



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA

“Selección del Hábitat por el Ajolote Arroyero de Montaña (*Ambystoma altamirani*) y la Ranita Plegada (*Dryophytes plicatus*), en La Sierra de las Cruces, estado de México.”

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
B I O L O G O  
P R E S E N T A

**Renato Sánchez-Sánchez**

DIRECTOR DE TESIS

DR. JULIO A. LEMOS ESPINAL



LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO, ABRIL 2023



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

### **Dedicatoria**

Esta tesis está dedicada a mis padres Héctor y Verónica quienes siempre han estado para mí en cada momento y nunca dejaron de animarme con sus palabras de amor y paciencia; gracias a su esfuerzo estoy cumpliendo un logro más, gracias por inculcarme los valores y virtudes que siempre les he admirado y por enseñarme a nunca bajar los brazos ante cualquier tipo de obstáculo. Ustedes han sido para mí un ejemplo de esfuerzo, valentía y amor y son lo más preciado que tengo en esta vida; los amo, los llevo en mi corazón y estoy agradecido con la vida por haberme dado unos padres como ustedes. Mamá y papá esto es gracias a ustedes, por ustedes y para ustedes.....mil gracias por todo.

## **Agradecimientos**

Le doy gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM porque esta investigación fue realizada gracias a su apoyo a través del proyecto IN202021: **Ecología de la utilización de arroyos por el Ajolote Arroyero de Montaña (*Ambystoma altamirani*) y la Ranita Plegada (*Dryophytes plicatus*) en Sierra de las Cruces, estado de México.**

Al Doctor Julio Alberto Lemos Espinal por todo lo que me enseñó y todo lo que me hizo ver en mí, gracias por su motivación y por tener tanta confianza en mí desde el principio; lo admiro mucho y lo respeto de la misma manera.

Le doy gracias a Dios y a la fuerza de vida denominada como “destino” porque de alguna manera las situaciones en mi vida se acomodaron para poder vivir este momento, gracias a esto tuve la oportunidad de estudiar en una universidad donde no solo me forme como profesionalista, sino que me forme como persona, hijo, hermano y amigo. Les doy las gracias a mis padres porque sin su apoyo no hubiera sido capaz de afrontar muchos retos de mi vida; porque sin importar como iban las cosas ellos siempre estuvieron para mí en todo momento y aunque nunca fui el hijo ejemplar en muchos aspectos, espero estén orgullosos de mí y de lo que he sido capaz de lograr. Mamá y Papá; esto es por ustedes y es gracias a ustedes, los amo con todo mi ser. Les doy las gracias a los amigos que coincidieron conmigo en este viaje de 4 años de carrera y también a los que siguen presentes en mi vida al día de hoy como ustedes, Jair y Giovani; gracias por las risas, las salidas, las retas de baloncesto, las charlas y por haberme aceptado como su amigo; el trío calavera sigue y seguirá por muchos años más.

Agradezco a las personas que me apoyaron de alguna manera significativa en este proceso y que me hicieron disfrutarlo al máximo.

A mis hermanos, Iván y Dana quienes amo con todo mi ser; gracias por su apoyo y afecto en toda mi vida. A Olga mi compañera de aventuras y de proyecto, te agradezco los consejos, las comidas, las risas, la responsabilidad de nuestros trabajos y el apoyo en cada salida de campo; porque estoy seguro que este proceso no hubiera sido lo mismo sin ti. A Noé por los buenos momentos y por creer en mí de una manera muy única. A Pizaña por tu apoyo y por entenderme tantas veces en este proceso. A Barona, Danz y Maf por siempre sacarme una sonrisa y por su amistad, los quiero mucho. A Re por su cariño, comprensión, paciencia y compañía en cada momento difícil. A Joel por sus consejos y amistad. A Citla por entenderme y estar para mí. A mi abuelo que se adelantó en el camino de la vida pero sé que siempre me estuvo viendo y cuidando de mí. Y por supuesto a mi compañero más leal mi mascota Lungo; eres el perro más consentido que he tenido y te agradezco por iluminar mi vida y las de todos en nuestro hogar, eres la representación de la felicidad en un cuerpo muy pequeño y estás lleno de puro amor. A todos ustedes, y a los que me faltó mencionar (que son muchos), les digo ¡muchas gracias!



Trabajando en la zona de estudio con mi compañera Olga Daniela Méndez Méndez con quien realicé las salidas a campo para llevar a cabo los procesos experimentales de nuestros respectivos proyectos de investigación. El trabajo que se llevó a cabo en esta zona tuvo una duración de un año donde las salidas se dividieron en tres cada mes dependiendo de la disponibilidad y las circunstancias sanitarias relacionadas con nuestra institución.

# Índice

<b>Resumen.....</b>	<b>5</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>5</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>6</b>
<b>Antecedentes .....</b>	<b>7</b>
<b>Objetivos .....</b>	<b>8</b>
<b>Hipótesis.....</b>	<b>8</b>
<b>Método.....</b>	<b>8</b>
<b>Descripción del Área de Estudio .....</b>	<b>8</b>
<b>Trabajo de campo .....</b>	<b>10</b>
<b>Selección de hábitat por <i>A. altamirani</i> .....</b>	<b>10</b>
<b>Selección de temperatura <i>A. altamirani</i>.....</b>	<b>11</b>
<b>Selección de hábitat por <i>D. plicatus</i> .....</b>	<b>11</b>
<b>Resultados .....</b>	<b>12</b>
<b>Selección de hábitat <i>A. altamirani</i>.....</b>	<b>12</b>
<b>Selección de temperatura <i>A. altamirani</i>.....</b>	<b>15</b>
<b>Selección de hábitat Dryophytes plicatus.....</b>	<b>17</b>
<b>Discusión y conclusiones .....</b>	<b>19</b>
<b>Selección del hábitat <i>A. altamirani</i>.....</b>	<b>19</b>
<b>Selección de temperatura <i>A. altamirani</i>.....</b>	<b>21</b>
<b>Selección de hábitat <i>D. plicatus</i>.....</b>	<b>23</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>24</b>

**Resumen.** La degradación de arroyos debida a actividades humanas, incluidos los aspectos relacionados con sustratos, es perjudicial para las poblaciones de especies de ambystomátidos mexicanos. Por lo que es importante comprender mejor sus microhábitats y el uso del hábitat en los arroyos y lagos en los que habitan. Esta tesis presenta resultados de experimentos diseñados para determinar las preferencias de la salamandra *Ambystoma altamirani* por el tipo y el color del sustrato, preferencias de microhábitats con o sin vegetación y preferencias de temperatura sobre un gradiente térmico. Individuos de *A. altamirani* seleccionaron sustratos de lodo y piedra sobre sustratos de grava y arena. En estos experimentos, *A. altamirani* eligió sustratos grises más que sustratos de otros colores, aunque esto sólo se aproximó a tener un valor estadísticamente significativo. *Ambystoma altamirani* eligió el lado sin vegetación de los acuarios experimentales más que el lado con vegetación. La temperatura media final seleccionada de *A. altamirani* fue de 26.3°C, con los machos seleccionando la temperatura más baja y las hembras la más alta, pero esta no difirió entre las estaciones húmeda y seca. La temperatura media del agua en las observaciones de campo (14.9 °C) fue inferior a la temperatura seleccionada en el gradiente térmico. Al igual que con la temperatura seleccionada, los machos se encontraron a temperaturas del agua de campo más bajas que las hembras y los juveniles, y las temperaturas del agua observadas en campo no difirieron entre las estaciones húmeda y seca. Para las variables color y tipo de sustrato y microhábitats con y sin vegetación, las preferencias no difirieron entre machos adultos, hembras adultas y juveniles, ni entre estación húmeda y seca. También parece que algunos individuos de la población no expresaron una preferencia significativa por un color o tipo de sustrato en particular ni por vegetación, con un porcentaje que no mostró una preferencia clara que va del 19.3% (vegetación) a 38.5% (color y tipo de sustrato). Además, se desarrollaron experimentos similares de selección de microhábitat por renacuajos de *Dryophytes plicatus*. Estos renacuajos tuvieron una fuerte preferencia por sustratos lodosos sobre los sustratos de arena, grava y roca. Prefirieron sustratos más oscuros sobre sustratos más claros y usaron el lado sin vegetación de un acuario más que el lado con vegetación. Estos resultados sugieren que los renacuajos de *D. plicatus* tienen preferencias innatas por algunas características de su entorno (por ejemplo, lodo y sustratos más oscuros), pero no tienen preferencias innatas por otras características (por ejemplo, vegetación).

**Palabras clave:** *Ambystoma altamirani*, *Dryophytes plicatus*, Selección de Hábitat, Sierra de las Cruces, México

**Abstract.** Stream degradation due to human activities, including substrate-related aspects, is detrimental to populations of Mexican ambystomatid species. So, it is important to better understand their microhabitats and habitat use in the streams and lakes in which they inhabit. This thesis presents results of experiments designed to determine the preferences of the salamander *Ambystoma altamirani* for the type and color of the substrate, preferences for microhabitats with or without vegetation, and temperature preferences over a thermal gradient. Individuals of *A. altamirani* selected mud and stone substrates over gravel and sand substrates. In these experiments, *A. altamirani* chose gray substrates over other colored substrates, although this only came close to being statistically significant. *Ambystoma altamirani* chose the non-vegetated side of the experimental aquaria over the vegetated side. The selected final mean temperature of *A. altamirani* was 26.3°C, with males selecting the

lowest temperature and females the highest, but this did not differ between wet and dry seasons. The average temperature of the water in the field observations (14.9 °C) was lower than the selected temperature in the thermal gradient. As with selected temperature, males in their natural environment were found at lower water temperatures than females and juveniles, and observed field water temperatures did not differ between wet and dry seasons. For the variables color and type of substrate and microhabitats with and without vegetation, preferences did not differ between adult males, adult females, and juveniles, nor between wet and dry seasons. It also seems that some individuals in the population did not express a significant preference for a particular color or type of substrate or for vegetation, with a percentage that did not show a clear preference ranging from 19.3% (vegetation) to 38.5% (color and type of substrate). In addition, similar microhabitat selection experiments for *Dryophytes plicatus* tadpoles were carried out. These tadpoles had a strong preference for muddy substrata over sand, gravel, and rock substrata. They preferred darker substrates over lighter substrates and used the non-vegetated side of an aquarium more than the vegetated side. These results suggest that *D. plicatus* tadpoles have innate preferences for some features of their environment (eg, mud and darker substrates), but do not have innate preferences for other features (eg, vegetation).

**Key words:** *Ambystoma altamirani*, *Dryophytes plicatus*, Habitat Selection, Sierra de las Cruces, Mexico

### **Introducción**

El entendimiento de la ecología de especies de anfibios mexicanos frecuentemente se ve limitado por la falta de estudios básicos de historia natural (Delia et al., 2013; Caviedes-Solis et al., 2015; Lemos-Espinal et al., 2016b). Específicamente para especies de anfibios mexicanos hay pocos estudios sobre su ecología e historia natural. Sin embargo, recientemente el interés en ambystomátidos e hylidos mexicanos que habitan arroyos en las serranías que rodean el Valle de México ha despertado un gran interés: (*Ambystoma altamirani*: Lemos-Espinal et al., 2015a, 2016b; Heredia-Bobadilla et al., 2017; Woolrich-Piña et al., 2017; Estrella-Zamora et al., 2018; Villarreal-Hernández et al. 2019, 2020a,b; Villanueva-Camacho et al., 2020; Guerrero de la Paz et al., 2020; *A. rivulare*: Bille, 2009; Legorreta-Balbuena et al., 2014; Barriga-Vallejo et al., 2015; Lemos-Espinal et al., 2015b; Heredia-Bobadilla et al., 2016; *A. leorae*: Sunny et al., 2014a,b; Monroy-Vilchis et al., 2015; Lemos-Espinal et al., 2017; *Dryophytes plicatus*: Lemos-Espinal et al., 2016a). Sin embargo, el conocimiento de aspectos de la ecología en la utilización de arroyos e historia natural de estas especies aún es pobre. Específicamente, las poblaciones de anfibios que habitan la Sierra de las Cruces del estado de México son de gran interés debido a la preocupación que representa la expansión de la zona metropolitana de la Ciudad de México la cual representa



una amenaza potencial para estas poblaciones, especialmente dada la reciente degradación de los bosques de esta zona metropolitana (García-Romero, 2001).

Uno de los aspectos más importantes en la ecología e historia natural de las especies es la selección del hábitat, específicamente en el caso de los anfibios habitantes de arroyos, que tipos de sustrato (arena, lodo, grava, roca, una combinación de estos, etc.), color de sustrato, vegetación, etc., seleccionan en el medio natural, dependiendo de las diferentes estaciones el año, es una pregunta que debe ser contestada para poder entender el los requerimientos de hábitat que estas especies necesitan. Especies que en muchas ocasiones están consideradas con un estatus de en peligro de extinción, y para las cuales es necesario proponer planes de manejo, para así asegurar su permanencia en su ambiente natural.

A través de esta tesis de investigación, se contribuyó a generar este tipo de conocimiento para dos importantes especies de anfibios endémicos a México, el Axolote Arroyero de Montaña (*Ambystoma altamirani*), y la Ranita Plegada (*Dryophytes plicatus*). *Ambystoma altamirani* es considerado con el estatus de en peligro de extinción, mientras que la *D. plicatus* tiene el estatus de preocupación menor de acuerdo con la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN 2022).

### **Antecedentes**

La literatura relacionada con la ecología aplicada en términos de selección de hábitat en los ambystomátidos e hylidos mexicanos es ambigua, sin embargo; a nivel internacional se resalta la importancia de dos estudios que han contribuido a la ecología aplicada a los anfibios: Bancroft et al. (2008) determinaron la búsqueda de temperaturas cálidas y la no evasión de la radiación UVB en larvas de anfibios; Izvekov et al. (2018) analizaron el patrón de comportamientos lateralizados en *A. mexicanum*. A nivel regional destacan algunos estudios con enfoque a la ecología en anfibios: Sunny (2014b) describieron los tipos de microhábitats que promueven la estructura genética de *A. leorae* micro-endémica y en peligro crítico del centro de México; Lemos-Espinal et al. (2016b) estudiaron las características del arroyo como el oxígeno disuelto, la vegetación y el sustrato para mantener en condición el manejo de las poblaciones de *Ambystoma altamirani*; Woolrich-Piña et al. (2017) puntualizaron las localidades observadas para tres especies de *Ambystoma* endémicos en peligro de extinción (*A. altamirani*, *A. leorae* y *A. rivulare*) del centro de México; Villarreal-Hernández (2019) realizaron observaciones de *Ambystoma altamirani* y *Dryophytes plicatus*

en la Sierra de las Cruces; Villarreal-Hernández (2020b) examinaron la relación entre el cuerpo y el color del sustrato para *A. altamirani* en el Arroyo los Axolotes, México; Villanueva-Camacho et al. (2020) describen la distribución y estructura de la población de *Ambystoma altamirani*.

### **Objetivos**

- 1) Determinar la variación temporal y espacial en la selección del hábitat por *A. altamirani* en el Arroyo Los Axolotes, municipio de Isidro Fabela, Sierra las Cruces, estado de México.
- 2) Determinar la variación temporal y espacial en la selección del hábitat por *D. plicatus* en el Arroyo Los Axolotes, municipio de Isidro Fabela, Sierra las Cruces, estado de México.
- 3) Comparar la selección de hábitat por *A. altamirani* en su ambiente natural con la que presenta en ambientes artificiales creados en laboratorio.
- 4) Comparar la selección de hábitat por *D. plicatus* en su ambiente natural con la que presenta en ambientes artificiales creados en laboratorio.

### **Hipótesis**

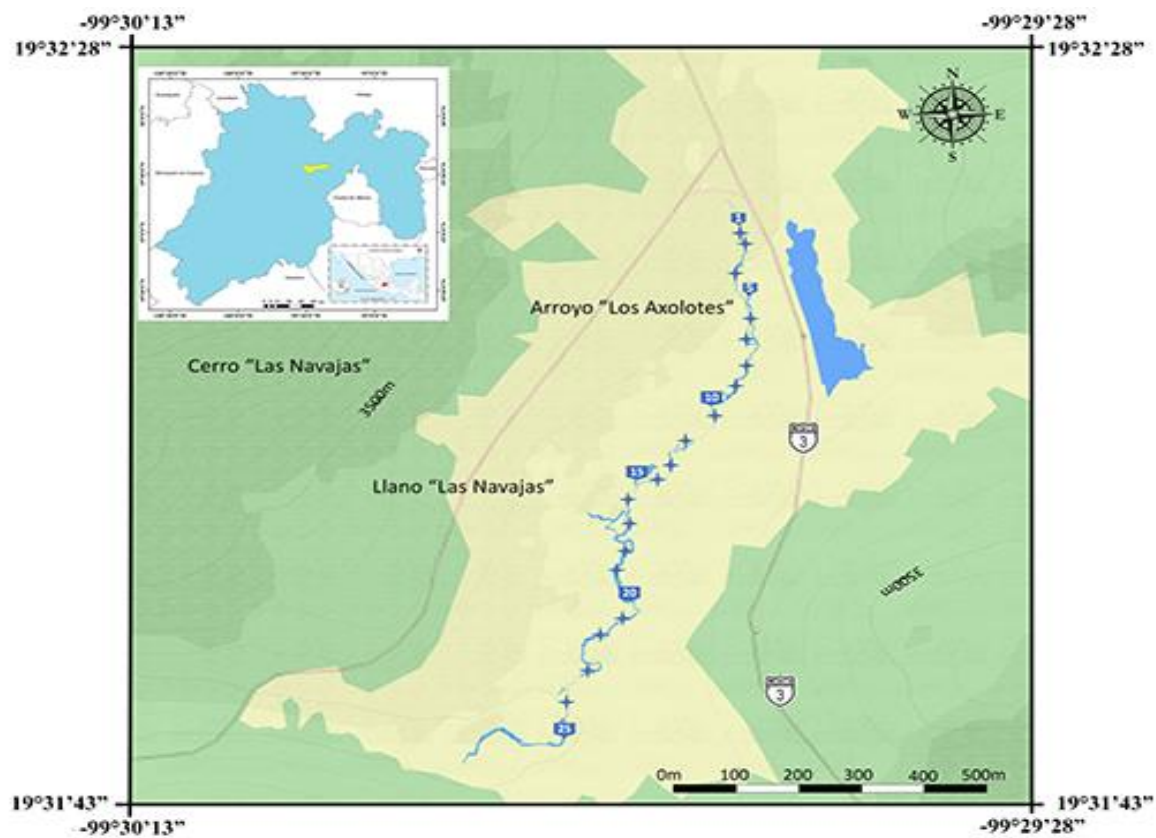
Los patrones de selección de hábitat en las poblaciones de *A. altamirani* y *D. plicatus* del Arroyo Los Axolotes, municipio de Isidro Fabela, Sierra las Cruces, estado de México, no variaran entre aquellos presentados en su ambiente natural y los obtenidos en ambientes artificiales de laboratorio.

### **Método**

#### **Descripción del Área de Estudio**

La Sierra de Las Cruces está delimitada por las coordenadas 18°59'–19°43' N y 99°00'–99°40'W, y constituye el límite occidental de la cuenca de México. Tiene una longitud de 110 km y una anchura de 47 km a 27 km en la parte norte y sur respectivamente. Su punto más alto está representado por el Cerro de las Navajas con 3,710 m de altitud. Sobre la vertiente sur del Cerro Las Navajas, se encuentra un extenso llano llamado Llano Las Navajas (19°32'19"N; 99°29'97.8"O; 3475 m de altitud; Figura 1), éste es un pastizal de montaña formado por *Festuca* spp y *Mülhenbergia* spp, rodeado de un bosque puro de *Pinus hartwegii*. Sobre la parte media este llano es atravesado por un pequeño arroyo permanente,

el cual posee varias ramificaciones, canales y zonas pantanosas, este arroyo es conocido como Arroyo Los Axolotes. El pastizal se extiende sobre los lados de este arroyo en un promedio de 300 m, aunque el lado sur es mucho más angosto (aproximadamente 100-150 m) que el lado norte (aproximadamente 350-400 m). En el llano siempre se observan algunas vacas, borregos y gente del Ejido Las Palomas. Este llano alberga poblaciones de la lagartija *Barisia imbricata* y serpientes de las especies *Thamnophis scaliger* y *Crotalus triseriatus*. El arroyo Los Axolotes está habitado por *Ambystoma altamirani* y *Dryophytes plicatus* la mayoría de los individuos de estas poblaciones se agregan en la porción del arroyo que corre a través del llano, aunque es posible observar algunos individuos en las partes del arroyo que corren en el bosque (Lemos-Espinal et al., 2016a).



**Figura 1.** Localización de área de estudio (tomado de Villarreal-Hernández, 2019)

### **Trabajo de campo**

Se revisó una porción de un kilómetro lineal del cuerpo del Arroyo Los Axolotes, esta porción es la que corre a lo largo del Llano Las Navajas. Este kilómetro lineal de arroyo fue revisado minuciosamente para la detección de individuos de *A. altamirani*, todos los individuos observados fueron registrados, individuos cuya LHC se apreció igual o mayor a 55 mm de longitud hocico cloaca (LHC), fueron capturados con la ayuda de una red de malla sumergible para pesca y sexados en base a características como el tamaño y abultamientos en la base de la cola detrás de la cloaca siempre que fue posible; individuos con una LHC  $\leq$  65 mm fueron considerados como juveniles, individuos con una LHC  $\geq$  65 mm siempre fueron sexados y catalogados como machos adultos o hembras adultas. Además, se capturaron hasta 20 individuos por muestreo. Estos 20 individuos capturados dentro del transecto de un kilómetro sirvieron para desarrollar los experimentos sobre selección de hábitat. Para cada individuo observado se anotó el color de sustrato en donde fue observado, utilizando una paleta de colores BEREL (familia de colores café: café oscuro 302N, café 304N, café claro 1-0405D y gris 301N) (<https://www.berel.com.mx/colores/Caf%C3%A9s>), tipo de sustrato (lodo, grava, arena, roca, combinación de los anteriores, etc.), con o sin vegetación acuática natural, ubicación del individuo sobre la columna de agua (superficie, a mitad de la columna, sobre el fondo).

### **Selección de hábitat por *A. altamirani***

Se llevó a cabo una serie de experimentos utilizando un protocolo experimental estándar que fue modificado para probar factores abióticos específicos (por ejemplo, tipo de sustrato, color del sustrato, vegetación). Para cada experimento, se establecieron múltiples estadios de prueba (peceras de 36 litros de 40x30x30 cm) que fueron divididas en secciones. Cada sección contuvo un tipo de hábitat particular. Para el tipo de sustrato se crearon cuatro secciones (lodo, arena, grava y roca sólida), cada una de estas secciones representó un tipo de sustrato común encontrado en los estudios previos (Villarreal-Hernández et al., 2020b). Para el color del sustrato, se dividió la pecera en cuatro secciones a las que se colocaron fondos de papel de color que coincidieron con los cuatro colores más comunes reportados por Villarreal-Hernández et al. (2020b), utilizando la paleta de colores BEREL (familia de colores café: café oscuro 302N, café 304N, café claro 1-0405D y gris 301N) (<https://www.berel.com.mx/colores/Caf%C3%A9s>) se utilizó papel de color que coincidió con estos cuatro colores. Para el uso de vegetación, se dividió una pecera en dos, con una

mitad de ella conteniendo vegetación artificial para simular la vegetación que se encuentra en el arroyo y la otra mitad sin vegetación. Se introdujo un individuo de *A. altamirani* en la pecera experimental y se permitió que el individuo se aclimatara durante un periodo de 5 minutos. Posteriormente, se registró la ubicación del individuo cada minuto durante 15 minutos. Se usó una prueba de “ $\chi^2$ ” para comparar la proporción promedio observada del tiempo dedicado a cada tipo de hábitat con el tiempo esperado el cual estuvo basado en el uso aleatorio del acuario experimental.

#### **Selección de temperatura *A. altamirani***

Se creó un gradiente térmico utilizando un termostato-calentador de acero inoxidable de 500 W y cuatro bolsas de hielo de gel de polímero. El calentador se colocó en un extremo de un acuario de 40x30x30 cm y las bolsas de hielo se colocaron en el extremo opuesto para crear el gradiente de temperatura. Para cada prueba, se colocaron adultos y larvas de *A. altamirani* en el gradiente térmico en grupos de 1 a 8. Estudios previos de preferencias térmicas en salamandras ambystomátidas han utilizado simultáneamente 10 individuos por prueba (Lucas y Reynolds, 1967; Keen y Schoeder, 1975; Dupré y Petranka, 1985). Se registró la ubicación de cada individuo y se tomó la temperatura del agua (termómetro digital el cual tiene un error de +/- 1° C) en estos lugares (es decir, la temperatura seleccionada) cada 15 minutos durante una hora. La temperatura del agua es probablemente un buen sustituto de la temperatura corporal en *Ambystoma* (Brattstrom, 1963).

Se utilizó un ANOVA de dos vías con la temperatura del agua de campo como variable dependiente y sexo/etapa y temporada como variables independientes, y un ANOVA de medidas repetidas de dos vías para analizar las temperaturas seleccionadas con sexo/etapa y temporada como variables independientes. Para todos los análisis estadísticos, se utilizó el programa JMP Pro 16.2 (Instituto SAS, Cary, NC, EE. UU.). Todos los valores de medias se asociaron a  $\pm 1$  error estándar.

#### **Selección de hábitat por *D. plicatus***

En aquellas visitas a la zona de estudio en donde fueron observados renacuajos de *D. plicatus* se realizó la captura de ellos utilizando una red de malla sumergible para pesca, los individuos capturados fueron transportados a una vivienda ubicada 700 m al norte del Arroyo Los Axolotes en donde se desarrollaron los experimentos sobre selección de hábitat para esta

especie. Las observaciones de los individuos capturados fueron agrupadas en estaciones: húmeda (junio a octubre) y seca (noviembre a mayo).

Se realizaron tres experimentos: tipo de sustrato, color del sustrato y vegetación. Para cada experimento se establecieron múltiples escenarios de prueba usando acuarios de 36 L (40x30x30 cm) con cada acuario dividido en secciones como se describe en el párrafo siguiente. Al comienzo de cada prueba, se colocó a un solo renacuajo de *D. plicatus* en el centro del acuario y se dejó aclimatar durante 5 minutos antes de la recolección de datos. Se registró la ubicación del renacuajo cada minuto durante 15 minutos.

Para el experimento del tipo de sustrato, se crearon cuatro secciones en el fondo de un acuario: lodo, arena, grava y roca sólida, utilizando material recolectado del arroyo. Para el experimento de color del sustrato, se dividió a un acuario en cuatro secciones con papel de colores debajo del fondo transparente del tanque. Se eligieron colores que se aproximaban a los cuatro colores más comunes de sustratos en el Arroyo Los Axolotes utilizando la paleta de colores BEREL (familia de colores café: café oscuro 302N, café 304N, café claro 1-0405D y gris 301N). Para el experimento de vegetación, se dividió un acuario en dos, una mitad con vegetación artificial para simular la vegetación de su hábitat y la otra mitad sin vegetación. Para todas las comparaciones en las preferencias de color y tipo de sustrato, así como en la preferencia en el uso de espacios con o sin vegetación, se utilizó una prueba de  $\chi^2$ .

## **Resultados**

### **Selección de hábitat *A. altamirani***

*Tipo de sustrato.* De las 135 salamandras para las que se examinó la preferencia del tipo de sustrato, 83 (61,5 %) utilizaron un solo tipo de sustrato  $\geq 50$  % del tiempo. Individuos *A. altamirani* que eligieron un tipo de sustrato específico  $\geq 50\%$  de las observaciones eligieron barro y piedra más que grava y arena (Cuadro 1:  $\chi^2_3 = 13.14$ ,  $P = 0.0004$ ). Para machos, hembras y juveniles que usaron un solo tipo de sustrato  $\geq 50\%$  de las observaciones, hubo un número similar de individuos que usaron cada uno de los otros sustratos (Cuadro 1:  $\chi^2_6 = 5.59$ ,  $P = 0.47$ ). Los tipos de sustrato utilizados por las salamandras que seleccionaron un tipo de sustrato en particular  $\geq 50$  % no difirieron entre las estaciones húmeda y seca (Cuadro 1:  $\chi^2_3 = 1.84$ ,  $P = 0.60$ ).

**Cuadro 1.** Número de individuos de *Ambystoma altamirani* que utilizaron un tipo de sustrato en particular  $\geq 50\%$  de las observaciones. “Ninguno” representa el número de individuos que no mostraron preferencia alguna.

Sexo/Estadio	Estación	Grava	Lodo	Arena	Roca	Ninguno
Machos	Seca	1	2	4	2	5
	Húmeda	1	4	0	6	7
Hembras	Seca	2	3	3	3	6
	Húmeda	1	3	2	2	15
Juveniles	Seca	6	11	2	12	11
	Húmeda	2	6	1	4	8
Total		13	29	12	29	52

*Color del sustrato.* De las 135 salamandras evaluadas, 101 (74.8%) utilizaron un solo color de sustrato  $\geq 50\%$  del tiempo. Los individuos que seleccionaron un solo color  $\geq 50\%$  de las observaciones tendieron a usar sustratos grises más que los otros colores, pero esto no fue significativo a un nivel de  $\alpha$  de 0.05 (Cuadro 2:  $\chi^2_3 = 6.52$ ,  $P = 0.089$ ). Machos, hembras y juveniles que usaron un solo color de sustrato  $\geq 50\%$  no difirieron en el color que usaron (Cuadro 2:  $\chi^2_6 = 9.12$ ,  $P = 0.17$ ). El uso de sustratos de color por individuos que usaron un color individual  $\geq 50\%$  de las observaciones no difirió entre las estaciones húmeda y seca (Cuadro 2:  $\chi^2_3 = 3.81$ ,  $P = 0.28$ ).

**Cuadro 2.** Número de individuos de *Ambystoma altamirani* que utilizaron un color de sustrato en particular  $\geq 50\%$  de las observaciones. “Ninguno” representa el número de individuos que no mostraron preferencia alguna.

Sexo/Estadio	Estación	Café Oscuro	Café	Café Claro	Gris	Ninguno
Machos	Seca	5	3	0	4	2
	Húmeda	0	3	4	8	3
Hembras	Seca	3	3	5	2	4
	Húmeda	4	2	7	4	6
Juveniles	Seca	7	7	5	10	3
	Húmeda	4	1	2	8	6
Total		23	19	23	36	24

*Uso de vegetación.* De las 135 salamandras examinadas, 109 (80.7%) usaron un solo tipo de vegetación  $\geq 67\%$  del tiempo. Para las salamandras que usaron el lado del acuario con vegetación o sin vegetación  $\geq 67\%$  de las veces, utilizaron más el lado sin vegetación que el lado con vegetación (Cuadro 3:  $\chi^2_1 = 5.73$ ,  $P = 0.017$ ). El número de machos, hembras y juveniles de *A. altamirani* que utilizaron el lado del acuario con o sin vegetación  $\geq 66,7\%$  no difirió en qué lado del acuario utilizado (Cuadro 3:  $\chi^2_2 = 2.20$ ,  $P = 0.33$ ). El lado del acuario, sin vegetación o con vegetación, utilizado por las salamandras que se observaron en un lado o en el otro  $\geq 66\%$  del tiempo difirió entre las estaciones húmeda y seca, y las salamandras en la estación seca usaron los dos hábitats de manera similar, pero en época de lluvias utilizaron más el lado sin vegetación (Cuadro 3:  $\chi^2_1 = 5.41$ ,  $P = 0.020$ ).

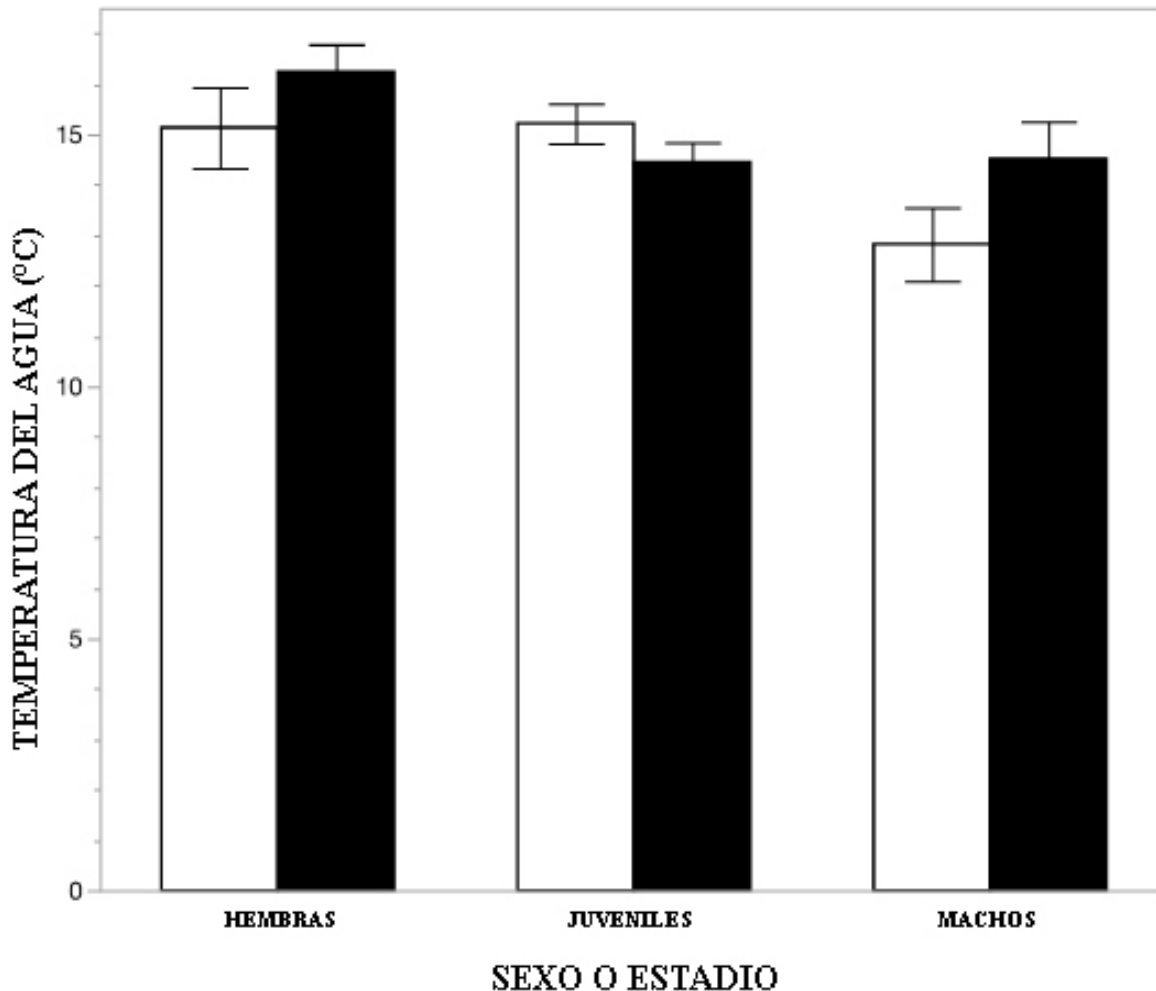


**Cuadro 3.** Número de individuos de *Ambystoma altamirani* que utilizaron el lado con o sin vegetación de un acuario  $\geq 67\%$  de las observaciones. “Ninguno” representa el número de individuos que no mostraron preferencia alguna.

Sexo/Estadio	Estación	Sin vegetación	Con vegetación	Ninguno
Machos	Seca	5	7	2
	Húmeda	10	4	4
Hembras	Seca	6	8	3
	Húmeda	11	7	5
Juveniles	Seca	20	14	8
	Húmeda	15	2	4
Total		67	42	26

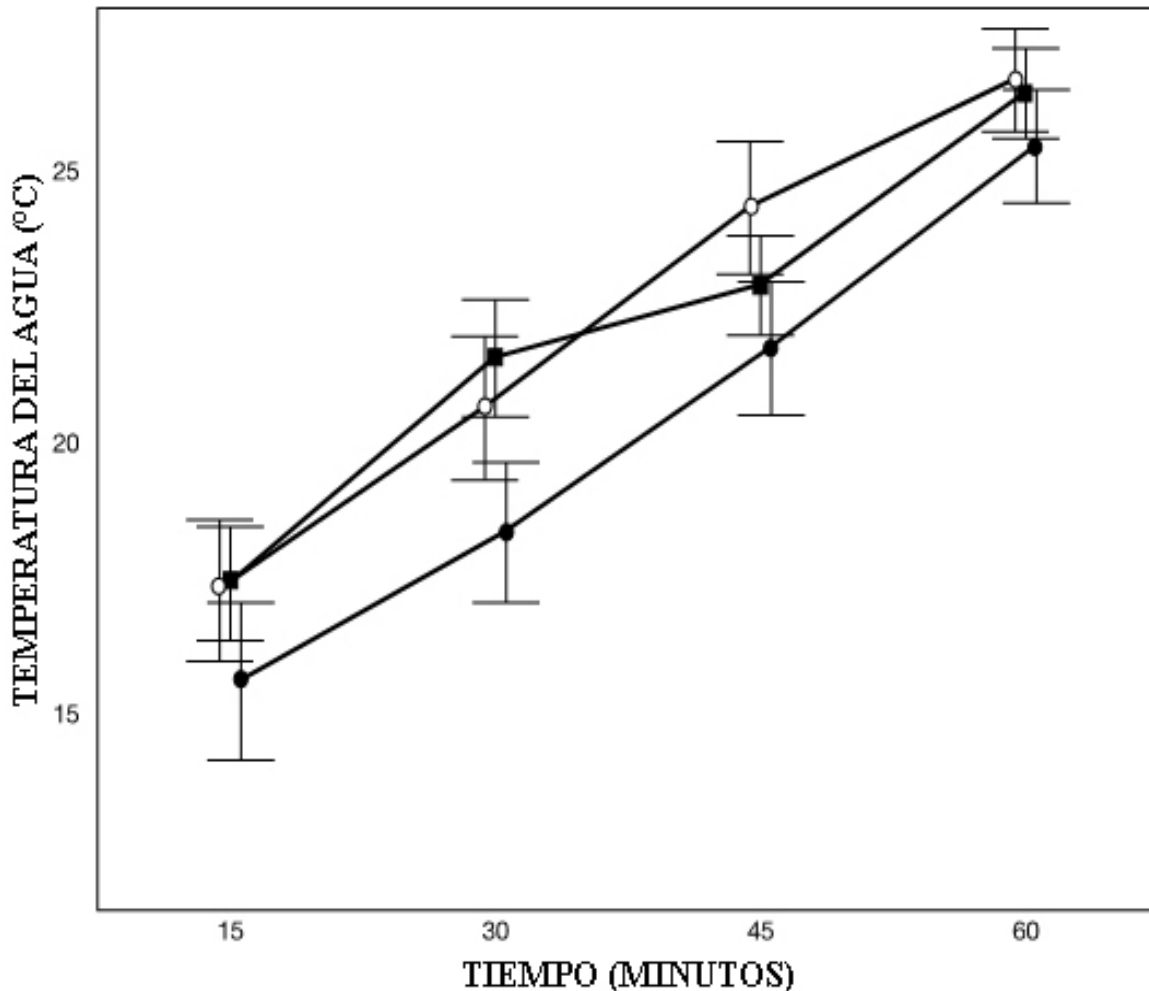
#### **Selección de temperatura *A. altamirani***

El promedio de temperatura del agua en las observaciones de campo  $14.9 \pm 0.24$  °C (N = 135). La temperatura media del agua difirió entre machos, hembras y juveniles, siendo las hembras las que presentaron la temperatura media más alta, los juveniles una temperatura intermedia y los machos la temperatura media más baja (Fig. 2:  $F_{2,129} = 5.00$ ,  $P = 0,0081$ ). La estación (húmeda o seca) no afectó la temperatura media del agua en el campo (Fig. 2:  $F_{1,129} = 1.94$ ,  $P = 0,17$ ). La interacción entre sexo/estadio y época no fue significativa (Fig. 2:  $F_{2,129} = 2.61$ ,  $P = 0.077$ ).



**Figura 2.** Media ( $\pm 1$  error estándar) temperatura del agua en las observaciones de campo para machos, hembras y juveniles de *Ambystoma altamirani* en el Arroyo los Axolotes, estado de México, en la estación seca (barras blancas) y húmeda (barras negras).

La temperatura media global seleccionada al final de las pruebas de gradiente térmico en acuario fue de  $26.3 \pm 0.54$  °C (N = 135). La temperatura media seleccionada difirió entre machos, hembras y juveniles, y los machos seleccionaron una temperatura más baja que las hembras y los juveniles (Fig. 3:  $F_{2,129} = 3.03$ ;  $P = 0.05$ ). La estación (húmeda o seca) no influyó en la temperatura media seleccionada (Fig. 3:  $F_{1,129} = 0.80$ ,  $P = 0.37$ ). La interacción sexo/estadio y época no fue significativa ( $F_{2,129} = 0.48$ ,  $P = 0.62$ ). La temperatura media seleccionada aumentó durante el experimento de una hora (Fig. 3:  $F_{3,127} = 37.41$ ,  $P < 0,0001$ ). Las interacciones entre tiempo y sexo/etapa ( $F_{6,254} = 0.372$ ,  $P = 0.90$ ) y tiempo y estación ( $F_{3,127} = 0.15$ ,  $P = 0.93$ ) no fueron significativas. La interacción triple entre tiempo, sexo/estadio y estación tampoco fue significativa ( $F_{6,254} = 0.39$ ,  $P = 0.88$ ).



**Figure 3.** Media ( $\pm 1$  error estándar) temperatura del agua seleccionada en el gradiente térmico de acuario para machos (círculos negros), hembras (círculos blancos), y juveniles (cuadros negros) de *Ambystoma altamirani* a lo largo de una prueba de 60 minutos.

### Selección de hábitat *Dryophytes plicatus*

Se capturaron y evaluaron 135 renacuajos, 126 (93.3%) utilizaron un solo tipo de sustrato  $\geq 50\%$  de las veces en que fueron observados. Más del 50% de los renacuajos que utilizaron un solo tipo de sustrato en las observaciones, tuvieron una fuerte preferencia por el sustrato lodo sobre cualquier otro tipo de sustrato (Cuadro 4;  $\chi^2_3 = 45.11$ ,  $P < 0.0001$ ). El tipo de sustrato seleccionado por renacuajos que usaron un solo tipo de sustrato,  $> 50\%$  de las veces no difirió entre las estaciones húmeda y seca (Cuadro 4;  $\chi^2_3 = 3.91$ ,  $P = 0.27$ ).

**Cuadro 4.** Número de *Dryophytes plicatus* que utilizaron un tipo de sustrato en particular  $\geq$  50% de las observaciones

<b>Estación</b>	<b>Grava</b>	<b>Lodo</b>	<b>Arena</b>	<b>Roca</b>	<b>Ninguno</b>
<b>Seca</b>	6	18	4	6	1
<b>Húmeda</b>	12	45	25	10	8
<b>Total</b>	18	63	29	16	9

De los 135 renacuajos para los cuales se evaluó la preferencia por color, 128 (94.8%) utilizaron un solo color  $\geq$  50% de las veces. Aquellos renacuajos que fueron observados sobre un solo color de sustrato  $>$  50% seleccionaron los colores café oscuro y café más que café claro y gris (Cuadro 5;  $\chi^2_3 = 23.38$ ,  $P < 0.0001$ ). Hubo una tendencia por el color seleccionado por renacuajos con  $>$  50% de las observaciones sobre un solo color de sustrato en diferir entre la estación húmeda y seca, con el color café claro utilizado únicamente en la estación húmeda (Cuadro 5;  $\chi^2_3 = 6.97$ ,  $P = 0.073$ ).

**Cuadro 5.** Número de *Dryophytes plicatus* que utilizaron un color de sustrato en particular  $\geq$  50% de las observaciones

<b>Estación</b>	<b>Café</b>	<b>Café oscuro</b>	<b>Café claro</b>	<b>Gris</b>	<b>Ninguno</b>
<b>Seca</b>	12	13	0	10	0
<b>Húmeda</b>	33	32	13	15	7
<b>Total</b>	45	45	13	25	7

De los 135 renacuajos evaluados, 117 (86.7%) utilizaron un solo tipo de vegetación  $\geq$  67% de las veces. Renacuajos que fueron observados sobre el lado sin vegetación del acuario  $\geq$  67% de las veces fueron mucho más que aquellos observados sobre el lado con vegetación del acuario  $\geq$  67% de las veces (Cuadro 6;  $\chi^2_1 = 67.7$ ,  $P < 0.0001$ ). La mitad del acuario, con vegetación o sin vegetación, utilizado por los renacuajos no difirió entre la estación húmeda y la seca (Cuadro 6;  $\chi^2_1 = 1.92$ ,  $P = 0.17$ ).

**Cuadro 6.** Número de *Dryophytes plicatus* que utilizaron el lado con vegetación y el lado sin vegetación de un acuario  $\geq 67\%$  de las observaciones

Estación	Sin Vegetación	Con Vegetación	Ninguno
Seca	24	1	10
Húmeda	79	13	8
<b>Total</b>	103	14	18

## Discusión y conclusiones

### Selección del hábitat *A. altamirani*

Los individuos de *Ambystoma altamirani* que mostraron preferencia seleccionaron claramente sustratos de barro y piedra sobre sustratos de grava y arena. En general, estos resultados experimentales son consistentes con los estudios de campo sobre el uso de sustratos por parte de *A. altamirani*, que encontraron que las partes lodosas del arroyo se usan más que partes con otros sustratos (Lemos-Espinal et al., 2016b; Villarreal-Hernández et al., 2020a). El lodo también es un sustrato de uso común de otros *Ambystoma* mexicanos, incluidos *A. rivulare* (Bille, 2009; Lemos-Espinal et al., 2015b) y *A. leorae* (Sunny et al., 2014b; Lemos-Espinal et al., 2017). Estos resultados sugieren que hay algo en los sustratos de lodo que es atractivo para estas salamandras. Sin embargo, no está claro qué es exactamente lo que atrae a las salamandras al uso de este sustrato. Puede ser que el sustrato lodoso proporcione a las salamandras un medio para esconderse de los depredadores u otras perturbaciones al permitirles enterrarse (ver Bille, 2009; Lemos-Espinal et al., 2015a, b).

En estos experimentos, *A. altamirani* también tuvo preferencia por sustratos de color gris más que por los otros colores de sustrato, aunque esto sólo se acercó a la significación estadística. Este resultado contrasta con estudios de campo previos que encontraron que *A. altamirani* usa sustratos más oscuros, como café oscuro o negro, más que sustratos más claros, incluido el gris (Lemos-Espinal et al., 2016b; Villarreal-Hernández et al., 2020a, b). Es posible que la variación en estos resultados anteriores refleje diferencias en el color de las salamandras o en la percepción de riesgo de las salamandras. En otros *Ambystoma* puede haber una relación entre el color individual y el color del sustrato donde pueden ajustar su

color para que coincida con el color del sustrato (García y Sih, 2003) o elegir sustratos para que coincidan con su color (García et al., 2003). Además, el color del sustrato seleccionado puede depender de la presencia de señales de depredador (García y Sih, 2003). También hay alguna evidencia de que la elección del color del sustrato puede estar condicionada por la experiencia temprana (García y Sih, 2003). Sin embargo, en campo, *A. altamirani* no muestra evidencia de coincidencia de color del sustrato (Villarreal-Hernández et al., 2020b). Los experimentos futuros que examinen la elección del color del sustrato por parte de *A. altamirani* en presencia de señales de depredadores o después del condicionamiento en colores de sustrato particulares podrían ayudar a dilucidar los factores que impulsan la selección del color del sustrato en esta salamandra considerada en peligro de extinción.

Individuos *A. altamirani* tuvieron preferencia por el lado sin vegetación de los acuarios experimentales más que por el lado con vegetación. Este resultado no es consistente con las observaciones de campo de *A. altamirani* en el Arroyo Los Axolotes que usan tramos de arroyos con vegetación en lugar de sitios sin vegetación (Lemos-Espinal et al., 2016b). El uso de microhábitats con vegetación parece ser común en la mayoría de los *Ambystoma* mexicanos estudiados (por ejemplo, *A. mexicanum*, Ayala et al., 2019; *A. leorae*, Sunny et al., 2014b; Lemos-Espinal et al., 2017), pero no todos (*A. rosaceum*, Anderson, 1961). Una hipótesis sobre esto puede ser, que la evitación del lado con vegetación del acuario en estos experimentos sea un reflejo del uso de vegetación artificial en lugar de vegetación natural. Sería útil repetir estos experimentos con tipos de vegetación natural para probar si este es el caso.

Para todas las variables examinadas, las preferencias no difirieron entre los machos adultos, las hembras adultas y los juveniles, ni entre las estaciones húmeda y seca. Estos resultados sugieren que estas preferencias probablemente estén relativamente fijas en esta población. Sin embargo, también quedó claro que no todos los individuos mostraron las mismas preferencias. También parece que algunos individuos de la población no expresaron una preferencia significativa por un color o tipo de sustrato en particular y vegetación, con un porcentaje que no mostró una preferencia clara que va del 19.3% (con o sin vegetación) al 38.5% (tipo de sustrato). Estos resultados sugieren que otros experimentos que analicen la consistencia de las preferencias en los individuos en múltiples ensayos pueden ser útiles para

determinar si los individuos expresan preferencias consistentes o si las preferencias pueden ser variables.

### **Selección de temperatura *A. altamirani***

La temperatura media global seleccionada en el gradiente térmico de *A. altamirani* fue de 26.3°C, con los machos seleccionando la temperatura más baja y las hembras la más alta, pero esta no difirió entre las estaciones húmeda y seca. La temperatura media del agua de las observaciones de campo (14.9°C) fue inferior a la temperatura seleccionada en el gradiente térmico. Al igual que con la temperatura seleccionada, los machos se encontraron a temperaturas del agua de campo más bajas que las hembras y los juveniles, y las temperaturas del agua de campo no difirieron entre las estaciones húmeda y seca.

La temperatura media del agua de campo observada para *A. altamirani* (14.9°C) es similar a la reportada en estudios previos para *A. altamirani* y otros *Ambystoma* mexicanos. Las observaciones de campo de *A. altamirani* sugieren que a menudo se encuentran en temperaturas del agua que oscilan entre 14°C y 17°C (Lemos-Espinal et al., 2016b). La temperatura del agua donde se encontró *A. rosaceum* en México fue de 14.0°C a 17.8°C (Anderson, 1961). *A. leorae* se ha encontrado en aguas que oscilan entre 6°C y 18.5°C (Lemos-Espinal et al., 1999; Sunny et al., 2014a, b; Monroy-Vilchis et al., 2015).

Hubo diferencias consistentes en las temperaturas utilizadas por machos, hembras y juveniles de *A. altamirani*, en la temperatura seleccionada en el gradiente térmico de acuario o en el campo. Este resultado sugiere que existe alguna diferencia subyacente entre los sexos y las etapas en su fisiología térmica. En particular, la diferencia en las temperaturas seleccionadas en el gradiente térmico de laboratorio indica que la diferencia observada en el campo probablemente refleja una diferencia fisiológica subyacente en lugar de diferencias en la selección del hábitat. Hasta donde sabemos, ningún estudio previo del uso del hábitat por parte de *A. altamirani* ha examinado si existe alguna diferencia en el uso del hábitat entre machos y hembras o entre adultos y juveniles. Sin embargo, los experimentos de preferencia de laboratorio no encontraron evidencia de diferencias en las preferencias de sustrato o vegetación entre machos, hembras y juveniles de *A. altamirani* (R. Sánchez-Sánchez, J. Hernández-Luria, O. Méndez-Méndez, G.R. Smith y J.A. Lemos-Espinal., 2022). La diferencia en las temperaturas seleccionadas podría estar relacionada con el tamaño del cuerpo. Los machos de *A. altamirani* en el Arroyo los Axolotes son más grandes que las

hembras y los juveniles (Lemos-Espinal et al., 2016b) y, por lo tanto, es posible que esta diferencia se refleje en las diferencias en las temperaturas seleccionadas observadas.

Las temperaturas seleccionadas en el gradiente térmico de acuario fueron sustancialmente más altas que las utilizadas en el campo. Cabe señalar que esta temperatura más alta seleccionada en el gradiente de acuario no es el resultado de la aclimatación ya que los individuos de *A. altamirani* en este estudio fueron utilizados en el gradiente térmico < 24 h después de su captura en campo. Además, la variación estacional en la selección de temperatura, tanto en el acuario como en el campo, no parece existir en esta población de *A. altamirani*. Una posible razón de la falta de variación estacional en las temperaturas del agua seleccionadas en el gradiente térmico del acuario es que las temperaturas en el sitio de estudio no muestran una gran variación. Por ejemplo, las temperaturas medias mensuales del agua en el Arroyo los Axolotes mostraron una diferencia de 5.1°C entre el mes más frío (noviembre) y el mes más cálido (agosto) (Villarreal-Hernández et al., 2020b). Por lo tanto, puede haber poca aclimatación a la temperatura estacional en estas salamandras. Además, el intervalo limitado de variación de la temperatura del agua en la corriente del arroyo puede permitir que *A. altamirani* seleccione temperaturas constantes en campo o, alternativamente, puede limitar su capacidad para ajustar su temperatura a través de la selección en la naturaleza. De hecho, las temperaturas del agua más altas seleccionadas en el gradiente térmico del acuario que en el arroyo sugieren que existe una restricción en la temperatura seleccionada en el arroyo. De alguna manera, esto sugiere que el posible aumento del agua de los arroyos debido al cambio climático puede tener consecuencias limitadas para estas salamandras en peligro de extinción. Hacemos esta suposición muy tentativamente. Esta suposición solo se aplicaría si todo lo demás permanece igual, como la disponibilidad de alimentos o el contenido de oxígeno en la corriente, lo que parece poco probable, y también supone que las tolerancias térmicas de los huevos o embriones son similares a las preferencias térmicas de adultos y juveniles. Tampoco está claro qué consecuencia tendría la exposición prolongada a temperaturas más altas, incluso si son seleccionadas por las salamandras. Estas observaciones sugieren que una mayor exploración de la fisiología térmica de estas salamandras, y las otras salamandras del género *Ambystoma* endémicas y en peligro de extinción en el centro de México, podría ser fundamental para comprender las posibles



consecuencias del aumento de la temperatura del agua en los arroyos de las montañas del centro de México que podría ocurrir con el cambio climático.

### **Selección de hábitat *D. plicatus***

Los resultados obtenidos en los experimentos sugieren que los renacuajos de *D. plicatus* tuvieron una fuerte preferencia por sustratos lodos sobre los sustratos de arena, grava y roca. Estos resultados son similares a aquellos que previamente han sido obtenidos en estudios de campo en que se encontró que el uso de sustrato lodoso fue el más común para *D. plicatus* en el Arroyo Los Axolotes (Lemos-Espinal et al., 2016a; Estrella-Zamora et al., 2018).

Renacuajos de *D. plicatus* prefirieron sustratos café oscuro y café sobre sustratos café claro y gris (esto es, ellos prefirieron sustratos oscuros). Además, dada la fuerte preferencia por sustratos lodosos, la elección de sustratos café oscuro y café puede ser un reflejo de la selección de colores que típicamente se iguala al del lodo. Alternativamente, los renacuajos pueden seleccionar al lodo por su color más que por otras características. Sin embargo, en el Arroyo Los Axolotes, los renacuajos de *D. plicatus* fueron encontrados más frecuentemente en sitios con sustratos más claros que en sitios con sustratos más oscuros (Lemos-Espinal et al., 2016a). Una posibilidad que puede explicar esta discrepancia es que los depredadores nativos potenciales, tales como invertebrados, aves y serpientes, o las señales de estos, no estuvieron presentes en estos experimentos. Por ejemplo, los renacuajos de algunas especies han mostrado que seleccionan sustratos que les permiten ser más crípticos cuando se les molesta (Eterovick et al., 2010) o cuando están en presencia de señales de un depredador (Eterovick et al., 2020). Se necesitan experimentos adicionales para diferencias entre estas posibilidades y reconciliar los resultados de estos experimentos con las observaciones en arroyos naturales. Por ejemplo, experimentos que examinen la selección del color de sustrato por renacuajos de *D. plicatus* en presencia y ausencia de depredadores o señales de depredadores podrían ser de mucha utilidad.

Estos experimentos con renacuajos de *D. plicatus* muestran una fuerte preferencia por la utilización del lado sin vegetación del acuario sobre el lado con vegetación. En el arroyo, los renacuajos de *D. plicatus* utilizan sitios con diferentes tipos de vegetación, incluyendo sitios sin vegetación, con la misma frecuencia de acuerdo con su presencia a lo largo del Arroyo Los Axolotes (Lemos-Espinal et al., 2016b; ver también Estrella-Zamora et al., 2018). Al igual que los resultados de color de sustrato, esto puede ser un reflejo de factores adicionales

presentes en la naturaleza. Por ejemplo, algunos renacuajos incrementan el tiempo que pasan escondidos en vegetación simulada en presencia de señales de depredadores (Gunzburger 2005; Gregoire y Gunzburger 2008).

La serie de experimentos que se realizaron para examinar los elementos del microhábitat utilizados por renacuajos de *D. plicatus* sugiere que estos renacuajos pueden tener preferencias innatas por algunas características de su ambiente (por ejemplo, lodo y colores de sustrato oscuros), pero no por otras (por ejemplo, vegetación). Además, las diferencias entre los resultados que aquí se obtuvieron con aquellos obtenidos en trabajos de campo enfatizan que las preferencias básicas pueden ser modificadas por varios factores en la naturaleza. Estos resultados de discrepancias y similitudes se enfocan en conocer cuáles son los factores naturales que promueven la acción e interacción natural de los individuos en campo.

### Literatura citada

- Anderson JD (1961) The life history and systematics of *Ambystoma rosaceum*. *Copeia* (4):371-377.  
<https://doi.org/10.2307/1439575>
- Ayala C, Ramos AG, Merlo Á, Zambrano L (2019) Microhabitat selection of axolotls, *Ambystoma mexicanum*, in artificial and natural aquatic systems. *Hydrobiologia* 828:11-20.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-018-3792-8>
- Bancroft BA, Baker NJ, Blaustein AR (2008) A meta-analysis of the effects of ultraviolet B radiation and its synergistic interactions with pH, contaminants, and disease on amphibian survival. *Conservation Biology* 22(4):987-996.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00966.x>
- Barriga-Vallejo C, Hernández-Gallegos O, Von Herbing IH, López-Moreno AE, Ruiz-Gómez ML, Granados-González G, Garduño-Paz MV, Méndez-Sánchez JF, Banda Leal J, Davis AK (2015) Assessing population health of the Toluca axolotl *Ambystoma rivulare* (Taylor, 1940) from Mexico, using leukocyte profiles. *Herpetological Conservation and Biology* 10:592–601.  
[http://davisresearch.uga.edu/DavisPublications/pdfs/Barriga-Vallejo\\_et\\_al\\_HerpConBio\\_2015.pdf](http://davisresearch.uga.edu/DavisPublications/pdfs/Barriga-Vallejo_et_al_HerpConBio_2015.pdf)
- Bille T (2009) Field observations on the salamanders (Caudata: Ambystomatidae, Plethodontidae) of Nevado de Toluca, Mexico. *Salamandra* 45:155–164.  
[ISSN 0036-3375](https://doi.org/10.1007/s0036-3375)
- Brattstrom BH (1963) A preliminary review of the thermal requirements of amphibians. *Ecology* 44(2):238-255.  
<https://doi.org/10.2307/1932171>
- Caviedes-Solis IW, Vázquez-Vega LF, Solano-Zavaleta I, Pérez-Ramos E, Rovito SM, Devitt TJ, Heimes P, Flores-Villela OA, Campbell JA, Nieto Montes de Oca A (2015) Everything is not lost: recent records, rediscoveries, and range extensions of Mexican hylid frogs. *Mesoamerican Herpetology* 2:230–241.  
[http://mesoamericanherpetology.com/uploads/3/4/7/9/34798824/mh\\_2-3\\_caviedes-solis\\_et\\_al.pdf](http://mesoamericanherpetology.com/uploads/3/4/7/9/34798824/mh_2-3_caviedes-solis_et_al.pdf)
- Delia JRJ, Whitney JL, Burkhardt T (2013) Rediscovery of ‘lost’ treefrogs from the Oaxacan highlands of Mexico. *Biodiversity and Conservation* 22:1405–1414.  
<https://doi.org/10.1007/s10531-013-0481-9>
- Dupré RK, & Petranka JW (1985) Ontogeny of temperature selection in larval amphibians. *Copeia* 462-467.  
<https://doi.org/10.2307/1444859>

- Estrella-Zamora AB, Smith GR, Lemos-Espinal JA, Woolrich-Piña GA, Montoya Ayala R (2018) Effects of nonnative Rainbow Trout on two species of endemic Mexican amphibians. *Freshwater Science* 37:389–396.  
<https://doi.org/10.1086/697700>
- Eterovick PC, Kloh JS, Figueredo CC, Viana PIM, Goulart M, Milan DT, Fonseca MB, Martins IM, Pinheiro LT, Quintão RP, Melo TKF, Magalhães RA, Campos CM, Ferreira VCM, de Oliveira AL, Vences M (2020) Background choice and immobility as context dependent tadpole responses to perceived predation risk. *Scientific Reports* 10:13577.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-70274-w>
- Eterovick PC, Mendes IS, Kloh JS, Pinheiro LT, Václav ABHP, Santos T, Gontijo ASB (2018) Tadpoles respond to background colour under threat. *Scientific Reports* 8:4085.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-22315-8>
- Eterovick PC, Oliveira FFR, Tattersall GJ (2010) Threatened tadpoles of *Bokermannohyla alvarengai* (Anura: Hylidae) choose backgrounds that enhance crypsis potential. *Biological Journal of the Linnean Society* 101:437–446.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01501.x>
- García E (2004). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Universidad Nacional Autónoma de México.  
[970-32-1010-4](https://doi.org/10.1016/j.1095-8312.2010.01501.x)
- García-Romero A (2001) Evolution of disturbed oak woodlands: the case of Mexico City's western forest reserve. *Geography Journal* 167:72–82.  
<https://doi.org/10.1111/1475-4959.00006>
- García TS, & Sih A (2003) Color change and color-dependent behavior in response to predation risk in the salamander sister species *Ambystoma barbouri* and *Ambystoma texanum*. *Oecologia* 137:131–139.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-003-1314-4>
- García TS, Straus R, Sih A (2003) Temperature and ontogenetic effects on color change in the larval salamander species *Ambystoma barbouri* and *Ambystoma texanum*. *Canadian Journal of Zoology* 81(4): 710–715.  
<https://doi.org/10.1139/z03-036>
- Guerrero de la Paz JG, Mercado-Silva N, Alcalá-Martínez RE, Zambrano-González L (2020) Signals of decline of flagship species *Ambystoma altamirani* Dugès, 1895 (Caudata, Ambystomatidae) in a Mexican natural protected area. *Herpetozoa* 33:177–183.  
<https://doi.org/10.3897/herpetozoa.33.e56588>
- Gregoire DR, Gunzburger MS (2008) Effects of predatory fish on survival and behavior of larval Gopher Frogs (*Rana capito*) and Southern Leopard Frogs (*Rana sphenoccephala*). *Journal of Herpetology* 42:97–103.  
<https://doi.org/10.1670/07-039.1>
- Guimarães ISC, Hemnani M, Kaefer IL, Pires TH da S (2021) Fear of the dark: substrate preference in Amazonian tadpoles. *Acta Ethologica* 24:177–183.  
<https://doi.org/10.1007/s10211-021-00374-x>
- Gunzburger MS (2005) Differential predation on tadpoles influences the potential effects of hybridization between *Hyla cinerea* and *Hyla gratiosa*. *Journal of Herpetology* 39:682–687.  
<https://doi.org/10.1670/226-04N.1>
- Heredia-Bobadilla RL, Monroy-Vilchis O, Zarco-González MM, Martínez-Gómez D, Mendoza-Martínez GD, Sunny A (2016) Genetic structure and diversity in an isolated population of an endemic mole salamander (*Ambystoma rivulare* Taylor, 1940) of central Mexico. *Genetica* 144:689–698.  
<https://doi.org/10.1007/s10709-016-9935-9>
- Heredia-Bobadilla RL, Monroy-Vilchis O, Zarco-González MM, Martínez-Gómez D, Mendoza-Martínez GD, Sunny A (2017) Genetic variability and structure of an isolated population of *Ambystoma altamirani*, a mole salamander that lives in the mountains of one of the largest urban areas in the world. *Journal of Genetics* 96:873–883.  
<https://doi.org/10.1007/s12041-017-0823-6>
- Izvekov EI, Pavlova VV, Ognevaja EM, Nepomnyashchikh VA, Malashichev YB (2018). Pattern of lateralized behaviors in a caudate amphibian, *Ambystoma mexicanum*. *Russian Journal of Herpetology* 25:(1).  
 DOI: [10.30906/1026-2296-2018-25-1-31-42](https://doi.org/10.30906/1026-2296-2018-25-1-31-42)

- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). (2022). Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos. <https://www.inegi.org.mx/> (consultado el 20 de agosto de 2022 / 26 de enero de 2023).
- Keen WH, Schroeder EE (1975) Temperature selection and tolerance in three species of *Ambystoma* larvae. *Copeia* 523-530.  
<https://doi.org/10.2307/1443653>
- Legorreta-Balbuena G, Gutiérrez-Ospina G, Villalpando Fierro I, Parra-Olea G (2014) *Ambystoma rivulare*. Reproduction. *Herpetological Review* 45:107–108.
- Lemos-Espinal JA, Smith GR, Ballinger RE, Ramirez-Bautista A (1999) Status of protected endemic salamanders (*Ambystoma*: *Amystomatidae*: *Caudata*) in the transvolcanic belt of Mexico. *Bulletin-British Herpetological Society* (69):1-4.  
<http://dx.doi.org/10.1894/0038-4909-61.1.28>
- Lemos-Espinal JA, Smith GR, Estrella-Zamora AB, Woolrich-Piña GA, Montoya Ayala R (2017) Natural history of the critically endangered salamander *Ambystoma leorae*. (*Caudata*: *Ambystomatidae*) from the Río Tonatzin, Mexico. *Phyllomedusa* 16:3–11.  
<http://dx.doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v15i1p3-11>
- Lemos-Espinal JA, Smith GR, Hernández-Ruiz MA, Montoya-Ayala R (2016a) Natural history, phenology, and stream use of *Hyla plicata* from the Arroyo los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *Current Herpetology* 35:8–13.  
<http://doi.org/10.5358/hsj.35.8>
- Lemos-Espinal JA, Smith GR, Hernández Ruiz A, Montoya Ayala R (2016b) Stream use and population characteristics of the endangered salamander, *Ambystoma altamirani*, from the Arroyo Los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *Southwestern Naturalist* 61:28–32.  
<https://doi.org/10.1894/0038-4909-61.1.28>
- Lemos-Espinal JA, Smith GR, Woolrich-Piña GA (2015a) Diet of larval *Ambystoma altamirani* from Llano de los Axolotes, Mexico. *Current Herpetology* 34:75–79.  
<https://doi.org/10.5358/hsj.34.75>
- Lemos-Espinal JA, Smith GR, Woolrich-Piña GA, Montoya-Ayala R (2015b) Diet of larval *Ambystoma rivulare* (*Caudata*: *Ambystomatidae*), a threatened salamander from the Volcán Nevado de Toluca, Mexico. *Phyllomedusa* 14:33–41.  
<http://dx.doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v14i1p33-41>
- Lucas EA, Reynolds WA (1967) Temperature selection by amphibian larvae. *Physiological Zoology* 40(2): 159-171.  
<https://doi.org/10.2307/1562892>
- Monroy-Vilchis O, Zarco-González MM, Domínguez-Vega H, Sunny A (2015) *Ambystoma leorae* (Taylor, 1943). New records, natural history notes and threat states. *Herpetozoa* 27:166–168.  
<http://hdl.handle.net/20.500.11799/79860>
- Sánchez-Sánchez R, Méndez-Méndez O, Smith GR, Montoya- Ayala R, Woolrich-Piña G, Lemos-Espinal JA (2022) Field observations of *Ambystoma altamirani* at near-freezing conditions in the Sierra de las Cruces, Mexico. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology* 21(1):67-69.  
<https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v21i1p67-69>
- Sunny A, Monroy-Vilchis O, Fajardo V, Aguilera-Reyes U (2014a) Genetic diversity and structure of an endemic and critically endangered stream river salamander (*Caudata*: *Ambystoma leorae*) in Mexico. *Conservation Genetics* 15:49–59.  
<http://dx.doi.org/10.1007/s10592-013-0520-9>
- Sunny A, Monroy-Vilchis O, Reyna-Valencia C, Zarco-González MM (2014b) Microhabitat types promote the genetic structure of a micro-endemic and critically endangered mole salamander (*Ambystoma leorae*) of central Mexico. *PLoS one* 9(7):e103595.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103595>
- Villanueva-Camacho ZA, Smith GR, Montoya-Ayala R, Lemos-Espinal JA (2020) Distribution, Substrate Use, and Population Structure of *Ambystoma altamirani* from the Llano de Lobos, State of Mexico, Mexico. *Western North American Naturalist* 80(2): 228-235.  
<https://doi.org/10.3398/064.080.0210>
- Villarreal-Hernández V, Lemos-Espinal JA, Smith GR, Montoya-Ayala R (2019) Natural history observations of *Ambystoma altamirani* and *Dryophytes plicatus* at Sierra de las Cruces, State of México, Mexico. *Southwestern Naturalist* 64(2):135-137.

- <https://doi.org/10.1894/0038-4909-64-2-135>
- Villarreal-Hernández V, Smith GR, Montoya-Ayala R, Lemos-Espinal JA (2020a) Abundance, distribution, population structure, and substrate use of *Ambystoma altamirani* along the Arroyo los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *Herpetological Conservation and Biology* 15(1):188-197.  
[http://www.herpconbio.org/Volume\\_15/Issue\\_1/Villarreal-Hernandez\\_etal\\_2020.pdf](http://www.herpconbio.org/Volume_15/Issue_1/Villarreal-Hernandez_etal_2020.pdf)
- Villarreal-Hernández V, Smith GR, Montoya Ayala R, Lemos-Espinal JA (2020b) Body Color and Substrate Color of the Salamander *Ambystoma altamirani* from the Arroyo los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology* 19(2):243-251.  
<http://dx.doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v19i2p243-251>
- Unión Internacional para la Conservación de la (International Union for Conservation of Nature [IUCN]). 2022. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. <http://www.iucn.org>. (consultada 26 enero 2023).
- Woolrich-Piña GA, Smith GR, Lemos-Espinal JA, Estrella-Zamora AB, Montoya Ayala R (2017) Observed localities for three endangered, endemic Mexican ambystomatids (*Ambystoma altamirani*, *A. leorae*, and *A. rivulare*) from central Mexico. *Herpetological Bulletin* 139:12–15.  
[https://www.researchgate.net/profile/Guillermo-Woolrich-Pina/publication/317763582\\_Observed\\_localities\\_for\\_three\\_endangered\\_endemic\\_Mexican\\_ambystomatids\\_Ambystoma\\_altamirani\\_A\\_leorae\\_and\\_A\\_rivulare\\_from\\_central\\_Mexico/links/5955223aa6fdcc2569d66972/Observed-localities-for-three-endangered-endemic-Mexican-ambystomatids-Ambystoma-altamirani-A-leorae-and-A-rivulare-from-central-Mexico.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Guillermo-Woolrich-Pina/publication/317763582_Observed_localities_for_three_endangered_endemic_Mexican_ambystomatids_Ambystoma_altamirani_A_leorae_and_A_rivulare_from_central_Mexico/links/5955223aa6fdcc2569d66972/Observed-localities-for-three-endangered-endemic-Mexican-ambystomatids-Ambystoma-altamirani-A-leorae-and-A-rivulare-from-central-Mexico.pdf)