna de Zacapu, Michoacán, México, y catalogada en estatus de riesgo en normas internacionales (IUCN, 2019) y nacionales (NOM-059-2010), ha sido modelo de estudio en la caracterización de infecciones parasitarias (Álvarez–Silva et al., 2012), respuesta morfológica e inmunológica en cuatro condiciones ambientales de la laguna de Zacapu (Gómez-Rodríguez, 2013) y descripción de la dieta (Pérez, 2004; Tapia, 2015), sin embargo es poca la información sobre su relación con las características que presenta su hábitat, así como los cambios en abundancia relacionado a fluctuaciones ambientales y la heterogeneidad espacial. Con base en lo anterior, en el presente trabajo se determinó la dinámica poblacional (abundancia y proporción de sexos en base a la estacionalidad y distribución espacial) de *A. andersoni* con relación a la dinámica estacional y complejidad del hábitat en la Laguna de Zacapu, Michoacán, México.

2. Objetivo General

Determinar cambios en la abundancia de *Ambystoma andersoni* y su relación con la dinámica estacional y complejidad de hábitat en la Laguna de Zacapu, Michoacán, México.

2.1 Objetivos Particulares

-Identificar el patrón de abundancia en la población de *A. andersoni* a escala temporal.

-Identificar la proporción de sexos en la población de *A. andersoni* a escala temporal.

-Determinar la heterogeneidad espacial de la laguna de Zacapu con base en factores ambientales y los cambios que éstos presentan de manera espacial y temporal y que influyen en la presencia y abundancia de *A. andersoni*.

3. Hipótesis

La abundancia de *Ambystoma andersoni* está altamente relacionada con las características del hábitat y de la dinámica ambiental (*e.g.* lluvias y secas), por lo que se espera una mayor abundancia en sitios físicamente más heterogéneos, así como dicha abundancia fluctuará con relación a la dinámica del hábitat a nivel espacio temporal.

4. Literatura citada

- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 2005. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 4th ed. Blackwell Science. 750 p.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7(3): 241–253.
- Contreras, V., Martínez-Meyer, E., Valiente, E. y Zambrano, L. 2009. Recent decline and potential distribution in the last remnant area of the microendemic Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Biological Conservation*, 142(12): 2881–2885.
- Clipp, H. y Anderson, J. 2014. Environmental and anthropogenic factors influencing salamanders in riparian forests: A Review. *Forests*, 5(11):2679–2702.
- Degani, G. y Kaplan, D. 1999. *Hydrobiologia*, 405: 49–55.
- Díaz-Paniagua C., Gómez-Rodríguez C., Portheault A. y De Vries W. 2006. Distribución de los anfibios del Parque Nacional de Doñana en función de la densidad y abundancia de los hábitats de reproducción. *Revista Española de Herpetología*, 20: 17-30.

- Escalera-Vázquez, L. H., Hernández-Guzmán, R., Soto-Rojas, C. y Suazo-Ortuño, I. 2018. Predicting *Ambystoma ordinarium* habitat in Central Mexico using species distribution models. *Herpetologica*, 74(2):117–126.
- García-R. J. C. Castro-H. F. y Cárdenas-H. H. 2005. Relación entre la distribución de anuros y variables del hábitat en el sector la Romelia del Parque Nacional Natural Munchique (Cauca, Colombia). *Caldasia* 27: 299–310.
- Gould, S. J. 1977. Ontogeny y Phylogeny. Belkap Press: Cambridge.
- Hubbell, S. P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature) Species Survival Commission Amphibian Specialist Group 2015. *Ambystoma andersoni*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2015: e.T59051A53973442.
<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T59051A53973442.en>.
- Downloaded on 05 October 2019.
- Krebs, C. J. 2000. Ecología: estudio de la Distribución y la Abundancia, segunda edición. Oxford University Press, México. D.F. 753 p.
- Leibold, M. A. y Chase, J. M. 2018. Metacommunity Ecology. Princeton Univ. Press.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Woolrich-Piña, G. A. y Montoya-Ayala, R. 2015. Diet of larval *Ambystoma rivulare* (Caudata: Ambystomatidae), a threatened salamander from the Volcán Nevado de Toluca, Mexico. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 14(1): 33.

- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Ruíz, Á. H. y Ayala, R. M. 2016. Stream use and population characteristics of the endangered salamander, *Ambystoma altamirani*, from the Arroyo Los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 61(1): 28–32.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Zamora, A. B. E., Woolrich-Piña, G. y Ayala, R. M. 2017. Natural history of the critically endangered salamander *Ambystoma leorae* (Caudata: Ambystomatidae) from the Río Tonatzin, México. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 16(1): 3.
- Lister, B. y García, A. 1992. Seasonality, predation and, behavior of a mainland anole. *Journal of Animal Ecology*. 61:717-733.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
- Parra-Olea, G., Zamudio, K. R., Recuero, E., Aguilar-Miguel, X., Huacuz, D. y Zambrano, L. 2011. Conservation genetics of threatened Mexican axolotls (*Ambystoma*). *Animal Conservation*, 15(1): 61–72.
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O. y Mendoza-Almeralla, C. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85:460–466.
- Peterman, W. E. y Semlitsch, R. D. 2013. Fine-Scale Habitat associations of a terrestrial salamander: the role of environmental gradients and implications for population Dynamics. *PLoS ONE*, 8(5):e62184.
- Petranka, J. W. 1998. Salamanders of the United States and Canada. Smithsonian Press, Washington D.C. 576 p.

- Ramírez-Hernández, G., Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Escalera-Vázquez, L., Maldonado-López, Y. y Tafolla-Venegas, D. 2019. Effects of habitat disturbance on parasite infection and stress of the endangered Mexican stream salamander *Ambystoma ordinarium*, *SALAMANDRA*, 55(3):160–172.
- Ryan, T. J. y Semlitsch, R. D. 1998. Intraspecific heterochrony and life history evolution: decoupling somatic and sexual development in a facultatively paedomorphic salamander. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 95:5643–5648.
- Royama, T. 1992. Analytical Population Dynamics. Chapman & Hall, London. 371 p.
- Shaffer, H. B. y McKnight, M. L. 1996. The polytypic species revisited: genetic differentiation and molecular phylogenetics of the tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*) (Amphibia: Caudata) complex. *Evolution* 50: 417–433.
- Semlitsch, R. D., Scott, D. E. y Pechmann, J. H. K. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 69: 184–192.
- Semlitsch, R. D. 2000. Principles for management of aquatic-breeding amphibians. *The Journal of Wildlife Management*, 64(3): 615.
- Semlitsch, D. R. 2002. Critical elements for biologically based recovery plans of aquatic-breeding amphibians. *Conservation Biology*. 16: 619-629.
- Semlitsch, R. D., Anderson, T. L., Osbourn, M. S. y Ousterhout, B. H. 2014. Structure and dynamics of ringed salamander (*Ambystoma annulatum*) populations in Missouri. *Herpetologica*, 70(1):14–22.
- Smith, G. R., Woolrich-Piña, G. A. y Montoya-Ayala, R. 2015. Diet of larval *Ambystoma rivulare* (Caudata: Ambystomatidae), a threatened salamander from the Volcán Nevado de Toluca, Mexico. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 14(1):33.

- Taylor, E. B. y Scott, E. D. 1997. Effects of larval density dependence on population dynamics of *Ambystoma opacum*. *Herpetologica*. 53(1):132-145.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30):10854–10861.
- Trenham, P. C., Bradley Shaffer, H., Koenig, W. D. y Stromberg, M. R. 2000. Life history and demographic variation in the California tiger salamander (*Ambystoma californiense*). *Copeia*. (2):365–377.
- Velásquez, L., Flórez, M., Castro, S., Canedo, V. y Urbina-Cardona, J. 2011. *Memorias Curso en Ecología y Conservación de la Biodiversidad Neotropical*, Edition: 1, Publisher: Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo (IDEADE) y Fundación Maconde, pp.57-71.
- Venesky, D. M. y Parris, J. M. 2009. Intraspecific variation in life history traits among two forms of *Ambystoma barbouri* larvae. *The American Midland Naturalist*. 162(1):195-199.
- Voss, S.R., Kump, D.K., Walker, J. A., Shaffer, H.B., y Voss, G. J. 2012. Thyroid hormone responsive QTL and the evolution of paedomorphic salamanders. *Heredity* 109:293–298.
- Wang, I. J., Johnson, J. R., Johnson, B. B. y Shaffer, H. B. 2011. Effective population size is strongly correlated with breeding pond size in the endangered California tiger salamander, *Ambystoma californiense*. *Conservation Genetics*, 12(4): 911–920.
- Wilbur, H. M. y Collins, J. P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, 182:1305–1314.

- Whiteman, H. H. 1994. Evolution of facultative paedomorphosis. *Quarterly Review of Biology* 69:205–221.
- Whiteman, H. H., Wissinger, S. A. y Bohonak, A. J. 1994. Seasonal movement patterns in a subalpine population of the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *Canadian Journal of Zoology*. 72(10):1780–1787.
- Whiles, M. R., Lips, K. R., Pringle, C. M., Kilham, S. K., Kilham, S. S., Bixby, R. J., Brenes, R., Connelly, S., Colon-Gaud, J. C., Hunte-Brown, M., H., Alexander D., Montgomey, C. y Peterson, S. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 27–34.

Capítulo I

**Abundancia de *Ambystoma andersoni* con
relación a la dinámica estacional y
complejidad del hábitat en la laguna de
Zacapu, Michoacán, México**

(Sometido a la Revista Mexicana de Biodiversidad)

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Abundancia de *Ambystoma andersoni* con relación a la dinámica estacional y complejidad del hábitat en la laguna de Zacapu, Michoacán, México.

Ricardo Valencia-Vargas^a y Luis H. Escalera-Vázquez^b *

^aMaestría en Ciencias en Ecología Integrativa, Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Avenida Juanito Itzicuaró SN, 58330 Morelia, Michoacán, México

^bLaboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio R planta baja, Ciudad Universitaria, Morelia, Michoacán, México. Santiago Tapia #403, centro, C.P. 58000

*Autor de correspondencia: lhescalera@gmail.com

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Resumen. La presencia y abundancia de anfibios está altamente relacionada con las características del hábitat y la dinámica estacional (*e.g.* lluvias y secas). En este estudio, se utilizó a la especie *Ambystoma andersoni* como modelo de estudio, para determinar cambios en la abundancia relacionados con la dinámica ambiental en la laguna de Zacapu, Michoacán, México. Se seleccionaron nueve sitios con respecto a las diferencias en las características ambientales y las corrientes en cada zona de la laguna. Se realizaron muestreos mensuales durante la temporada de lluvias y secas; registrando parámetros fisicoquímicos (*e.g.* temperatura, oxígeno disuelto, pH) y la heterogeneidad espacial (*e.g.* vegetación, sustrato). Los individuos capturados de *A. andersoni* se midieron *in situ* cualitativamente y cuantitativamente. En general, la laguna de Zacapu mostró poca variación estacional con base en las variables limnológicas obtenidas. Por otro lado, se presentó variación temporal y espacial en la abundancia de *A. andersoni* por zona y por temporada. Esta abundancia mostró una relación alta y positiva con la heterogeneidad espacial. Los resultados muestran la importancia de las características ambientales, relacionadas con la presencia y abundancia de *A. andersoni*, con información relevante que puede utilizarse para sugerir planes de manejo y conservación *in situ*.

Palabras clave: Abundancia; Ambistomátidos; Anfibios; Heterogeneidad; Variables fisicoquímicas.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Abstract. The presence and abundance of amphibians is highly related to habitat characteristics and seasonal dynamics (*e.g.* rainy and dry season). In this study, *Ambystoma andersoni* was used as a study model, to determine its population patterns related to environmental dynamics in the Zacapu Lake, Michoacán, Mexico. Nine sites were selected regarding differences in environmental characteristics and currents in each zone of the lake. Monthly collections were performed along rain and dry season; Physicochemical parameters (temperature, oxygen concentration and pH) and spatial heterogeneity (*e.g.* vegetation, substrate) were measured. The captured individuals of *A. andersoni* were measured *in situ* recording morphometric and qualitative data (*e.g.* ectoparasites and diseases). In general, Zacapu lake showed a low seasonal variation regarding the limnological variables obtained. However, temporal and spatial variation in the abundance of *A. andersoni* by zone and season were present, and this abundance showed high and positive relation with the physical heterogeneity. These results show the importance of environmental characteristics, related to the presence and abundance of *A. andersoni*, with relevant information which can be used to suggest management and conservation plans *in situ*.

Keywords: Abundance; Ambistomatids; Amphibians; Heterogeneity; Physicochemical variables.

1. Introducción

Uno de los principales paradigmas en ecología es la relación entre los cambios en la abundancia de las especies con la variación en tiempo y espacio de los recursos y factores ambientales (Begon et al., 2005). Dentro de estos estudios, se debe de considerar principalmente los factores bióticos y abióticos relacionados a estos cambios (Juliano, 2007). La interacción entre los factores bióticos como la depredación o la competencia, y abióticos como la variación climática o ambiental influyen en las fluctuaciones poblacionales a corto o largo plazo, pero conservando un patrón continuo y predecible (Semlitsch et al., 1996). Por lo tanto, para comprender la dinámica en los cambios en la abundancia en estado natural es necesario identificar los mecanismos que rigen las interacciones entre las variables ambientales y distintos atributos de la población, principalmente en especies con distribución geográfica restringida (microendémicas) (Zylstra et al., 2015).

De forma general, las variables fisicoquímicas y la estructura del hábitat están relacionadas a respuestas fisiológicas, ecologías y de conducta en anfibios influyendo en aspectos como la abundancia, distribución local y selección del hábitat (Semlitsch et al., 1996; Clipp y Anderson, 2014; Cole et al., 2014; Gran et al., 2014; Peterman y Semlitsch, 2014). Con base en esto, se han realizado diversos estudios en anfibios relacionando los cambios en la abundancia con diferentes factores bióticos y abióticos. Por ejemplo, en siete especies del género *Pristimantis*, en los Andes ecuatorianos se reportan correlaciones entre la fluctuación temporal de la abundancia con la estacionalidad, mostrando mayor abundancia en lluvias y zonas conservadas, mientras que en zonas perturbadas se presentan menores abundancias relacionadas a bajas tasas de sobrevivencia (Cole et al., 2014).

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Anfibios en Rainbow Bay (Carolina del Sur, EE.UU.) mostraron correlaciones similares, donde el hidroperiodo influye en la tasa de reclutamiento de juveniles, limitándolo durante los años más secos o incrementándolo en los años con un hidroperíodo más largo (Semlitsch et al., 1996). Estas fluctuaciones en el hidroperiodo también se relacionan con factores bióticos como la competencia intra e interespecífica y la depredación, modificando la abundancia de anfibios a lo largo del tiempo, así como con gradientes de cobertura vegetal, temperaturas entre 23-33°C y alta humedad en el suelo, facilitando procesos fisiológicos que influye en los tiempos de actividad como el forrajeo (Semlitsch et al., 1996; Peterman y Semlitsch, 2014).

Para los ambistomátidos las variables fisicoquímicas y la heterogeneidad espacial están altamente relacionadas con su distribución, la cual está limitada principalmente por altas variaciones en temperatura, altos niveles de oxígeno, mayor cobertura vegetal, presencia de vegetación sumergida, fondos lodosos o arenosos y áreas poco perturbadas (Shaffer, 1989; Whiteman et al., 1994; Lemos-Espinal et al., 2016, 2017; Escalera-Vázquez et al., 2018). Sus periodos de reproducción están influenciados por la estacionalidad y la disponibilidad del agua, migrando a los sitios de reproducción durante la temporada de lluvias, seleccionando rutas a los cuerpos de agua que presenten una mayor cobertura vegetal y por lo tanto altos niveles de humedad en el suelo (Jenkins et al 2006; Semlitsch et al., 2014). La acidez condiciona las áreas de desove para muchos anfibios, por lo que evitan cuerpos de agua con niveles de pH bajos (Portnoy, 1990), ya que la acidez afecta la sobrevivencia de los huevos, el crecimiento de las larvas y producir anomalías durante el desarrollo, siendo letales los niveles de 4 a 4.5 de pH (Pierce, 1985; Freda, 1986).

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Con relación a la dieta en ambistomas, se reporta que se muchas especies son generalistas, y que el tipo de presas (*e.g.* ostrácodos, crustáceos, rotíferos) varía principalmente con relación a la estacionalidad y presas disponibles (Whiteman et al., 1994; Pérez, 2004; Chaparro-Herrera et al., 2011; Chaparro-Herrera et al., 2013; Herrejón, 2013; Tapia, 2015). Por otro lado, la introducción de especies exóticas es otro de los factores que influyen de manera negativa en la abundancia de ambistomátidos, ya que compiten por el alimento, incrementan la turbidez por la re-suspensión de sedimentos modificando el consumo y disponibilidad de presas (Zambrano et al., 2010). Las variables fisicoquímicas también pueden influir en la conducta depredadora durante el desarrollo, ya que niveles de conductividad eléctrica altos afectan de manera negativa el consumo de presas e incrementan los niveles basales de corticosterona en las larvas (Chambers, 2011).

Aunque se reportan generalidades sobre las respuestas en abundancia relacionadas a interacciones bióticas y abióticas que presentan los anfibios a diferentes escalas espacio-temporales, el determinar dicha relación con elementos estructurales particulares únicos es indicativo para generar información importante sobre procesos biológicos para generar estrategias de conservación en el hábitat de especies microendémicas (Cushman, 2015).

La salamandra *A. andersoni*, especie microendémica a la Laguna de Zacapu, Michoacán, México, y catalogada en estatus de riesgo en normas internacionales (IUCN, 2019) y nacionales (NOM-059-2010), ha sido sujeto de estudio en la caracterización de infecciones parasitarias (Álvarez-Silva et al., 2012), respuesta morfológica e inmunológica en cuatro condiciones ambientales de la laguna de Zacapu (Gómez-Rodríguez, 2013) y descripción de la dieta (Pérez, 2004; Tapia, 2015), sin embargo es poca la información

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

sobre su relación con las características que presenta su hábitat, así como su comportamiento poblacional relacionado a fluctuaciones ambientales y la heterogeneidad del hábitat. Con base en lo anterior, en el presente trabajo se determinaron los cambios en la abundancia de *A. andersoni* con relación a la dinámica estacional y complejidad del hábitat en la Laguna de Zacapu, Michoacán, México, contribuyendo al conocimiento sobre los cambios en la abundancia y su relación con la dinámica ambiental de una de especies de anfibios dependientes en su totalidad de ambientes acuáticos.

2. Materiales y métodos

2.1 Área de estudio. - La Laguna de Zacapu es un cuerpo de agua exorréico ubicado a 1,980 msnm y está localizada al norte de la ciudad homónima (ca. 75,632 habitantes; INEGI, 2015); dentro de las coordenadas geográficas 19° 49' 26" y 19° 49' 40" N, y 101° 46' 45" y 101° 47' 25" O (obtenido de QGIS v. 2.18.16) (Fig. 1). Se encuentra en el Cinturón Volcánico Transmexicano y es parte de la subprovincia neovolcánica Tarasca, la cual se encuentra en la parte baja de la cuenca del Río Lerma (Díaz-Argüero, 1997; RAMSAR, 2005). El espejo de agua presenta un área de 21,661.59 m² y un volumen aproximado de 64,476.6 m³; además de una longitud de 634.55 m (dirección E-O), un ancho de 414.4 m (dirección NW-SE), un perímetro de 2,173.68 m; y una profundidad máxima de 16 m, con una media de 2.97 m. Los movimientos de las corrientes superficiales se dirigen principalmente hacia la región oriental, influenciada principalmente por el manantial "La Angostura", produciendo un movimiento de circulación hacia la región noreste (desembocadura). Las corrientes profundas presentan un desplazamiento hacia el este con una velocidad máxima de 13.6 cm s⁻¹ y una mínima de 0.1 cm s⁻¹. Este patrón está relacionado con las corrientes de los manantiales que la suministran y también con

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

desplazamientos hacia el este, existiendo similitudes entre las corrientes de fondo y superficiales relacionadas principalmente con la morfología y con la ausencia de estratificación térmica por lo que los movimientos hídricos de la laguna generan una tasa de renovación total de agua en aproximadamente 5.076 días (Ayala-Ramírez et al., 2007). Con el objetivo promover la agricultura, en 1886-1907 se desecó el área conocida como “Ciénega de Zacapu” mediante un canal para dirigirla al Río Angulo, lo que generó un cambio en la dinámica hídrica (Moncayo-Estrada, 1996; Fernández, 1998). Lo anterior incorporó 12,261 hectáreas de tierras fértiles, pero redujo el cuerpo de agua en un 99.83% (Guzmán-Ávila, 1985). La vegetación riparia dominante comprende especies como el sabino (*Taxodium mucronatum*) y el sauce (*Salix* sp), mientras que las macrófitas subacuáticas están representadas por especies como la cola de zorro (*Ceratophyllum demersum*), y la hierba de estanque de hoja ancha (*Potamogeton illinoensis*) y de hoja delgada (*P. pectinatus*). Dentro de las macrófitas emergentes se encuentra el tule (*Typha latifolia*), mientras que las macrofitas flotantes presentan especies como el lirio (*Eichornia crassipes*, especie no-nativa), la lentejilla (*Lemna gibba*) y planta de esponja (*Limnobium* sp.). Dentro de los principales cultivos en la zona, se encuentra maíz (*Zea mays*), lechuga (*Lactuca sativa*), haba (*Vicia faba*), cebolla (*Allium cepa*), cilantro (*Coriandrum sativum*) y espinaca (*Spinacia oleracea*), utilizadas principalmente para autoconsumo y mercado local (Moncayo-Estrada, 1996; RAMSAR, 2005; Gómez-Rodríguez, 2013). Los suelos son aluviales, de baja permeabilidad y alta humedad. El 38% de su capa superior está conformado por arcilla, 32% por limo y 30% de arena fina (Moncayo-Estrada, 1996). Actualmente, la ribera sur y sureste de la laguna presentan asentamientos urbanos (ca. del 50% del total), y se realizan diferentes actividades antrópicas como la agricultura,

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

urbanización, turístico-recreativas e industriales (Moncayo-Estrada, 1996; Díaz-Argüero, 1997; RAMSAR, 2005; Gómez-Rodríguez, 2013).

2.2 Selección de sitios de muestreo y monitoreo. - Con base en la revisión de literatura relacionada a la presencia de *A. andersoni* (e.g. Moncayo-Estrada, 1996; Gómez-Rodríguez, 2013; Tapia-Alcantar, 2015), así como bases datos ambientales (e.g. heterogeneidad espacial del cuerpo de agua) y factibilidad de acceso (e.g. pescadores, zonas restringidas, etc.), se seleccionaron nueve sitios de muestreo distribuidos en todo el cuerpo de agua y de acuerdo a los patrones de circulación de las corrientes superficiales y profundas se categorizaron en tres zonas (Este, Centro y Oeste; ver Ayala-Ramírez et al., 2007); Zona Este: sitios 1, 2 y 3; Zona Centro: sitios 4, 8 y 9; Zona oeste: sitios 5, 6 y 7 (Fig.1).

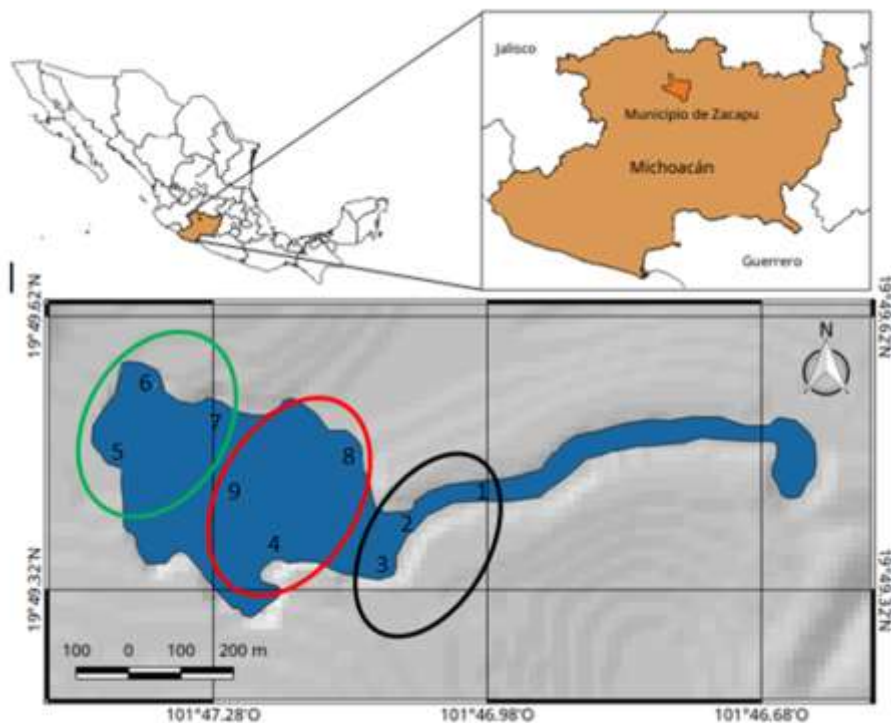


Figura 1. Ubicación geográfica de la laguna de Zacapu, obtenido de QGIS v. 2.18.16. Los números muestran los sitios de muestreo. Así como la zonificación de los sitios de acuerdo al movimiento de las corrientes superficiales y profundas; (Zona este = línea negra, zona centro = línea roja, zona oeste = línea verde).

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

En cada uno de los sitios seleccionados se registró mensualmente de mayo 2017 a diciembre 2018: la conductividad específica (CE $\mu\text{S}/\text{cm}$); la temperatura ($T^{\circ}\text{C}$); el oxígeno disuelto (O_2 mg/l); los sólidos disueltos totales (SDT mg/l); y el potencial hidrógeno (pH). Cada una de estas variables se tomó en superficie (0.1-0.9 m) y profundidad (1.0-9.0 m) utilizando una sonda multiparamétrica (YSI EXO2; YSI Inc., Yellow Springs, OH, U.S.A.). La profundidad máxima (PM) en cada sitio se midió utilizando una cuerda graduada (cm); y se colocaron dispositivos para monitorear la temperatura (HOBO Pendant® Temperature/Light 64K Data Logger) y determinar variaciones. Se determinó la heterogeneidad espacial de cada sitio con base a la presencia-ausencia de los siguientes atributos: tipo de sustrato (azolve y rocoso), donde se utilizó una draga EKMAN-BIRGE HYDRO BIOS de 7 kg, (5 muestras por sitio) y mediante el uso de cuadrantes (1 m^2), se determinó el tipo de vegetación (riparia, emergente y subacuática), especies vegetales dominantes y presencia de refugios (raíces de árbol), considerando áreas de 50 m x 50 m, y alternados cada 1 m., donde dicho cuadrante se ubicó de forma paralela a la línea de pesca y cruzando verticalmente por el centro, fotografiando cada sitio (10 fotos por sitio) para determinar el nivel de heterogeneidad de cada zona. Posteriormente, el índice de complejidad estructural del hábitat (S) se estandarizó basado en Winemiller et al (2008), con la siguiente fórmula:

$$S = \frac{\sum x_i}{N}$$

Donde, S indica la complejidad estructural del hábitat, x_i representa cada uno de los atributos estructurales del hábitat en cada zona de muestreo (3 sitios de muestreo por zona)

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

y N representa el número total de atributos combinados; donde los valores cercanos a 0 indican menor complejidad y cercanos a 1 mayor complejidad.

2.3 Monitoreo de la abundancia de A. andersoni. -Se realizaron colectas con ayuda de los pescadores locales, durante la época de lluvias (mayo-octubre) y secas (noviembre-abril). Los individuos de *A. andersoni* se capturaron con redes tipo agalleras de 1.5 m de ancho y 50 m de largo, con una luz de malla de 5.08 cm. Las redes se dejaron *in situ* de 2 a 5 metros de la orilla durante 12 horas (19:00 – 7:00 horas). Una vez colectados los organismos, se tomaron variables morfométricas de cada uno: longitud hocico cloaca (LHC), longitud de cola (LC) y longitud total (LT), utilizando un vernier tipo ictiómetro graduado en milímetros. El estadio de desarrollo de los individuos se clasificó con base en las tallas siguiendo a Zambrano et al. (2014): larva = $LT < 3.35$ cm; juvenil = $LT \geq 3.35 < 24.3$ cm; adulto ≥ 24.3 cm. La identificación de sexos se realizó de acuerdo a Krebs y Brandon (1984), utilizando el abultamiento de la región cloacal (Fig. 2) y se cuantificaron ectoparásitos (*e.g. Argulus* sp. y *Lernaea* sp.), utilizando una lupa de mano explorando la parte dorsal, lateral, ventral, branquias y cavidades de cada individuo.



Figura 2. Estadío de desarrollo y determinación del sexo mediante el desarrollo gonadal, mostrando; A = juvenil sin desarrollo gonadal, B = hembra mostrando desarrollo gonadal y C = macho con un abultamiento gonadal mayor al de las hembras.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

2.4 Análisis estadísticos.- Se realizaron análisis de componentes principales (PCA) por temporada, utilizando las variables fisicoquímicas de cada zona. Las variables redundantes fueron discriminadas con base en análisis de correlación múltiple; dejando en el análisis las variables con mayor poder explicativo desde una perspectiva biológica. Para evaluar diferencias significativas en los individuos de *A. andersoni* con relación a las tallas por sexo y abundancias por temporada, así como diferencias en las variables fisicoquímicas de cada zona por temporada se realizaron análisis de varianza (ANOVA), así como pruebas de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk's) y homocedasticidad (prueba Bartlett) tomando como nivel de significancia $p < 0.05$. Además, en el caso de las variables fisicoquímicas, se realizó una prueba de Tukkey-Kramer (Honestly significant difference; HSD) entre cada zona. Finalmente, se realizó además un análisis de regresión polinomial para determinar la relación entre la heterogeneidad espacial con la abundancia de *A. andersoni*. Los análisis fueron realizados utilizando como herramienta el programa R y las librerías Vegan y MASS.

3. Resultados

3.1 Variables fisicoquímicas.- Las variables fisicoquímicas, mostraron variaciones por zona y por temporada. La media (\pm Desviación Estándar; SD) de la zona oeste presentó los valores más altos en T°, CE, SDT, durante lluvias y secas, siendo el O₂ y pH los valores más altos en esta zona sólo durante lluvias, ya que la zona centro presentó los valores más altos en O₂ y pH durante la temporada de secas (Tabla 1).

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Tabla 1. Promedio y desviación estándar de las variables fisicoquímicas de las tres zonas (este, centro y oeste) por temporada (lluvias y secas). PM= profundidad máxima; T° = temperatura; CE= conductividad específica; SDT= solidos disueltos totales; O₂ = oxígeno disuelto y pH= potencial hidrógeno.

Zona/variable	Temporada	Zona este $\bar{X} \pm DS$	Zona centro $\bar{X} \pm DS$	Zona oeste $\bar{X} \pm DS$
PM(m)	Lluvias	3.37± 1.93	2.85±1.39	2.94±2.44
	Secas	3.35±2.05	2.66±1.18	2.91±2.31
T(°C)	Lluvias	18.44±1.61	18.76±1.72	19.33±2.14
	Secas	18.39±2.43	18.33±2.28	18.82±2.32
CE(μS/cm)	Lluvias	188.92±41.73	188.56±42.62	193.12±41.07
	Secas	164.16±0.58	165.47±1.83	167.80±4.92
SDT(mg/l)	Lluvias	122.75±27.15	122.44±27.53	125.56±26.75
	Secas	106.74±0.44	107.29±0.85	108.78±3.32
O ₂ (mg/l)	Lluvias	12.40±6.14	11.90±6.6	12.68±4.29
	Secas	16.18±1.84	17.14±2.11	15.65±3.09
pH	Lluvias	8.90±0.86	9.05±0.73	9.24±0.53
	Secas	9.57±0.17	9.69±0.16	9.41±0.3

3.2 *Caracterización de las zonas este, centro y oeste.* -En el análisis de componentes principales (PCA) con una variación explicada del 92% en el segundo componente: el O₂ presentó el valor más alto en el ordenamiento durante la temporada de lluvias. En la temporada de secas se obtuvo una variación explicada acumulada del 98% en el segundo componente; la T° y O₂ fueron las variables con mayor valor explicativo en el PC1 y PC2 respectivamente (Fig. 3; Tabla 2). Por otro lado, en la prueba de normalidad (Shapiro) para las variables fisicoquímicas, en ambas se obtuvo una diferencia significativa con relación al modelo entre zonas y por temporadas ($p < 0.05$), por lo que se realizó un análisis de varianza no paramétrico de las variables fisicoquímicas. La prueba de Bartlett

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

(Bartlett) no mostró diferencias significativas solo para la PM ($k=0.10$, $p=0.74$) para ambas temporadas, mientras que las demás variables mostraron diferencias significativas ($p<0.05$). Aunque el ANOVA no paramétrico mostró diferencias significativas en la mayoría de las variables durante la temporada de secas (CE, SDT, O^2 y pH), durante lluvias solamente las variables T° y pH mostraron diferencias. Las comparaciones pareadas no mostrando diferencias significativas entre las zonas este y centro en ambas temporadas (Tabla 3). De acuerdo al índice de heterogeneidad basado en Winemiller (2008), la heterogeneidad entre las zonas de nuestro muestreo muestran que, la zona con mayor heterogeneidad fue la zona oeste (13 atributos presentes), seguida por la zona este (10 atributos presentes) y la zona centro (8 atributos presentes) (Tabla 4).

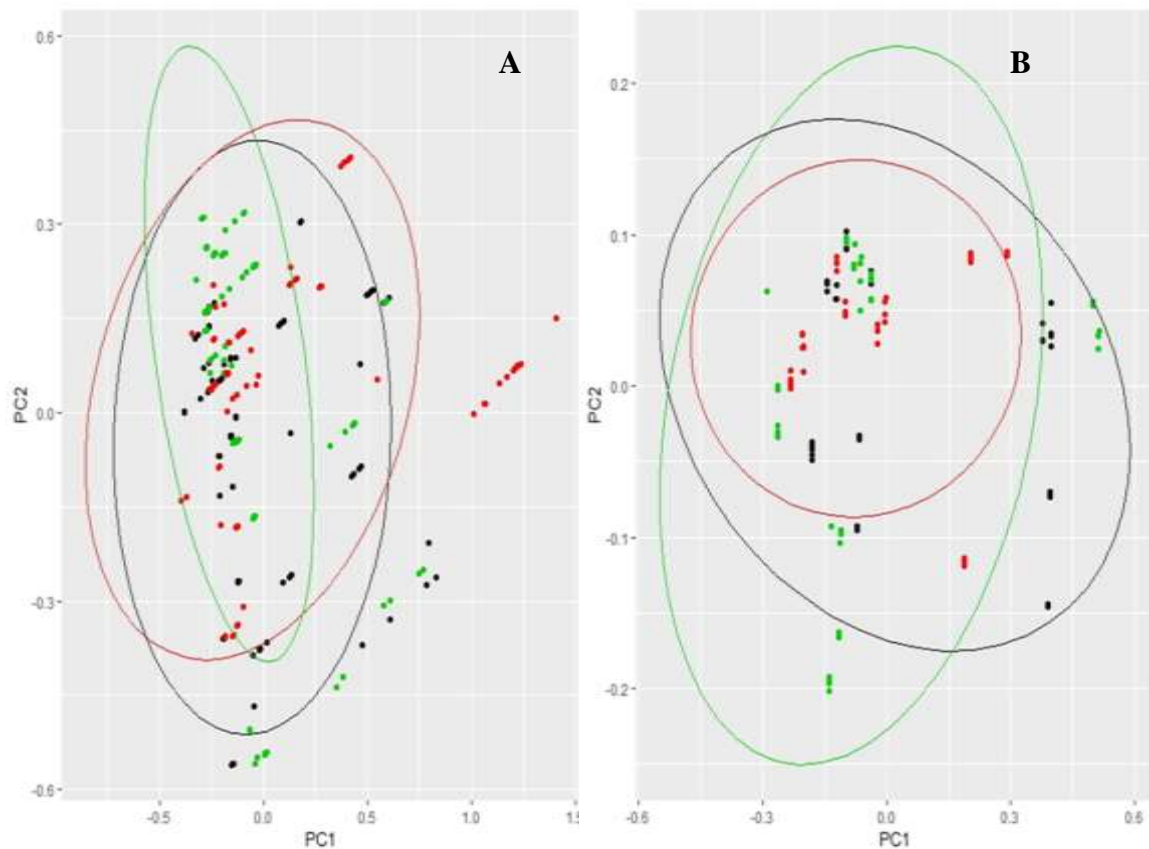


Figura 3. Análisis de componentes principales (PCA) con base en las variables fisicoquímicas durante la época de lluvias (A) y secas (B) en las tres zonas de muestreo. El círculo indica un intervalo de confianza del 95%; color rojo indica las muestras de la zona centro; negro = Zona Este; verde = Zona Oeste.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Tabla 2. Análisis de PCA con base en variables fisicoquímicas considerando las zonas de muestreo. Valores en negritas corresponde a las variables con mayor influencia en los primeros tres componentes. Los acrónimos corresponden a los utilizados en la Tabla 1.

	PC1	PC2	PC3
LLUVIAS			
PM	0.24	0.96	
T°			
CE			-0.70
SDT			-0.70
O ₂	-0.95	0.29	
pH			
Desviación estándar	0.37	0.22	0.12
Proporción de varianza	0.67	0.26	0.07
Variación explicada	0.67	0.92	0.99
SECAS			
PM	0.99		
T°		-0.52	-0.83
CE			
SDT			
O ₂		-0.84	0.50
pH			0.16
Desviación estándar	0.23	0.08	0.03
Proporción variación explicada	0.87	0.10	0.02
Variación explicada	0.87	0.98	0.99

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Tabla 3. Análisis de Varianza (ANOVA) y comparaciones pareadas (Tukey-HSD) de las variables fisicoquímicas entre zonas (Este, Centro, Oeste) y temporadas (lluvias y secas). Variable en negrillas representan diferencias significativas.

Parámetro	ANOVA					TukeyHSD (P<0.05)
	<i>Df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>F value</i>	<i>P</i>	
LLUVIAS						
T°	2	41.7	20.861	6.156	0.002	O-E
CE	2	1120	559.8	0.319	0.727	-
SDT	2	517	258.7	0.349	0.705	-
O ²	2	33	16.40	0.492	0.612	-
pH	2	4.28	2.1410	4.151	0.017	O-E
SECAS						
T°	2	6.5	3.271	0.602	0.549	-
CE	2	331.5	165.75	17.61	< 0.001	O-C O-E
STD	2	107.9	53.94	13.41	< 0.001	O-C O-E
O²	2	53.5	26.747	4.619	0.0114	O-C
pH	2	1.038	0.5189	10.6	< 0.001	O-C; O-E

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Tabla 4 Índice de heterogeneidad por sitio basado en Winemiller (2008), mostrando la media y la desviación estándar de cada zona.

Zona	Sitio	Índice de heterogeneidad	\bar{X}	SD
Este	1	S=0.55	S=0.37	13.35
	2	S=0.22		
	3	S=0.33		
	4	S=0.22		
Centro	8	S=0.44	S=0.26	0.17
	9	S=0.11		
	5	S=0.44		
Oeste	6	S=0.55	S=0.51	0.06
	7	S=0.55		

Abundancia de Ambystoma andersoni.- Se colectaron 136 individuos de *A. andersoni* durante la temporada de lluvias (mayo, junio), considerando las tres zonas (77 machos, 54 hembras y 5 juveniles) mostrando una proporción sexual de 1.42 machos:1 hembra, mientras que durante la temporada de secas (diciembre), con el mismo esfuerzo de muestreo se registraron 43 individuos (18 machos, 23 hembras y 2 juveniles) con una proporción de 1 macho:1.2 hembras. La zona oeste registró la mayor abundancia de individuos en ambas temporadas, todas las zonas mostraron la presencia de al menos un juvenil durante alguna temporada (Fig. 4). De los organismos colectados durante la temporada de lluvias ocho individuos (5.8%) presentaron marcas de lesiones no causadas por el método de colecta, todas localizadas en la cola; 53 individuos (38.9%) presentaron ectoparásitos (*Lernaea* sp. y *Argulus* sp.), siendo el crustáceo *Argulus* sp., el más abundante registrando 92 parásitos en 32 individuos de *A. andersoni* (2.81±4.88 parásito/ind). El crustáceo *Lernaea* sp., tuvo una ocurrencia de 25 parásitos en 23 individuos de *A.*

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

andersoni (1.08 ± 0.28 parásito/ind). Nueve individuos (6.6%), presentaron crecimientos anormales de tejido en cuerpo y cola; no se obtuvieron crecimientos algodonosos o lesiones relacionadas a hongos, virus o bacterias. Los datos morfométricos de machos y hembras en *A. andersoni* mostraron normalidad en ambas temporadas, tanto para la prueba de Shapiro ($p < 0.05$), así como la prueba de homocedasticidad de Bartlett ($p < 0.05$). El análisis de varianza no mostró diferencias significativas en LHC ($f=0.28$, $p=0.59$), Machos: 115.29 ± 8.82 mm ($N=77$) vs Hembras: 119.50 ± 11.76 mm ($N=54$), ni en LT ($f=0.72$, $p=0.87$), Machos: 221.68 ± 20.51 mm ($N=77$) vs. Hembras: 215.05 ± 22.40 mm ($N=54$), sin embargo, se observa una ligera tendencia a presentar un tamaño mayor de LHC en las hembras y una LT mayor en los machos. Durante la manipulación de los individuos colectados para la toma de medidas, se registró la liberación de huevos en nueve hembras

La segunda colecta durante la temporada de secas registró 6 individuos (7.1%) con presencia de lesiones no causadas por el método de colecta, todas ellas ubicadas en la cola. 32 ejemplares (74.41%) presentaron ectoparásitos (*Lernaea* sp. y *Argulus* sp.), siendo la especie *Argulus* sp., la más abundante, registrando 126 ejemplares de *Argulus* sp., parasitando a 20 individuos de *A. andersoni* (6.3 ± 5.03 parásito/ind); *Lernaea* presentó 106 individuos parasitando a 27 individuos de *A. andersoni* (3.9 ± 3.09 parásito/ind). No se registraron malformaciones ni crecimientos algodonosos evidentes relacionados al crecimiento de hongos o bacterias en la piel. El análisis de varianza no mostró diferencias significativas entre machos y hembras en LHC ($f=1.02$, $p=0.32$), Machos: 119.22 ± 7.83 mm ($N=18$) vs Hembras: 118.60 ± 6.4 mm ($N=23$), ni en LT ($f=0.13$, $p=0.71$), Machos: 226.3 ± 12.8 mm ($N=18$) vs Hembras: 215.52 ± 11.7 mm ($N=23$), sin embargo, se observa una ligera tendencia a presentar un tamaño mayor de LT en los machos. Durante la manipulación de

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

los individuos colectados para la toma de medidas, se registró la liberación de huevos en tres hembras

Los datos de temperatura registrados por los dispositivos (HOBO Pendant® Temperature/Light 64K Data Logger) colocados en las redes de colecta no mostraron normalidad en la prueba de Shapiro ($w=0.84$, $p=0.008$), ni homocedasticidad en la prueba de Bartlett ($k=4.96$, $p=0.02$), mientras que el análisis de varianza no mostró diferencias significativas en las zonas por temporada; Zona este ($f=5.6$, $p=0.25$), Zona centro ($f=0.33$, $p=0.67$), Zona oeste ($f=1.74$, $p=0.41$), sin embargo, se muestra un promedio menor en la temperatura de la segunda colecta en temporada de secas. El análisis de varianza entre la abundancia de los individuos registrados (machos, hembras, juveniles) y la temporada, mostraron diferencias significativas en los machos en ambas temporadas; ($f=6.63$, $p=0.02$) y en las hembras ($f=4.85$, $p=0.04$), mientras que los juveniles no mostraron diferencias significativas; ($f=0.50$, $p=0.48$) (Tabla 5). Se observó una mayor abundancia de *A. andersoni* durante la temporada de lluvias (Fig. 4), así como una relación positiva entre la heterogeneidad espacial y la abundancia, siendo la zona oeste la que presentó el mayor número de atributos y la mayor abundancia de individuos de *A. andersoni* en ambas temporadas (Fig. 5).

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

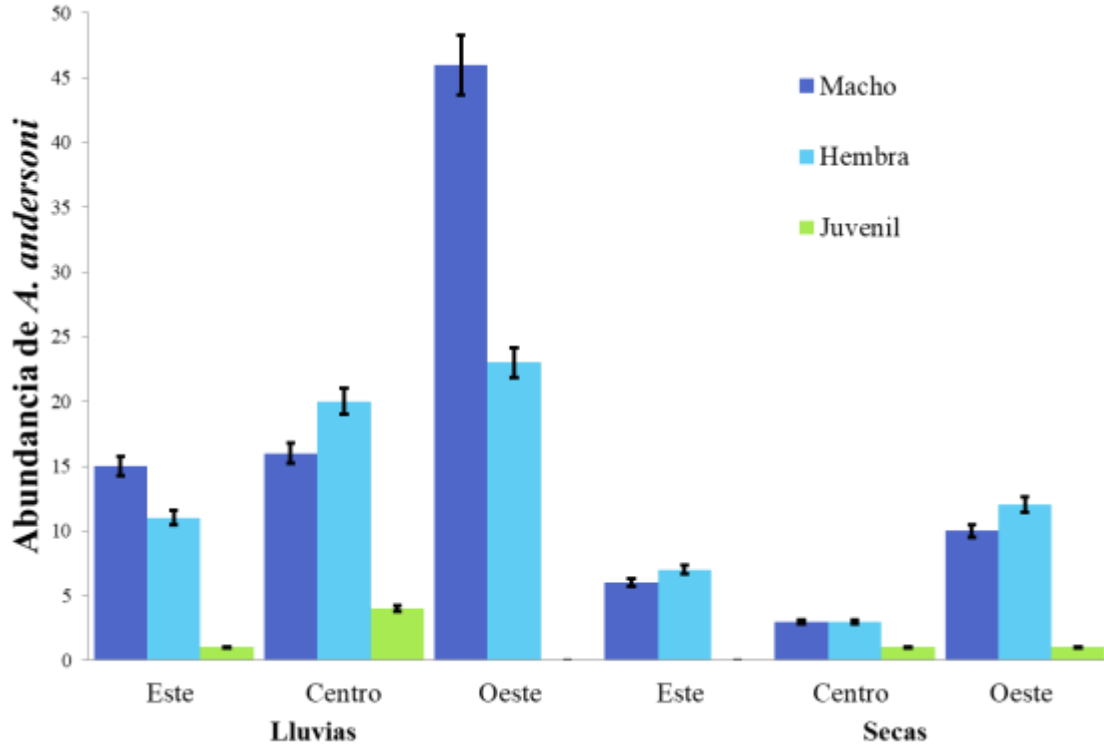


Figura 4. Abundancia de *A. andersoni* por zona en ambas temporadas (lluvias y secas), así como los estadios de desarrollo y el sexo de los individuos registrados, mostrando el porcentaje de la barra de error en cada columna.

Tabla 5. Análisis de Varianza (ANOVA) para la abundancia de los individuos registrados (machos, hembras, juveniles) por temporada (lluvias y secas). Valores en negrillas representan diferencias significativas.

ANOVA					
Parámetro	<i>Df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>F value</i>	<i>Pr(>F)</i>
Machos	1	193.4	193.39	6.63	0.02
Hembras	1	53.39	53.39	4.85	0.04
Juveniles	1	0.50	0.50	0.50	0.49

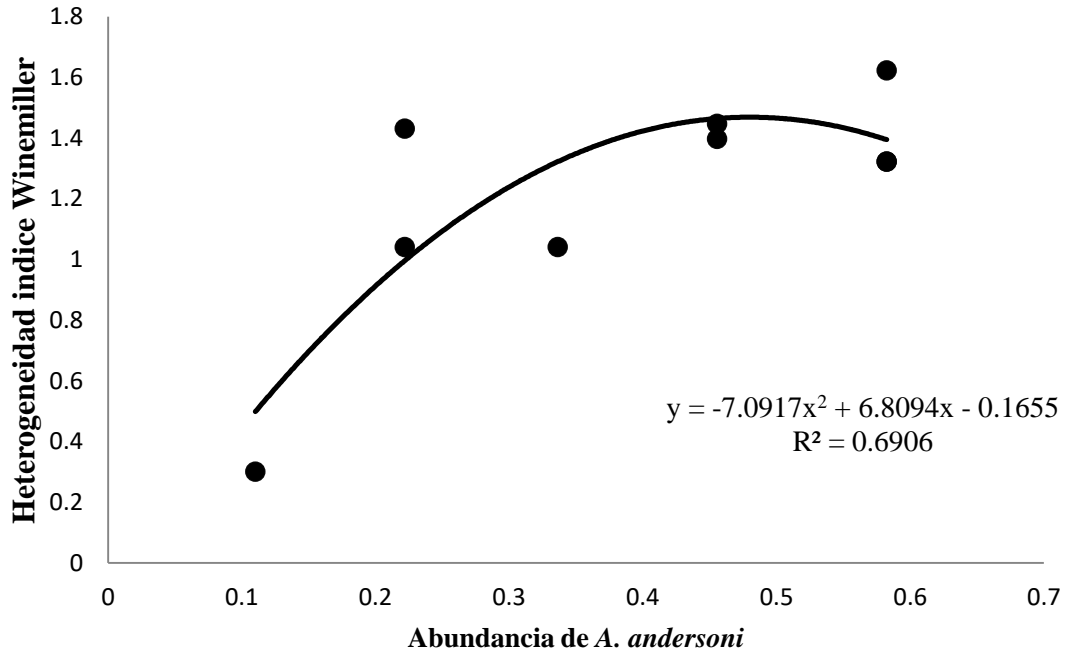


Figura 5. Relación entre la heterogeneidad del hábitat con la abundancia de *A. andersoni*, donde se muestra una relación positiva entre la abundancia con las zonas más heterogéneas.

4. Discusión

El principal factor que influye en la distribución, presencia y abundancia de especies es la relación de los factores ambientales con la historia de vida de las especies (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010; Acevedo et al., 2011; Díaz et al., 2012; Domitrovic et al., 2013; Torruco-González et al., 2017). Particularmente, para los ambistomátidos la estacionalidad, morfología, tipo y características fisicoquímicas del cuerpo de agua, son factores altamente relacionados con la presencia y abundancia de individuos y especies de este grupo de salamandras (Shaffer, 1989; Escalera-Vázquez et al., 2018; Hernández-Guzmán et al., 2019). El comportamiento físico, químico y biológico de un lago está influenciado por las características que presenta como su forma tamaño y profundidad por

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

lo que, fenómenos como la circulación de nutrientes, estratificación térmica, productividad y eutrofización responden a procesos hidrológicos estacionales, modificando temporalmente factores fisicoquímicas como el pH, temperatura, oxígeno disuelto, nitritos, nitratos y conductividad, los cuales influyen en abundancia de los individuos de *Ambystoma* (Freda, 1986; Kiesecker, 1996; Contreras et al., 2009; Lemos-Espinal et al., 2016, 2017; Soto-Rojas et al., 2017; Kirk et al., 2019).

Nuestros resultados sugieren que, de manera general, la Laguna de Zacapu presenta poca variación limnológica por zona y por temporada con base en las variables fisicoquímicas consideradas en el presente estudio, lo que sugiere que en términos ambientales, toda la Laguna se mantiene estable a lo largo del tiempo. Aun cuando obtuvimos diferencias significativas en T° y pH, estas diferencias están relacionadas a la variación dentro de las muestras de cada sitio aumentando la probabilidad de tener diferencias entre las muestras y entre sitios. Al igual que lo mencionado por Moncayo-Estrada (1996), la poca variación o estabilidad de la laguna de Zacapu se puede explicar por la dinámica de corrientes influenciadas por la presencia de manantiales que mantienen un recambio de agua constante las cuales promueven una homogenización de todo el cuerpo de agua, siendo influenciada también por su poca profundidad y sus dimensiones, mientras que la mayor variación en Sólidos Disueltos Totales (SDT) y Conductividad Específica (CE) estarían asociadas a la temporada de lluvias, que en conjunto con las corrientes y el ingreso del agua pluvial proveniente de la zona urbana principalmente en la zona oeste, ocasionan un ingreso y re-suspensión del sedimento en el cuerpo de agua (Margalef, 1983; Ayala-Ramírez et al., 2007; Roselli et al., 2009; Bhatrai et al., 2017).

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Nuestros resultados muestran diferencias en la abundancia de *A. andersoni* por temporada y por zona dentro de la laguna de Zacapu, particularmente una mayor abundancia en la zona oeste durante la temporada de lluvias. De igual forma, se presenta una diferencia en el radio sexual entre la temporada de lluvias y la temporada de secas, lo que sugiere que hay zonas específicas de reproducción dentro del cuerpo de agua, y que en época de lluvias se conglomeran los individuos para reproducirse. Esto coincide con la historia de vida de especies del norte de América (*e.g. A. jeffersonianum, A. maculatum, A. annulatum*), las cuales presentan una sincronización entre la temporada de lluvias con el inicio de la época de reproducción (Douglas, 1979; Semlistch, 2014, 2016; Lemos-Espinal et al., 2017; Homan et al., 2018; Kirk et al., 2019). Cabe mencionar que las especies antes mencionadas, requieren de la metamorfosis para completar su ciclo de vida, por lo que la sincronía con procesos reproductivos está altamente relacionada con la presencia de cuerpos de agua ya sea perenes o temporales. Por otro lado, la especie considerada en el presente estudio, es neoténica y no abandona el agua para completar su ciclo de vida, por lo que con base en los resultados y su similitud con ciclos reproductivos de otras especies, se sugiere que se requieren de cambios ambientales muy sutiles (*e.g.* cambios en la temperatura por la influencia de lluvias) asociados a la abundancia de presas, ya que en la laguna de Zacapu, éstos coinciden con la época reproductiva de invertebrados acuáticos como chironomidos, cladóceros y daphnias (Sexton et al., 1990; Moncayo-Estrada, 1996; Tapia, 2015).

Con base en nuestros resultados, se obtuvo una diferencia significativa en la temperatura entre zonas en la época de lluvias, y se obtuvo una mayor abundancia de machos en todos los sitios, lo que corrobora el estudio de Sexton et al (1990), en el cual se

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

sugiere que los machos son los primeros en migrar a sitios de reproducción en respuesta a la disminución de la temperatura. Cabe resaltar que, al considerar de manera general el comportamiento limnológico de la laguna de Zacapu, ésta presenta condiciones relativamente homogéneas, y que los pequeños cambios (significativos) solamente en temperatura, pueden ser activadores de migración a sitios con mayor heterogeneidad (*e.g.* Zona Oeste). Por otro lado, la menor abundancia de *A. andersoni* en el presente trabajo, se obtuvo en la temporada de secas, por lo que nuestros resultados sugieren que puede haber una asociación con la poca precipitación, ya que en este época se reduce el movimiento de las corrientes superficiales y de fondo, evitando que los individuos se dispersen, promoviendo una probabilidad de captura menor y por ende una menor abundancia en zonas específicas (Douglas, 1979; Lemos-Espinal et al., 2016, 2017; Sexton et al., 1990).

Cabe mencionar que, nuestros resultados no mostraron datos robustos para la etapa juvenil. Esto se atribuye a la técnica de captura utilizada (red agallera), la cual aun cuando se consideró la apertura de malla para juveniles, ésta resultó poco eficiente para juveniles capturados (Escalera-Vázquez et al., 2018). Cabe resaltar que, aun cuando la Laguna presenta un alto grado de perturbación relacionada a las diferentes actividades antropogénicas (*e.g.* agricultura, extracción de agua, alta urbanización), podemos sugerir que, con base en la baja incidencia de parásitos en los individuos capturados, el nivel de estrés puede ser bajo (ver Ramírez-Hernández et al., 2019). Lo anterior sugiere que la dinámica hídrica (*e.g.* corrientes superficiales, de fondo, hidroperiodo) de este cuerpo de agua, permite un recambio constante de agua, evitando la sedimentación y permanencia de agentes infecciosos en las zonas consideradas.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Finalmente, la heterogeneidad espacial del hábitat (en términos físicos) promueve un incremento en la abundancia de diferentes especies del género *Ambystoma* (e.g. *A. maculatum*, *A. rivulare*, *A. leorae*, *A. altamirani*). Dicha heterogeneidad está altamente relacionada con la presencia de manantiales, cobertura vegetal, humedad constante en el suelo, alta diversidad de especies vegetales subacuáticas, y diversidad en sustrato (Contreras et al., 2009; Jenkins et al., 2009; Lemos-Espinal et al., 2016, 2017). Nuestros resultados muestran una relación positiva (logarítmica) entre la heterogeneidad y la abundancia de *A. andersoni*. Cabe resaltar que esta respuesta indica un gran incremento en la abundancia con umbrales de heterogeneidad intermedios. Este nivel de heterogeneidad está relacionado principalmente a la presencia de vegetación sumergida y subacuática, lo que sugiere que estos sitios pueden estar altamente relacionados a la presencia de recursos alimenticios, promoción de refugio, sitios de reproducción y ovoposición, ya que sitios estructuralmente complejos están relacionados con altas abundancias de especies del género *Ambystoma* (Shaffer, 1989; Huacuz, 2008; Montes-Calderón et al., 2011; Ruiz-Martínez et al., 2014; Escalera-Vázquez et al., 2018;).

Los resultados presentados en el presente trabajo de investigación muestran información relevante sobre la importancia de las características ambientales, (físicoquímicas y heterogeneidad física) relacionadas a la presencia y abundancia de *A. andersoni*, y generó información relevante la cual puede ser utilizada para sugerir planes de manejo y conservación *in situ*, al proporcionar información sobre zonas potenciales de conservación que promuevan el mantenimiento de especies de importancia comercial, cultural, así como procesos ecológicos necesarios para mantener la biodiversidad acuática.

5. Agradecimientos

A la Maestría en Ciencias en Ecología Integrativa del Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales; al proyecto no. 264235 otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Convocatoria I0027-2015-01. Al CONACyT por el otorgamiento de la beca no.619694; y a la unión de pescadores de la Laguna de Zacapu por su apoyo durante los trabajos de campo.

6. Literatura citada

- Acevedo, P., Real, R. y Gortázar, C. 2011. Favorabilidad ecogeográfica para el corzo: distribución y abundancia. *Pirineos.Revista de Ecología de Montaña* 166:9-27
- Álvarez-Silva, L. O., Herreras, Y., Huacuz -Elías, D. del C. y Alvarez-Ramirez, M. A. 2012. Caracterización de la infección parasitaria en *Ambystoma andersoni* en la laguna de Zacapu, Michoacán, México -resumen- *II Simposio Colombiano de Patógenos y Huéspedes en Vida Silvestre* (1-12-2014).
- Ayala-Ramírez, G. G., Ruiz -Sevilla, G. y Chacón-Torres, A. 2007. La laguna de Zacapu, Michoacán en: (*Las aguas interiores de México: conceptos y casos*) 268-284.
- Bhattraí, B.D., Kwak, S., Choi, K. y Heo, W. 2017 Assessment of long-term physicochemical water quality variations by PCA technique in Lake Hwajinpo, South Korea. *Journal of Environmental Protection*, 8:1636-1651.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 2005. *Ecology: Individuals, Populations and communities*. 4th ed. Blackwell science. 750 p.
- Chambers, D. L. 2011. Increased conductivity affects corticosterone levels and prey consumption in larval amphibians. *Journal of Herpetology*, 45(2):219-223.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

- Chaparro-Herrera, D. de J., Zambrano, L., Nandini, S. y Sarma, S. S. S. 2011. Feeding behaviour of larval *Ambystoma mexicanum*. *Amphibia-Reptilia*, 32(4): 509–517.
- Chaparro-Herrera, D. de J., Nandini, S. y Sarma, S. S. S. 2013. Effect of water quality on the feeding ecology of axolotl *Ambystoma mexicanum*. *Journal of Limnology*, 72(3): 46.
- Clipp, H. y Anderson, J. 2014. Environmental and Anthropogenic factors influencing salamanders in riparian forests: A Review. *Forests*, 5(11):2679–2702.
- Cole, E. M., Bustamante, M. R., Almeida-Reinoso, D. y Funk, W. C. 2014. Spatial and temporal variation in population dynamics of Andean frogs: Effects of forest disturbance and evidence for declines. *Global Ecology and Conservation*, 1: 60–70.
- Contreras, V., Martínez-Meyer, E., Valiente, E. y Zambrano, L. 2009. Recent decline and potential distribution in the last remnant area of the microendemic Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Biological Conservation*, 142(12):2881–2885.
- Cushman, S. A. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*, 128(2):231–240.
- Díaz-Argüero, M. 1997. Diagnóstico del estado trófico de la laguna de Zacapu, Michoacán. Tesis de Maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional.
- Díaz, V., Sosa-Ramírez, J. y Pérez-Salicrup, D. R. 2012. Distribución y abundancia de las especies arbóreas y arbustivas en la sierra fría, Aguascalientes, México. *Polibotánica* 34:99-126

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

- Domitrovic, Y.Z., Neiff, J.J. y Vallejos, S.V. 2013. Factores que regulan la distribución y abundancia del perifíton em ambientes lenticos. *In Ecología do perifíton* (A. Schwarzbald, A.L. Burliga y L.C. Torgan, eds). Rima, São Carlos, p.103-130.
- Douglas, M. E. 1979. Migration and sexual selection in *Ambystoma jeffersonianum*. *Canadian Journal of Zoology*, 57(12): 2303–2310.
- Escalera-Vázquez, L. H., Hernández-Guzmán, R., Soto-Rojas, C. y Suazo-Ortuño, I. 2018. Predicting *Ambystoma ordinarium* Habitat in Central México Using Species Distribution Models. *Herpetologica*, 74(2): 117–126.
- Fernández, G. A. y Miranda, A. V. Eds. 1998. Zacapu 450. Encuentro de un pueblo con su pasado. A 450 años de su congregación 1548-1998. H. Ayuntamiento de Zacapu. Zacapu, Mich.
- Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR). Recuperado el 7 de junio, 2018 de: http://www.conanp.gob.mx/conanp/dominios/ramsar/docs/sitios/FIR_RAM SAR/Michoacan/Laguna_de_Zacapu/Laguna%20de%20Zacapu.pdf.
- Freda, J. 1986. The influence of acidic pond water on amphibians: a review. *Water, Air and Soil Pollution* 30:439-50.
- Gómez-Rodríguez. 2013. Respuesta morfológica e inmunológica de *Ambystoma andersoni* en cuatro condiciones ambientales de la laguna de Zacapu, Michoacán. Tesis de Maestría. Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Biología. UMSNH. Morelia, Mich. 69 p.
- Guzmán Ávila J. N. 1985. La desecación de la ciénaga de Zacapu, orígenes y consecuencias. Tzintzun: *Revista de Estudios Históricos*. N°. 6, 26-37.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Herrejón-García, D. A. 2013. Dieta de la salamandra *Ambystoma amblycephalum*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich. 65 p.

Homan, R. N., Holgerson, M. A. y Biga, L. M. 2018. A Long-term Demographic Study of a Spotted Salamander (*Ambystoma maculatum*) Population in Central Ohio. *Herpetologica*, 74(2):109–116.

Huacuz-Elias, D. del C. 2008. Biología y conservación del género *Ambystoma*, en Michoacán, México. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca, Salamanca, España. 403 p.

IUCN (International Union for Conservation of Nature) Species Survival Commission Amphibian Specialist Group 2015. *Ambystoma andersoni*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2015: e.T59051A53973442. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T59051A53973442.en>. Downloaded on 05 October 2019.

Jenkins, C. L., McGarigal, K. y Timm, B. C. 2006. Orientation of movements and habitat selection in a spatially structured population of marbled salamanders (*Ambystoma opacum*). *Journal of Herpetology*, 40(2):240–248.

Johnson, P. T. J., Lunde, K. B., Thurman, E. M., Ritchie, E. G., Wray, S. N., Sutherland, D. R. y Blaustein, A. R. 2002. Parasite (*Ribeiroia ondatrae*) infection linked to amphibian malformations in the Western United States. *Ecological Monographs*, 72(2):151–168.

Juliano, S. A. 2007. POPULATION DYNAMICS. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 23(sp2): 265–275.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

- Kiesecker, J. 1996. pH-mediated predator-prey interactions between *Ambystoma Tigrinum* and *Pseudacris triseriata*. *Ecological Applications*, 6(4):1325–1331.
- Kirk, M. A., Galatowitsch, M. L. y Wissinger, S. A. 2019. Seasonal differences in climate change explain a lack of multi-decadal shifts in population characteristics of a pond breeding salamander. *PLOS ONE*, 14(9): e0222097.
- Krebs, S. L. y R. A. Brandon. 1984. A new species of salamander (Family Ambystomatidae) from Michoacán, México. *Herpetologica*. 40(3):238-245.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Woolrich-Piña, G. A. y Montoya-Ayala, R. 2015. Diet of larval *Ambystoma rivulare* (Caudata: Ambystomatidae), a threatened salamander from the Volcán Nevado de Toluca, Mexico. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 14(1): 33.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Ruíz, Á. H. y Ayala, R. M. 2016. Stream use and population characteristics of the endangered salamander, *Ambystoma altamirani*, from the Arroyo Los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 61(1):28–32.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Zamora, A. B. E., WoolrichPiña, G. y Ayala, R. M. 2017. Natural history of the critically endangered salamander *Ambystoma leorae* (Caudata: Ambystomatidae) from the Río Tonatzin, Mexico. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 16(1):3.
- Lister, B. y García, A. 1992. Seasonality, predation and, behavior of a mainland anole. *Journal of Animal Ecology*. 61:717-733.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona. 1010 p.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

- Moncayo-Estrada, R. 1996. Estructura y función de la comunidad de peces de la laguna de Zacapu, Michoacán, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur. 172 p.
- Montes-Calderón, M. A., Alvarado-Díaz, J. y Suazo-Ortuño, I. 2011. Abundancia, actividad espacial y crecimiento de *Ambystoma ordinarium* Taylor 1940 (Caudata: Ambystomatidae) en Michoacán, México. *Biológicas*, 13(1): 50–53
- NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
- Peterman, W. E. y Semlitsch, R. D. 2013. Fine-scale habitat associations of a terrestrial Salamander: The role of environmental gradients and implications for population Dynamics. *PLoS ONE*, 8(5): e62184.
- Parra-Olea, G., Zamudio, K. R., Recuero, E., Aguilar-Miguel, X., Huacuz, D. y Zambrano, L. 2011. Conservation genetics of threatened Mexican axolotls (*Ambystoma*). *Animal Conservation*, 15(1): 61–72.
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O., y Mendoza-Almeralla, C. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 460–466.
- Pérez-Rodríguez, R. 2004. Crecimiento somático de *Ambystoma andersoni* utilizando 8 dietas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich.
- Petranka, J. W. 1998. Salamanders of the United States and Canada. Smithsonian Press, Washington D.C.: 576.
- Pierce, B. A. 1985. Acid tolerance in amphibians. *BioScience*, 35(4): 239–243.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

- Peterman, W. E. y Semlitsch, R. D. 2014. Spatial variation in water loss predicts terrestrial salamander distribution and population dynamics. *Oecologia*, 176(2): 357–369.
- Portnoy, J. W. 1990. Breeding biology of the spotted salamander *Ambystoma maculatum* (Shaw) in acidic temporary ponds at Cape Cod, USA. *Biological Conservation*, 53(1): 61–75.
- Ramírez-Hernández, G., Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Escalera-Vázquez, L., Maldonado-López, Y. y Tafolla-Venegas, D. 2019. Effects of habitat disturbance on parasite infection and stress of the endangered Mexican stream salamander *Ambystoma ordinarium*, *SALAMANDRA*, 55(3):160–172.
- Roselli, L., Fabbrocini, A., Manzo, C., y D’Adamo, R. 2009. Hydrological heterogeneity, nutrient dynamics and water quality of a non-tidal lentic ecosystem (Lesina Lagoon, Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(4):539–552.
- Ruiz-Martínez, L., Alvarado-Díaz, J., Suazo-Ortuño, I. y Pérez-Munguía, R. 2014. Diet of *Ambystoma ordinarium* (Caudata: Ambystomatidae) in undisturbed and disturbed segments of a mountain stream in the trans-Mexican Volcanic Belt. *SALAMANDRA* 50(2) :63–70.
- Semlitsch, R.D., Scott, D.E., Pechmann, J.H.K. y Gibbons, J.W. 1996. Structure and dynamics of an amphibian community: evidence from a 16-year study of a natural pond. p. 217-248. *In Long-term Studies of Vertebrate Communities*, edited by M.L. Cody and J. Smallwood. Academic Press, Inc.
- Semlitsch, R. D. 2000. Principles for management of aquatic-breeding amphibians. *The Journal of Wildlife Management*, 64(3):615.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

- Semlitsch, D. R. 2002. Critical elements for biologically based recovery plans of aquatic-breeding amphibians. *Conservation Biology*. 16: 619-629.
- Semlitsch, R. D., Anderson, T. L., Osbourn, M. S. y Ousterhout, B. H. 2014. Structure and dynamics of ringed salamander (*Ambystoma annulatum*) populations in Missouri. *Herpetologica*, 70(1):14–22.
- Semlitsch, R. D. y Anderson, T. L. 2016. Structure and dynamics of spotted salamander (*Ambystoma maculatum*) populations in Missouri. *Herpetologica*, 72(2):81–89.
- Sexton, O. J., Phillips, C. y Bramble, J. E. 1990. The effects of temperature and precipitation on the breeding migration of the spotted salamander (*Ambystoma maculatum*). *Copeia*, 1990(3), 781.
- Shaffer, H. B. 1989. Natural history, ecology and evolution of the Mexican “Axolotls”. *Axolot Newsletter*, (18):5-19.
- Tapia Alcantar, R. 2015. Dieta del *Ambystoma andersoni* endémico al ANP de la Laguna de Zacapu Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich. 94 p.
- Taylor, E. B. y Scott, E. D. 1997. Effects of larval density dependence on population dynamics of *Ambystoma opacum*. *Herpetologica*. 53(1):132-145.
- Torruco, D., González-Solis, A. y Torruco-González, A. D. 2018. Diversidad y distribución de peces y su relación con variables ambientales, en el sur del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical* 66(1): 438-456
- Trenham, P. C., Bradley Shaffer, H., Koenig, W. D. y Stromberg, M. R. 2000. Life history and demographic variation in the California tiger salamander (*Ambystoma californiense*). *Copeia*. (2): 365–377.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

- Venesky, D. M. y Parris, J. M. 2009. Intraspecific variation in life history traits among two forms of *Ambystoma barbouri* larvae. *The American Midland Naturalist*, 162(1):195-199.
- Wang, I. J., Johnson, J. R., Johnson, B. B. y Shaffer, H. B. 2011. Effective population size is strongly correlated with breeding pond size in the endangered California tiger salamander, *Ambystoma californiense*. *Conservation Genetics*, 12(4): 911–920.
- Whiteman, H. H., Wissinger, S. A. y Bohonak, A. J. 1994. Seasonal movement patterns in a subalpine population of the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *Canadian Journal of Zoology*, 72(10): 1780–1787.
- Wilbur, H. M. y Collins, J. P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, 182:1305–1314.
- Winemiller, K. O., López-Fernández, H., Taphorn, D. C., Nico, L. G. y Duque, A. B. 2008. Fish assemblages of the Casiquiare river, a corridor and zoogeographical filter for dispersal between the Orinoco and Amazon basins. *Journal of Biogeography*, 35: 1551-1563.
- Zambrano, L., Cortes, H. y Merlo, Galeazzi, A., 2015. Eat and be eaten: reciprocal predation between axolotls (*Ambystoma mexicanum*) and crayfish (*Cambarellus montezumae*) as they grow in size. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 48:1, 13-23.
- Zambrano, L., Valiente, E. y Vander Zanden, M. J. 2010. Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions*, 12(9):3061–3069.

Valencia-Vargas y Escalera-Vázquez.-*Ambystoma andersoni*

Zylstra, E. R., Steidl, R. J., Swann, D. E. y Ratzlaff, K. 2015. Hydrologic variability governs population dynamics of a vulnerable amphibian in an arid environment. *PLOS ONE*, 10(6): e0125670.