



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA

“Respuesta a la presencia de depredadores por el Axolote 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 A  
P R E S E N T A

**Olga Daniela Méndez-Méndez**

DIRECTOR DE TESIS

DR. JULIO A. LEMOS ESPINAL



LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO, ABRIL 2023



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

## Agradecimientos

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

Con mucho agradecimiento y respeto para el Dr. Julio A. Lemos Espinal por confiar en mí para la realización de este proyecto, su apoyo absoluto, su paciencia, y por todos los conocimientos impartidos y por los cuales me siento sumamente agradecida ya que es una gran inspiración por su increíble trayectoria.

Para mi madre Ángeles Méndez, por siempre motivarme a seguir adelante, a mi padre Epifanio Méndez, por apoyarme para cumplir mis metas.

Para mi Hermana Gloria, por constantemente estar a mi lado y ser parte fundamental en mi vida y a mi hermana de vida Rubí, por nunca dejarme sola y ayudarme en cada paso de mi vida.

Para Carlos, no sólo por las aportaciones en este proyecto, sino también por apoyarme incondicionalmente a lo largo de los años y para mis hermanos de entrenamiento por enseñarme a pelear en esta vida y a reír siempre (Riko y Denna).

Para Renato y Jaz por su tiempo compartido en este proceso, por las anécdotas, el apoyo y el conocimiento compartido.

Con mucho agradecimiento para el profesor Francisco, quien me ha apoyado a lo largo de la carrera, como profesor y como amigo.

Finalmente, para todas y todos esos amigos que me han acompañado a lo largo de los años, con quienes he compartido experiencias, historias y aprendizajes, gracias por quererme, ayudarme y estar de manera incondicional a través de este camino. (Fernada, Tania, Asby, Carlos, Marin, Alfred)

Sin ustedes esto no hubiera sido posible.



Capturando salamandras en el Llano Las Navajas, Arroyo  
Los Axolotes (marzo 2022)

## Índice

<b>Resumen.....</b>	<b>5</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>6</b>
<b>Antecedentes .....</b>	<b>7</b>
<b>Objetivos.....</b>	<b>9</b>
<b>Hipótesis.....</b>	<b>9</b>
<b>Método .....</b>	<b>9</b>
<b>Descripción del Área de Estudio .....</b>	<b>9</b>
<b>Observaciones de campo .....</b>	<b>12</b>
<b>Conducta en presencia de señales de depredadores .....</b>	<b>12</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>15</b>
<i>Ambystoma altamirani</i> .....	15
<i>Dryophytes plicatus</i> .....	16
<b>Discusión y conclusiones.....</b>	<b>17</b>
<b>Bibliografía .....</b>	<b>21</b>

## Resumen.

Las truchas introducidas son una amenaza para las poblaciones de salamandras y anuros nativos. La capacidad de estos anfibios nativos para responder conductualmente a la presencia de truchas no nativas puede ser importante para permitir que sus poblaciones persistan en presencia de depredadores no nativos. Se examinó experimentalmente si los adultos y juveniles de *Ambystoma altamirani* y los renacuajos de *Dryophytes plicatus* responden conductualmente a las señales químicas de la Trucha Arcoíris no nativa (*Onchorhynchus mykiss*) y a la serpiente Jarretera Alpina de Cola-corta (*Thamnophis scaliger*). *Ambystoma altamirani* no respondió a las señales de *O. mykiss* pero aumentó su actividad en respuesta a las señales de *T. scaliger*. Individuos de *Ambystoma altamirani* fueron menos activos cuando había vegetación presente, y este efecto fue mayor en presencia de señales de depredadores. No hubo diferencias estacionales en la actividad. En conclusión, se demuestra que *A. altamirani* responde a las señales de depredadores de serpientes nativas, pero no a las señales de truchas no nativas. No está claro si las poblaciones ingenuas de *A. altamirani* de arroyos sin peces desarrollarán respuestas antidepredadores a *O. mykiss*. Desafortunadamente, la incapacidad de *A. altamirani* para coexistir con *O. mykiss* en tramos de arroyos donde ya se ha introducida *O. mykiss* no es un buen augurio para tal posibilidad. Similarmente, Los renacuajos de *Dryophytes plicatus* no alteraron la actividad en respuesta a las señales de *O. mykiss*, pero aumentaron la actividad en presencia de señales de *T. scaliger*. En conclusión, estos resultados muestran que los renacuajos de *D. plicatus* responden conductualmente a las señales de un depredador nativo, *T. scaliger*, pero no a las señales de *O. mykiss* que es no nativa. Estos resultados pueden explicar, en parte, por qué *D. plicatus* puede coexistir con *T. scaliger* pero no con *O. mykiss*.

**Palabras clave:** Actividad, Comportamiento antidepredador, *Ambystoma altamirani*, *Dryophytes plicatus*, *Oncorhynchus mykiss*, *Thamnophis scaliger*

**Abstract.** Introduced trout are a threat to native salamander and anuran populations. The ability of these native amphibians to behaviorally respond to the presence of non-native trout may be important in allowing their populations to persist in the presence of the non-native predators. This study experimentally examined whether adult and juvenile *Ambystoma altamirani* and tadpoles of *Dryophytes plicatus* behaviorally respond to chemical cues from non-native Rainbow Trout (*Onchorhynchus mykiss*) and a native garter snake (*Thamnophis scaliger*). *Ambystoma altamirani* did not respond to *O. mykiss* cues but increased activity in the response to *T. scaliger* cues. *Ambystoma altamirani* were less active when vegetation was present, and this effect was greater in the presence of predator cues. There were no seasonal differences in activity. In conclusion, this study demonstrated *A. altamirani* respond to native snake predator cues but not to non-native trout cues. It is unclear if naïve populations of *A. altamirani* from fishless streams will evolve antipredator responses to *O. mykiss*. Unfortunately, the inability of *A. altamirani* to coexist with *O. mykiss* in stream reaches where *O. mykiss* have already been introduced does not bode well for such a possibility. Similarly, *Dryophytes plicatus* tadpoles did not alter activity in response to cues from *O. mykiss* but increased activity in the presence of cues from *T. scaliger*. In conclusion, these results show *D. plicatus* tadpoles respond behaviourally to cues from a native predator, *T. scaliger*, but not to cues from non-native *O. mykiss*. These results may explain, in part, why *D. plicatus* can co-occur with *T. scaliger* but not *O. mykiss*.

**Keywords:** Activity, Antipredator behaviour, *Ambystoma altamirani*, *Dryophytes plicatus*, *Oncorhynchus mykiss*, *Thamnophis scaliger*

## Introducción

*Ambystoma altamirani* es una especie de salamandra endémica al Eje Neovolcánico de la parte central de México (Taylor y Smith, 1945; Lemos-Espinal et al., 1999). Actualmente está considerado como en peligro de extinción por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2022-2) y como amenazada por el gobierno mexicano (SEMARNAT, 2019). Muchos de los sitios en donde *A. altamirani* habita, al igual que gran parte de los sitios de otras especies de *A. altamirani*, están siendo impactados por actividades humanas, especialmente por el crecimiento de áreas urbanas, contaminación de arroyos, expansión de la frontera agrícola, e introducción de peces no nativos como la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) (e.g., Lemos-Espinal et al., 1999; Griffiths et al., 2004; Frías-Alvarez et al., 2010). Adicionalmente, se sabe que *A. altamirani* puede ser infectado por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Frías-Alvarez et al., 2008). Estudios genéticos de poblaciones de *A. altamirani* han encontrado evidencias de un bajo flujo génico y bajo tamaño poblacional, sugiriendo que las poblaciones de esta especie podrían ser particularmente susceptibles a la extirpación debido al aislamiento que estas poblaciones presentan con otras poblaciones dentro del intervalo distribucional de la especie (Parra-Olea et al., 2012). Desafortunadamente, se sabe poco sobre la ecología e historia natural de esta rara y peligro de extinción especie de Salamandra, más allá de algunas poblaciones que reportan sobre ella (Taylor, 1938; Taylor y Smith, 1945; Maldonado Koerdell, 1947; Lemos-Espinal et al., 1999, 2015, 2016b, Villarreal-Hernández et al., 2019, 2020a,b; Villanueva-Camacho, 2020), y algunos estudios sobre sus huevos y crecimiento de larvas (Brandon y Altig, 1973). De tal forma que la carencia de conocimientos puede dañar los esfuerzos de conservación de esta especie. Por otra parte, esta misma situación se puede argumentar para la Ranita Plegada (*Dryophytes plicatus*), especie endémica a la parte central de México, cuyo estatus de conservación de acuerdo a la UICN es de preocupación menor (UICN, 2022-2) y de amenazada de acuerdo a la SEMARNAT (2019). Sin embargo, los estudios sobre esta especie son aún más escasos (Lemos-Espinal et al., 2016a; Estrella-Zamora et al., 2018; Villarreal-Hernández et al. 2019).

Conocer la historia natural de poblaciones de *A. altamirani* y *D. plicatus* en las poblaciones de Arroyo Los Axolotes, Sierra de las Cruces, así como las diferencias que existen entre las respuestas de estas dos especies de anfibios a depredadores introducidos (trucha arcoíris [*Oncorhynchus mykiss*]) y nativos (culebra jarretera de montaña de cola corta [*Thamnophis scaliger*]) es necesario para poder generar planes de conservación en la Sierra de las Cruces.

### **Antecedentes**

Las especies no nativas pueden tener efectos significativos en los anfibios nativos (Nunes et al., 2019). En particular, los peces no nativos a menudo tienen efectos negativos en las poblaciones de salamandras y renacuajos de anuros nativos y pueden conducir a la extirpación de poblaciones de estos anfibios de arroyos, estanques o lagos (Petranka 1983; Maret et al., 2006). Las truchas introducidas parecen ser especialmente problemáticas para las poblaciones nativas de salamandras, ya que la presencia de estos peces no nativos conduce a la disminución o extirpación de las poblaciones (Barr y Babbitt 2007; Pilliod et al., 2010, 2013; Miró y Ventura 2020), en parte porque pueden ser depredadores muy efectivos de las salamandras (Tyler et al., 1998; Pearson y Goater 2009).

La capacidad de las salamandras nativas para responder conductualmente a la presencia de truchas no nativas puede darles alguna esperanza de persistir en la presencia de depredadores no nativos. Sin embargo, la evidencia sobre si las salamandras nativas pueden detectar y responder a las señales de las truchas no nativas es mixta. Hay algunas especies de salamandras que responden a las señales de truchas no nativas, generalmente reduciendo la actividad o cambiando el uso de su hábitat (Hoffman et al., 2004; Gall y Mathis 2010; Polocavia et al. 2017). Sin embargo, también hay varios ejemplos de especies de salamandras que no responden conductualmente a la presencia de señales de especies de truchas no autóctonas (p. ej., Pearson y Goater 2009; Gall y Mathis 2010; Dempsey et al. 2022).

Además de los depredadores no nativos como la trucha, las salamandras nativas también deben enfrentarse a los depredadores nativos. Las serpientes son depredadores nativos comunes de las salamandras (Jobe et al., 2019), especialmente las serpientes del género *Thamnophis* (Fouquette 1954; García y Drummond 1988; Hampton 2008; García-Garrido et al. 2016). Ha habido relativamente pocos estudios sobre cómo las salamandras acuáticas

responden a las señales de posibles serpientes depredadoras. Las larvas de *Ambystoma texanum* tendieron a disminuir el uso de refugio en presencia de señales de serpientes (Kats 1988). *Siren lacertina* mostró niveles más altos de comportamiento antidepredador en presencia de señales de una serpiente depredadora especialista (*Farancia abacura*) que de señales de control o de una serpiente depredadora generalista (*Nerodia fasciata*) (Crawford et al., 2012). *Notophthalmus viridescens* no alteró su actividad en presencia de señales de *Nerodia sipedon*, que es un depredador generalista que rara vez depreda a *N. viridescens* (Chapman et al., 2016). Se necesitan más estudios sobre especies adicionales tanto de salamandras acuáticas como de serpientes.

Por otra parte, la capacidad de los renacuajos para responder a las señales de los depredadores no nativos es variable. Por ejemplo, muchas especies de renacuajos no reconocen ni responden a las señales de los depredadores no nativos (Smith et al., 2008; Gomez-Mestre y Díaz-Paniagua, 2011). Sin embargo, algunas especies son capaces de reconocer y responder a depredadores no nativos, a menudo reduciendo su actividad (Lawler et al., 1999; Smith et al., 2010; Pujol-Buxó et al., 2013; Berec et al., 2016). Si una especie de renacuajo nativo responde o no a un depredador no nativo puede ser complejo. Por ejemplo, los renacuajos de *Rana dalmatina* que no habían experimentado depredadores de peces respondieron a las señales de peces nativos e invasores que históricamente habían estado presentes al disminuir su actividad sólo cuando esos peces habían sido alimentados con renacuajos, mientras que no respondieron a las señales de peces recién llegados incluso cuando estos habían sido alimentados con renacuajos (Hettyey et al., 2016).

Un grupo particular de depredadores no nativos que pueden tener impactos negativos significativos en los anfibios nativos son las truchas. Las truchas introducidas pueden causar disminuciones o restricciones de rango en las especies nativas de anuros, a menudo a través de la depredación de crías o renacuajos (por ejemplo: Gillespie, 2001; Bosch et al., 2006; Miró y Ventura, 2020; Miloch et al., 2020). La trucha también puede causar cambios en la composición de las comunidades de anuros (Krynak et al., 2020). Tal como se ha observado para los depredadores no nativos, existe una variabilidad en la respuesta de comportamiento de los renacuajos nativos a la trucha. Algunas especies responden a la presencia de señales de truchas nativas o no nativas reduciendo la actividad (Feminella y Hawkins, 1994; Bosch

et al., 2006; Hartman y Lawler, 2014; Polo-Cavia et al., 2020). Sin embargo, otras especies no lo hacen (Grasso et al., 2010; Garcia et al., 2012; Polo-Cavia et al., 2017).

## **Objetivos**

1. Determinar cuáles son las respuestas conductuales que desarrolla *A. altamirani* en ambientes artificiales de laboratorio a la presencia de señales de depredadores introducidos (*O. mykiss*) y nativos (*T. scaliger*), en la población de Arroyo Los Axolotes, municipio Isidro Fabela, Sierra Las Cruces, estado de México.
2. Determinar cuáles son las respuestas conductuales que desarrolla *D. plicatus* en ambientes artificiales de laboratorio a la presencia de señales de depredadores introducidos (*O. mykiss*) y nativos (*T. scaliger*), en la población de Arroyo Los Axolotes, municipio Isidro Fabela, Sierra Las Cruces, estado de México.
3. Comparar el uso de espacios que presenta *A. altamirani* en su ambiente natural a la presencia de señales de depredadores introducidos (*O. mykiss*) y nativos (*T. scaliger*), en la población de Arroyo Los Axolotes, municipio Isidro Fabela, Sierra Las Cruces, estado de México.
4. Comparar el uso de espacios que presenta *D. plicatus* en su ambiente natural a la presencia de señales de depredadores introducidos (*O. mykiss*) y nativos (*T. scaliger*), en la población de Arroyo Los Axolotes, municipio Isidro Fabela, Sierra Las Cruces, estado de México.

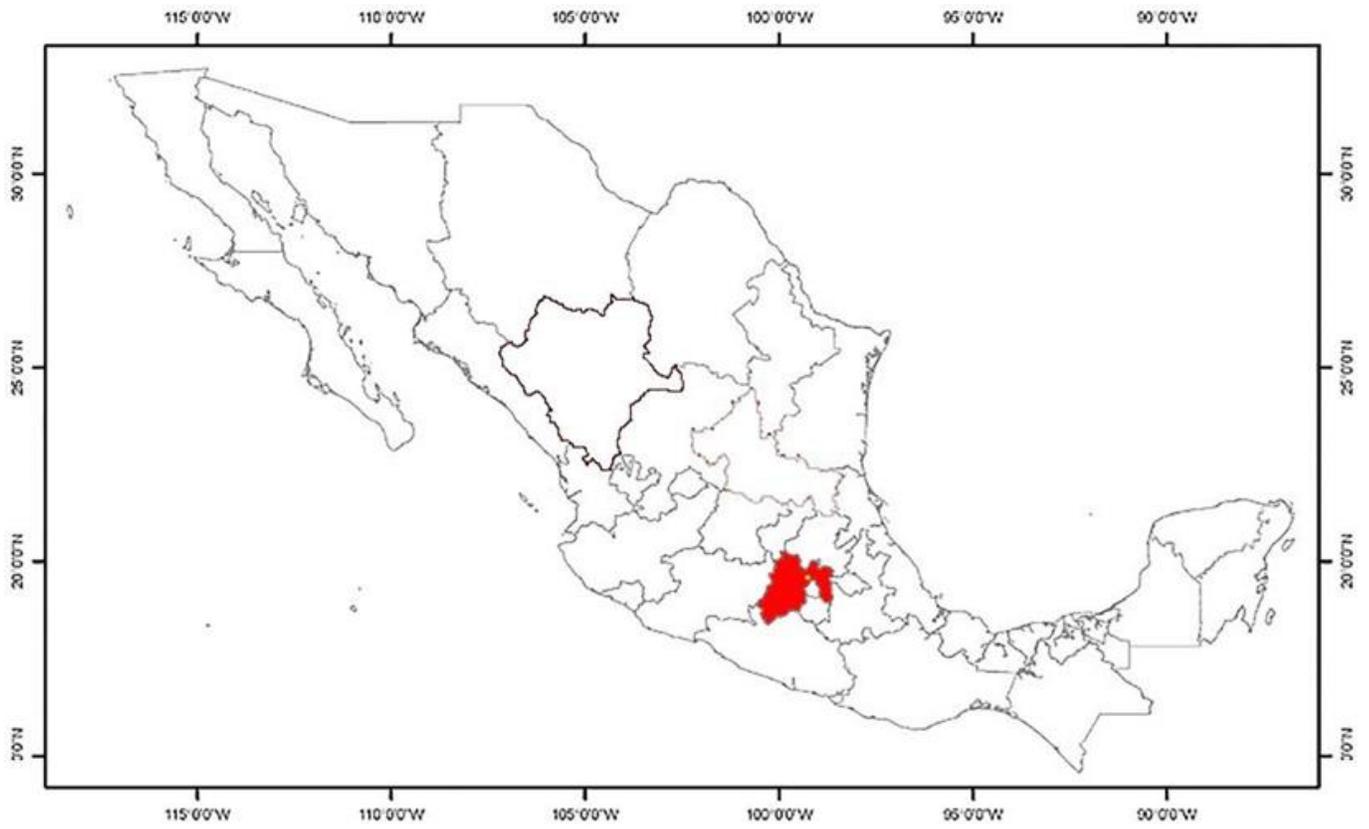
## **Hipótesis**

La conducta observada en *A. altamirani* y *D. plicatus* en presencia de depredadores nativos, será la misma en ambientes naturales que en ambientes experimentales de laboratorio.

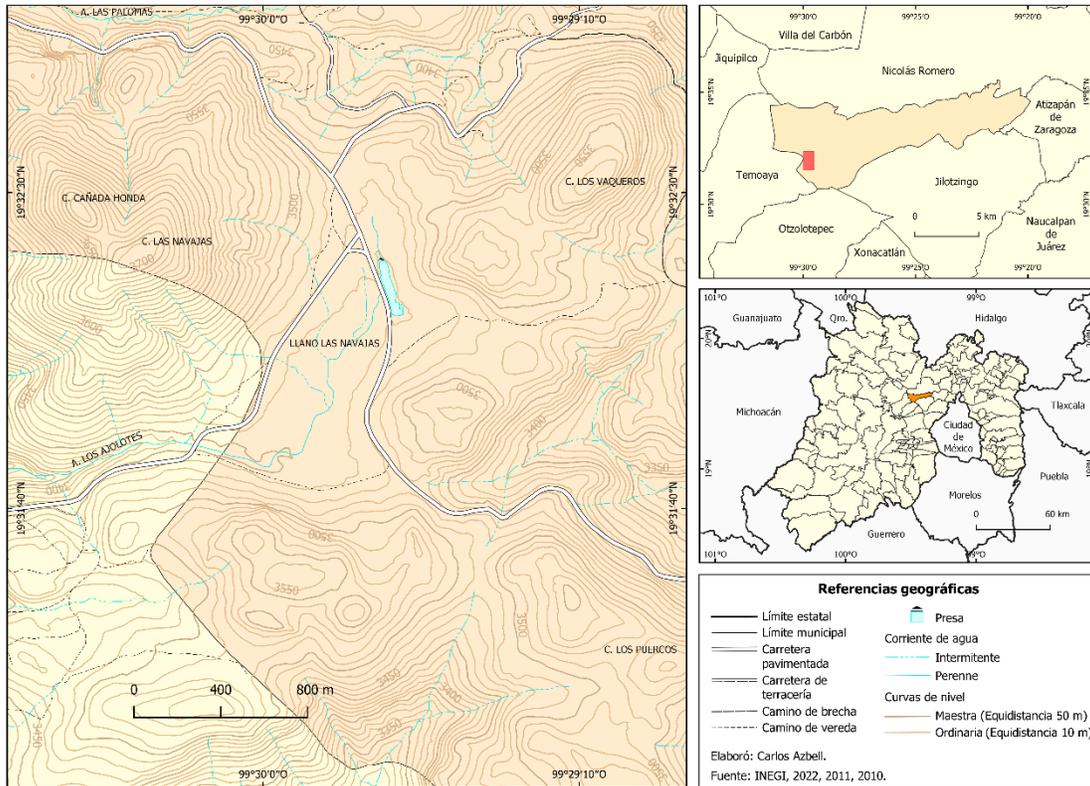
## Método

### Descripción del Área de Estudio

La Sierra de Las Cruces se localiza en la parte este del Eje Neovolcánico, está delimitada por las coordenadas 18°59'–19°43' N y 99°00'–99°40'O. Esta sierra constituye un límite morfológico entre las cuencas de México (2,220 msnm) y Toluca (2,400 msnm). Tiene una longitud de 110 km y una anchura de 47 km en su parte norte y 27 km en su parte sur. Está conformada por ocho estratovolcanes sobrepuestos principales denominados, de sur a norte, Zempoala (3,690 m), La Corona (3,770 m), San Miguel (3,870 m), Salazar (3,660 m), Chimalpa (3,420 m), Iturbide (3,620 m), La Bufa (3,460 m) y La Catedral (3,780 m), y otros de menor dimensión como el volcán Ajusco. Estos volcanes tuvieron periodos alternados de actividad efusiva y explosiva desde el Plioceno hasta el Pleistoceno y han sido afectados por varios sistemas de fallas. La Sierra de Las Cruces está dividida en tres grandes bloques: norte, centro y sur, delimitados por fallas de dirección este a oeste. Estos bloques presentan diferencias de altitud, pendiente, densidad y dirección de morfolineamientos, patrones de drenaje, energía del relieve, profundidad de disección y orientación. Esta sierra posee tres sistemas de fallas principales: 1) norte a sur; 2) noreste a suroeste; y 3) este a oeste. Estos sistemas de fallas han interactuado conjuntamente como fallas normales desde el Pleistoceno hasta el Reciente, por lo que se considera que su reactivación jugó un papel muy importante en el arreglo morfoestructural de la Sierra de Las Cruces y en la configuración del basamento de la cuenca de México (García-Palomo et al., 2008). 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 pastizal llamado Llano Las Navajas (19°32'19"N; 99°29'97.8"O; 3,475 m de altitud), éste es un pastizal de montaña localizado en el municipio de Isidro Fabela (Figuras 1 y 2), 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).



**Fig. 1** Mapa de la República Mexicana mostrando en rojo el Estado de México, y en amarillo el municipio de Isidro Fabela.



**Fig. 2** Ubicación de la zona de estudio (Llano Las Navajas – Arroyo Los Axolotes), Sierra de las Cruces, mpio. Isidro Fabela, estado de México

### Observaciones 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* y *D. plicatus*, todos los individuos observados fueron registrados y se hicieron observaciones sobre la presencia de la culebra *Thamnophis scaliger* y la conducta presentada por *A. altamirani* y *D. plicatus* en presencia de esta serpiente.

### Conducta en presencia de señales de depredadores

#### *Ambystoma altamirani*

Se capturaron adultos y juveniles de *A. altamirani* del Arroyo Los Axolotes, mpio. Isidro Fabela, México, utilizando una red de malla sumergible, cada dos semanas durante el periodo

comprendido de diciembre 2021 a noviembre 2022. Se transportó a los individuos capturados a una instalación cercana ubicada 700 m al norte del sitio de captura. Esta instalación (casa del Ejido Las Palomas) contaba con seis acuarios de 36 L de capacidad (40x30x30 cm). Se colocó una cuadrícula de 2.5x2.5 cm debajo del fondo transparente de los acuarios para facilitar la medición de los niveles de actividad.

Se llevó a cabo un experimento completamente factorial con tres tratamientos de señales de depredadores (control, serpiente, trucha) y dos tratamientos de vegetación (con vegetación, sin vegetación). Estos tratamientos fueron creados utilizando 10 L de agua de arroyo (**control**), 10 L de agua en la que se había colocado una serpiente *T. scaliger* durante un mínimo de 24 horas, la serpiente había sido recolectada en los alrededores del Arroyo los Axolotes (**serpiente**), o 10 L de agua de un criadero de truchas (*O. mykiss*) ubicado en el Ejido Las Palomas, 700 m al norte del Arroyo los Axolotes (**trucha**). Asimismo, se crearon tratamientos de vegetación colocando vegetación artificial en la mitad del acuario (**con vegetación**) y dejando la otra mitad libre de vegetación (**sin vegetación**). Se evaluó a cada salamandra de forma individual en todos los tratamientos teniendo un orden aleatorio en las evaluaciones.

Al inicio de cada prueba, se colocó un individuo de *A. altamirani* en el centro del acuario, permitiéndole a cada salamandra aclimatarse durante cinco minutos. Posteriormente se grabó cada evaluación durante 15 minutos usando una cámara digital colocada sobre el acuario. Para cada prueba, se contó el número de líneas de cuadrícula cruzadas por la salamandra tomando a este número como índice de actividad. Al terminar las pruebas, todas las salamandras fueron devueltas a su lugar de captura original, ninguna salamandra fue sacrificada.

Se utilizó un modelo mixto de análisis de varianza de tres vías con tratamiento de depredador, tratamiento de vegetación y temporada (húmeda o seca) como efectos fijos y salamandra individual como efecto aleatorio para tener en cuenta el uso repetido de cada individuo en todas las combinaciones de tratamiento. Un análisis preliminar indicó que los machos, hembras y juveniles de *A. altamirani* no diferían en la actividad ( $F_{2,130.1} = 0.65$ ,  $P = 0.52$ ; efecto aleatorio del individuo: Wald  $P < 0.0001$ ). Debido a esto, no se incluyó el término sexo/estadio en el análisis final. Se utilizó un valor  $\alpha$  de 0.05 para determinar la significancia

estadística. Se utilizó el programa JMP16.2 Pro (Instituto SAS, Cary, Carolina del Norte, EEUU) para todos los análisis estadísticos.

### **Dryophytes plicatus**

Se capturaron renacuajos de *D. plicatus* del Arroyo Los Axolotes, mpio. Isidro Fabela, estado de México, utilizando una red de malla sumergible durante aquellos meses en que los renacuajos estuvieron presentes (diciembre 2021, junio – noviembre 2022). Los individuos capturados fueron transportados a una instalación cercana (casa en el Ejido Las Palomas), ubicada 700 m al norte del sitio de captura, en esta instalación se llevaron a cabo los experimentos utilizando seis acuarios de 36 L (40x30x30 cm). Se colocó una cuadrícula de 2.5x2.5 cm debajo del fondo transparente de los acuarios.

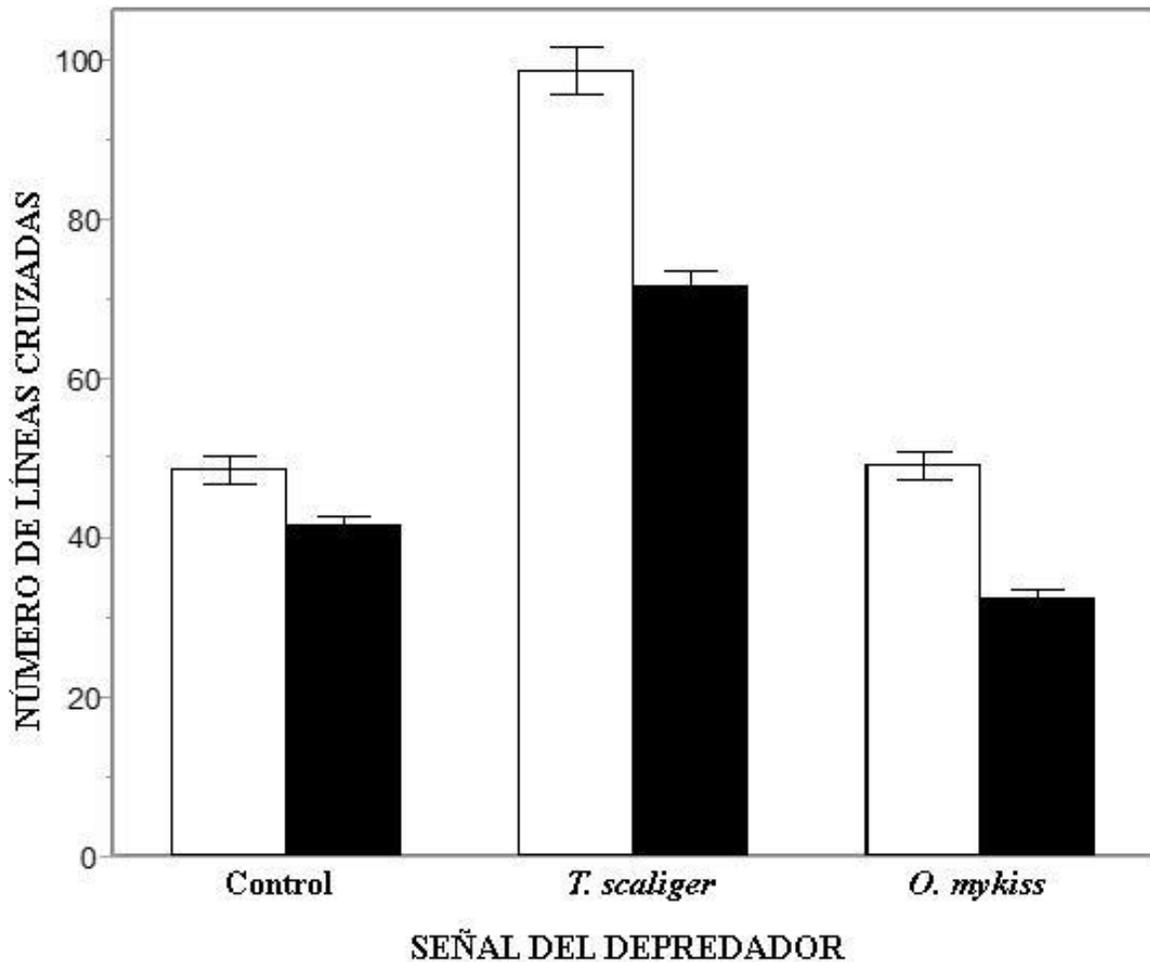
Los tratamientos de depredadores se crearon utilizando 10 L de agua de arroyo (control), 10 L de agua en la que había permanecido una serpiente *Thamnophis scaliger* durante 24 horas y la cual había sido capturada en los alrededores del Arroyo Los Axolotes (serpiente), o 10 L de agua de un criadero de truchas (*O. mykiss*) ubicado en el Ejido Las Palomas, 700 m al norte del Arroyo los Axolotes (**trucha**). Asimismo, se crearon tratamientos de vegetación colocando vegetación artificial en la mitad del acuario y dejando la otra mitad sin vegetación. Cada uno de los renacuajos fue evaluado en todos los tratamientos.

Al comienzo de cada prueba, se introdujo un individuo de *D. plicatus* en el acuario apropiado. Se permitió que cada renacuajo se aclimatara durante cinco minutos. Posteriormente se grabó el experimento desde arriba durante 15 minutos usando una cámara digital. Para cada ensayo, se contó el número de líneas de cuadrícula cruzadas por el renacuajo como un índice de su actividad. Se utilizó un modelo mixto de análisis de varianza de dos vías con tratamiento de depredador y tratamiento de vegetación como efectos fijos y renacuajos individuales como efecto aleatorio. Utilizamos un valor de  $\alpha$  de 0.05 para determinar la significación estadística. Se utilizó el programa JMP16.2 Pro (Instituto SAS, Cary, Carolina del Norte, EEUU) para todos los análisis estadísticos.

## Resultados

### **Ambystoma altamirani**

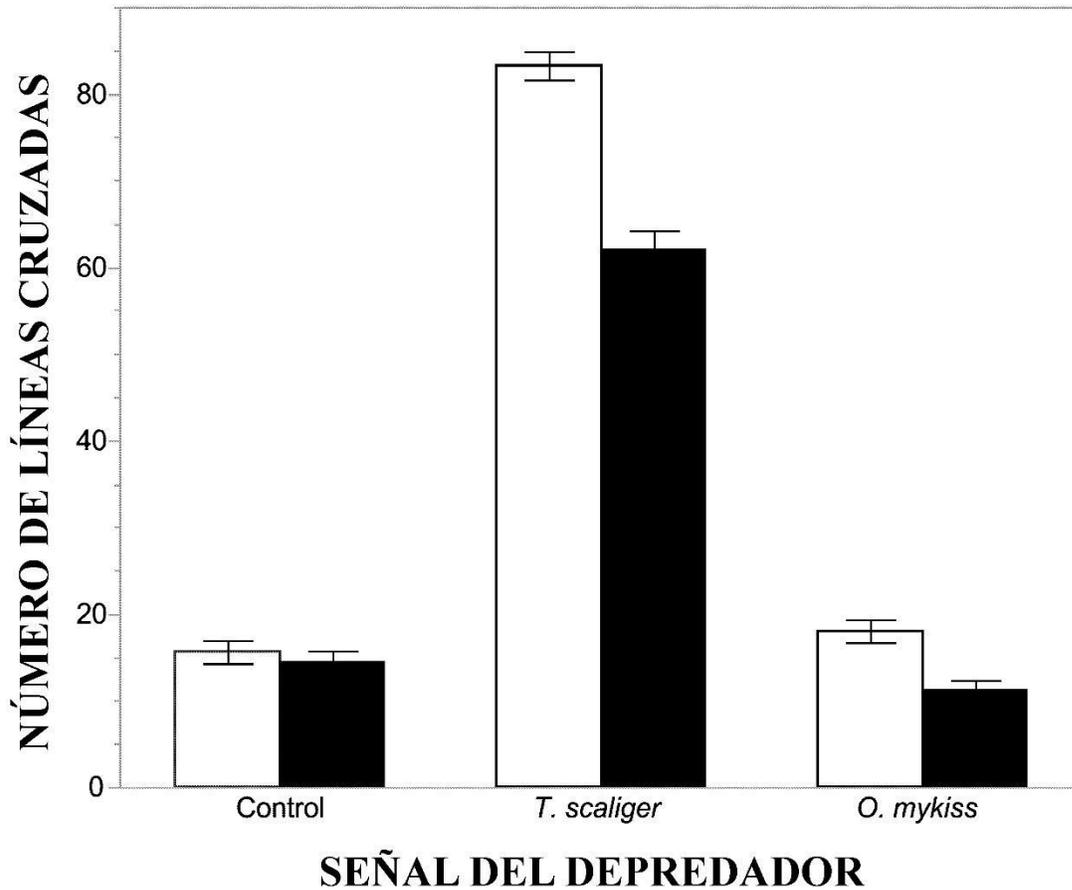
La actividad de *A. altamirani* fue casi el doble en el tratamiento con señal de serpiente en comparación con la señal de control y la señal de trucha (Fig. 3:  $F_{2,662.6} = 309.9$ ,  $P < 0.0001$ ). La actividad fue mayor en los ensayos sin vegetación en comparación con los ensayos con vegetación (Fig. 3:  $F_{1,662.6} = 107.7$ ,  $P < 0.0001$ ). La estación (húmeda o seca) no tuvo efecto sobre el nivel de actividad de *A. altamirani* ( $F_{1,131.9} = 1.08$ ,  $P = 0.30$ ). Hubo una interacción significativa entre el tratamiento con señal de depredador y la vegetación, con un efecto de vegetación mayor en los dos tratamientos con depredador, especialmente en el tratamiento con señal de serpiente, en comparación con el tratamiento de control (Fig. 3:  $F_{2,662.6} = 12.4$ ,  $P < 0.0001$ ). La interacción entre el tratamiento de la señal del depredador y la temporada no fue significativa ( $F_{2,662.6} = 2.90$ ,  $P = 0.055$ ), ni tampoco la interacción entre la vegetación y la temporada ( $F_{1,662.6} = 2.17$ ,  $P = 0.14$ ). La interacción de tres vías entre la señal del depredador, la vegetación y la estación no fue significativa ( $F_{2,662.6} = 0.47$ ,  $P = 0.62$ ). El efecto aleatorio de individuo no fue significativo (Wald  $P = 0.95$ ).



**Figura 3** Promedio ( $\pm 1$  error estándar) de líneas cruzadas, índice de actividad, por *Ambystoma altamirani* cuando se expone a señales de “no depredador” (control), señales de un depredador serpiente nativa, *Thamnophis scaliger*, o señales de un depredador trucha no nativa, *Oncorhynchus mykiss*, ya sea en presencia (barras negras) o ausencia (barras blancas) de vegetación artificial.

### **Dryophytes plicatus**

El número de líneas cruzadas por los renacuajos de *D. plicatus* fue casi cinco veces mayor en el tratamiento con señal de serpiente en comparación con la señal de control y la señal de trucha (Figura 4;  $F_{2,764} = 1043.8$ ,  $P < 0.0001$ ). La actividad fue mayor en los ensayos sin vegetación en comparación con los ensayos con vegetación (Figura 4;  $F_{1,764} = 64.8$ ,  $P < 0.0001$ ). El efecto de la vegetación sobre la actividad fue mayor en el tratamiento con señal de serpiente en comparación con el control y los tratamientos con señal de trucha (Figura 4; interacción señal\*vegetación:  $F_{2,764} = 25.1$ ,  $P < 0.0001$ ). El efecto aleatorio de individuo no fue significativo (Wald  $P = 0,52$ ).



**Figura 4** Promedio ( $\pm 1$  error estándar) de líneas cruzadas, índice de actividad, por renacuajos de *Dryophytes plicatus* cuando se expone a señales de “no depredador” (control), señales de un depredador serpiente nativa, *Thamnophis scaliger*, o señales de un depredador trucha no nativa, *Oncorhynchus mykiss*, ya sea en presencia (barras negras) o ausencia (barras blancas) de vegetación artificial.

## Discusión y conclusiones

### *Ambystoma altamirani*

En los experimentos realizados, *A. altamirani* no respondió conductualmente a las señales de *O. mykiss* que es un depredador no nativo introducido en gran parte de Sierra de las Cruces, pero aumentó la actividad en presencia de señales de *T. scaliger* que es un depredador nativo. La actividad fue mayor en las pruebas cuando la vegetación estaba ausente que cuando estaba presente, y este efecto fue mayor cuando las señales de los depredadores estaban presentes. La actividad no difirió entre la estación húmeda y seca.

El hecho de que *A. altamirani* no responda conductualmente a las señales de *O. mykiss* es similar a algunos, pero no a todos, los reportes anteriores sobre la respuesta de las salamandras nativas a las especies de truchas introducidas (por ejemplo: Pearson y Goater, 2009; Gall y Mathis, 2010; Dempsey et al., 2022). La falta de una respuesta de comportamiento de *A. altamirani* a *O. mykiss* es potencialmente problemática y puede hacerlos susceptibles a la depredación de las truchas. Hay evidencia de que *A. altamirani* no puede coexistir con *O. mykiss* en arroyos en el centro de México (Estrella-Zamora et al., 2018; Guerrero de la Paz et al., 2020). Desafortunadamente, la incapacidad de *A. altamirani* para responder a *O. mykiss* es probablemente una consecuencia de su ingenuidad con respecto a la desconocida *O. mykiss*, especialmente porque los arroyos en los que *A. altamirani* habita no existen peces nativos. No está claro si estas poblaciones de *A. altamirani* podrán desarrollar respuestas antidepredadores a *O. mykiss*; sin embargo, hay algunos casos en los que la exposición a depredadores no nativos parece haber resultado en la evolución de respuestas conductuales a los nuevos depredadores por parte de las salamandras nativas (por ejemplo: Taylor 1983; Dempsey et al., 2022).

En contraste con los resultados de las señales de *O. mykiss*, *A. altamirani* respondió a las señales de un depredador de serpiente nativo, *T. scaliger*. Sin embargo, en lugar de disminuir la actividad, la aumentaron en presencia de las señales de serpiente. Puede ser que el aumento de la actividad o el movimiento de *A. altamirani* sea un intento de escapar de la posible presencia de un depredador. Por ejemplo, las larvas de *Ambystoma barbouri* mostraron un mayor comportamiento a la deriva en presencia de depredadores de peces (*Lepomis cyanellus*) en comparación con las larvas en los hábitats de control, y por la noche sus niveles de actividad aumentaron en presencia de depredadores de peces, probablemente como un medio para escapar de las pozas con peces. (Sih et al., 1992).

Por otra parte, *A. altamirani* fue más activa en ensayos sin vegetación artificial en comparación con aquellos con vegetación artificial, y este efecto fue mayor en ensayos con depredadores. Esto es lo contrario de lo que se esperaría si la vegetación brindara protección contra los depredadores. De hecho, la complejidad de la vegetación en los lagos influyó positivamente en el número de larvas de *Ambystoma macrodactylum* capturadas en lagos con truchas, *O. mykiss* y *Oncorhynchus clarki* (Kenison et al., 2016). En los experimentos de esta tesis se observó que *A. altamirani* optó por utilizar la mitad sin vegetación de un acuario

sobre el lado del acuario que contenía vegetación artificial (R. Sánchez-Sánchez, O. Méndez-Méndez, J. Hernández-Luria, G.R. Smith y J.A. Lemos-Espinal observación personal). Sin embargo, en arroyos, *A. altamirani* se encuentra con mayor frecuencia en tramos con vegetación (Lemos-Espinal et al., 2016b). Por lo tanto, el efecto observado de la vegetación artificial sobre la actividad que se observó puede ser una consecuencia de la naturaleza artificial de la vegetación en los experimentos aquí desarrollados. Otros experimentos que utilicen vegetación real pueden ayudar a determinar si el efecto observado aquí es simplemente una consecuencia del diseño experimental o es un efecto real. Además, las observaciones de campo del comportamiento de *A. altamirani* en tramos de arroyos con y sin vegetación también ayudarían a abordar esta cuestión.

En conclusión, se ha demostrado que *A. altamirani* puede responder a las señales de un depredador serpiente nativo, *T. scaliger*, pero no a las señales de un depredador pez no nativo, *O. mykiss*. Estas respuestas fueron consistentes independientemente de la temporada o el sexo y el estadio de desarrollo (es decir, adultos frente a juveniles). No está claro si las poblaciones ingenuas de *A. altamirani* de arroyos históricamente sin peces, como el Arroyo Los Axolotes, podrán desarrollar una respuesta adecuada contra los depredadores si se introduce *O. mykiss*. Desafortunadamente, la aparente falta de coexistencia de *A. altamirani* y *O. mykiss* en tramos de arroyos en los que ya se introdujo *O. mykiss* (Estrella-Zamora et al., 2018; Guerrero de la Paz et al., 2020) no es un buen augurio para tener esta posibilidad.

### ***Dryophytes plicatus***

Los renacuajos de *Dryophytes plicatus* evaluados en esta tesis no alteraron su actividad en respuesta a las señales de la *O. mykiss* (depredador no nativo), pero mostraron una mayor actividad en presencia de señales de la *T. scaliger* (depredador nativo). Además, la actividad fue generalmente mayor en ausencia de vegetación artificial, especialmente en las pruebas con señales de serpientes, pero no alteró cualitativamente la respuesta a las diversas señales. Estos resultados son algo similares a los de Kiesecker et al. (1996), quienes encontraron que los renacuajos de *Bufo boreas* (= *Anaxyrus boreas*) respondían conductualmente a la presencia de señales de culebras (*Thamnophis sirtalis*), pero no respondían a las señales de

truchas arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), aunque encontraron una actividad reducida en presencia de señales de serpiente en lugar del aumento de actividad que aquí se reporta.

La falta de una respuesta de comportamiento de los renacuajos de *D. plicatus* a las señales de *O. mykiss* sugiere que pueden ser particularmente propensos a la depredación por parte de estos peces no nativos. De hecho, *D. plicatus* rara vez coexiste con *O. mykiss* en los arroyos cercanos a al sitio de estudio donde se desarrolló esta tesis a pesar de utilizar hábitats generalmente similares (Estrella-Zamora et al., 2018). La falta de una respuesta de comportamiento a las señales de *O. mykiss* también se observa en otras especies de renacuajos (Grasso et al, 2010; Garcia et al., 2012; Polo-Cavia et al., 2017). Una advertencia sobre los resultados que aquí se encontraron es que los renacuajos utilizados eran de un arroyo sin evidencia de presencia pasada o actual de *O. mykiss*. Puede ser que *D. plicatus* pueda desarrollar respuestas de comportamiento a *O. mykiss* o aprender respuestas de comportamiento. De hecho, hay algunas especies de renacuajos que responden a truchas no nativas (Bosch et al., 2006; Hartman y Lawler, 2014; Polo-Cavia et al., 2020). También hay evidencias de que las respuestas a las truchas como depredadoras puede estar condicionada en renacuajos (Garcia et al., 2019).

Los experimentos de esta tesis muestran que los renacuajos de *D. plicatus* alteraron su actividad en presencia de señales del *T. scaliger*, depredador nativo, pero esto fue un aumento, no una disminución en la actividad. Los renacuajos de *Rana okaloosae* también aumentaron su actividad en presencia de señales de serpientes en relación con los controles y las señales de peces (Bishop et al., 2012). Sin embargo, la mayoría de las especies de renacuajos previamente estudiadas reducen su actividad en presencia de señales de serpientes (Griffiths et al., 1998; Kupferberg, 1998; Gonzalo et al., 2007; Bishop et al., 2012; Zhang et al., 2015) o no responden a las señales de las serpientes (Griffiths et al., 1998). Puede ser que el aumento en la actividad que se observó en los renacuajos de *D. plicatus* indique que los renacuajos están tratando de alejarse de las señales de las serpientes. Esta puede ser una respuesta apropiada en este caso. Se ha observado a *T. scaliger* alimentándose “perchando” sobre la superficie del agua en la vegetación que sobresale o en la orilla del arroyo (Villarreal-Hernández et al., 2019). Alejarse del sitio de la percha podría ser una estrategia efectiva. Por ejemplo, el aumento de la actividad en presencia del insecto depredador, *Belostoma elongatum*, por parte de los renacuajos de *Scinax nasicus* puede ser un intento de alejar al

depredador con la estrategia de sentarse y esperar (Gómez y Kehr, 2013). Además, los renacuajos de *Hyla regilla* cambiaron el uso de su hábitat en presencia de *Thamnophis hydrophilus*, presumiblemente para evitar al depredador (Kupferberg, 1998).

En conclusión, los resultados aquí presentados muestran que los renacuajos de *D. plicatus* responden conductualmente a las señales de un depredador nativo, *T. scaliger*, pero no responden a las señales de un depredador no nativo, *O. mykiss*. Estos resultados pueden explicar, en parte, porque *D. plicatus* puede coexistir con *T. scaliger* (Villarreal-Hernández et al., 2019) pero no con *O. mykiss* (Estrella-Zamora et al., 2018). No está claro si *D. plicatus* podrá desarrollar una respuesta adaptativa a *O. mykiss*. Sería esclarecedor realizar más experimentos que examinen la respuesta conductual a las señales de *O. mykiss* por parte de *D. plicatus* provenientes de arroyos con y sin *O. mykiss*.

## Bibliografía

- Barr GE, Babbitt KJ (2007) Trout affect the density, activity and feeding of a larval plethodontid salamander. *Freshwater Biology* 52:1239–1248.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01759.x>
- Bartson S, Ogilvie J, Petroff AJ, Smith GR, Rettig JE (2018) Effect of pond dye on the response of Southern Leopard Frog tadpoles (*Lithobates sphenoccephalus*) to Western Mosquitofish (*Gambusia affinis*) cues. *Basic and Applied Herpetology* 32 (2018): 71-76
- Barr, G.E., and K.J. Babbitt. 2007. Trout affect the density, activity and feeding of a larval plethodontid salamander. *Freshwater Biology* 52:1239–1248.  
<https://doi.org/10.11160/bah.93>
- Berec M, Klapka V, Zemek R (2016) Effect of an alien turtle predator on movement activity of European brown frog tadpoles. *Ital. J. Zool.* 83:68-76.  
<https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1139195>
- Brandon RA, Altig RG (1973) Eggs and small larvae of two species of *Rhyacosiredon*. *Herpetologica* 29: 349–351.
- Bishop DC, Haas CA, Mahoney LO (2012) Response of *Lithobates okaloosae*, *L. clamitans* and *L. sphenoccephala* tadpoles to chemical cues of snake and fish predators. *Florida Sci.* 75:1-10.
- Bosch J, Rincón PA, Boyero L, Martínez-Solano I (2006) Effects of introduced salmonids on a montane population of Iberian frogs. *Conserv. Biol.* 20:180-189.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00296.x>
- Chapman TL, Spivey KL, Lundergan JM, Schmitz AL, Bast DL, Sehr EK, Gall BG (2017) Only fear the fatal foe: predation risk assessment by eastern newts (*Notophthalmus viridescens*) in response to common snapping turtles and other potential predators. *Ethology Ecology and Evolution* 29:218–228.  
<https://doi.org/10.1080/03949370.2015.1137358>

- Crawford BA, Hickman CR, Luhring TM (2012) Testing the threat-sensitive hypothesis with predator familiarity and dietary specificity. *Ethology* 118:41–48. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01983.x>
- Dempsey BL, Roden JW, Bidwell JR (2022) Predator-avoidance of larval black-bellied salamanders (*Desmognathus quadramaculatus*) in response to cues from native and nonnative salmonids. *Ethology Ecology and Evolution* 34:602–616. <https://doi.org/10.1080/03949370.2021.1988720>
- 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>
- Feminella JW, Hawkins CP (1994) Tailed frog tadpoles differentially alter their feeding behavior in response to non-visual cues from four predators. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 13:310-320. <https://doi.org/10.2307/1467249>
- Fouquette MJ Jr (1954) Food competition among four sympatric species of garter snakes, genus *Thamnophis*. *Texas Journal of Science* 6:172–188.
- Frías-Alvarez P, Vredenburg VT, Familiar-López M, Longcore JE, González-Bernal E, Santos-Barrera G, Zambrano L, Parra-Olea G (2008) Chytridiomycosis survey in wild and captive Mexican amphibians. *EcoHealth* 5: 18-26. <https://doi.org/10.1007/s10393-008-0155-3>
- Frías-Alvarez P, Zúñiga-Vega JJ, Flores-Villela O (2010) A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodiversity and Conservation* 19: 3699–3742. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9923-9>
- Gall BG, Mathis A (2010) Innate predator recognition and the problem of introduced trout. *Ethology* 116:47–58. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01718.x>
- García CM, Drummond H (1988) Seasonal and ontogenetic variation in the diet of the Mexican Garter Snake, *Thamnophis eques*, in Lake Tecocomulco, Hidalgo. *Journal of Herpetology* 22:129–134. <https://doi.org/10.2307/1563991>
- García-Garrido P, Alvarado-Díaz J, Suazo-Ortuño I (2016) *Ambystoma ordinarium*. Predation by a Black-necked Gartersnake (*Thamnophis cyrtopsis*). *Mesoamerican Herpetology* 3:461–463.
- García TS, Bredewig EM, Urbina J, Ferrari MCO (2019) Evaluating adaptive, carry-over, and plastic antipredator responses across a temporal gradient in Pacific chorus frogs. *Ecology* 100:e02825. <https://doi.org/10.1002/ecy.2825>
- García TS, Thurman LL, Rowe JC, Selego SM (2012) Antipredator behavior of American Bullfrogs (*Lithobates catesbeiana*) in a novel environment. *Ethology* 118:867-875. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2012.02074.x>
- García-Palomo A, Zamorano JJ, López-Miguel C, Galván-García A, Carlos-Valerio C, Ortega R, Macías JL (2008). El arreglo morfoestructural de la Sierra de las Cruces, México central. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 25, 158–178.
- Gillespie GR (2001) The role of introduced trout in the decline of the spotted tree frog (*Litoria spenceri*) in south-eastern Australia. *Biol. Conserv.* 100:187-198. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00021-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00021-0)

- Gómez VI, Kehr AI (2013) Interaction between competitors and predators and its effects on morphological and behavioural defences in *Scinax nasicus* tadpoles. Behaviour 150:921-937. <http://dx.doi.org/10.1163/1568539X-00003085>
- Gomez-Mestre I, Díaz-Paniagua C (2011) Invasive predatory crayfish do not trigger inducible defences in tadpoles. Proc. R. Soc. 278B:3364-3370. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2762>
- Gonzalo A, López P, Martín J (2007) Iberian green frog tadpoles may learn to recognize novel predators from chemical alarm cues of conspecifics. Anim. Behav. 74:447-453. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.11.032>
- Grasso RL, Coleman RM, Davidson C (2010) Palatability and antipredator response of Yosemite Toads (*Anaxyrus canorus*) to nonnative Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*) in the Sierra Nevada Mountains of California. Copeia 2010:457-462. <https://doi.org/10.1643/CH-09-033>
- Griffiths RA, Schley L, Sharp PE, Dennis JL, Román A (1998) Behavioural response of Mallorcan midwife toad tadpoles to natural and unnatural snake predators. Anim. Behav. 55:207-214. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0596>
- Griffiths RA, Graue V, Bride IG, McKay JE (2004) Conservation of the axolotl (*Ambystoma mexicanum*) at Lake Xochimilco, Mexico. Herpetological Bulletin 89: 4–11. <http://doi.org/10.13140/RG.2.1.3173.3208>
- 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. <http://doi.org/10.3897/herpetozoa.33.e56588>
- Hampton PM (2008) Prey items of the western ribbon snake, *Thamnophis proximus*. Southwestern Naturalist 53:115–118. [https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2008\)53\[115:PIOTWR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2008)53[115:PIOTWR]2.0.CO;2)
- Hartman R, Lawler S (2014) Evidence for contemporary evolution of behavioural response to introduced fish. Anim. Behav. 47:213-220. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.09.021>
- Hettyey A, Thonhauser KE, Bókony V, Penn DJ, Hoi H, Griggio M (2016) Naïve tadpoles do not recognize recent invasive predatory fishes as dangerous. Ecology 97:2975-2985. <https://doi.org/10.1002/ecy.1532>
- Hoffman RL, Larson GL, Samora B (2004) Responses of *Ambystoma gracile* to the removal of introduced nonnative fish from a mountain lake. Journal of Herpetology 38:578–585. <https://doi.org/10.1670/44-04A>
- Jobe KL, Montaña CG, Schalk CM (2019) Emergent patterns between salamander prey and their predators. Food Webs 21:e00128. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2019.e00128>
- Kats LB (1988) The detection of certain predators via olfaction by small-mouthed salamander larvae (*Ambystoma texanum*). Behavioral and Neural Biology 50:126–131. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(88\)90840-0](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(88)90840-0)
- Kenison EK, Litt AR, Pilliod DS, McMahan TE (2016) Role of habitat complexity in predator-prey dynamics between an introduced fish and larval Long-toed Salamanders (*Ambystoma macrodactylum*). Canadian Journal of Zoology 94:243–249.

- <https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0160>
- Kiesecker JM, Chivers DP, Blaustein AR (1996) The use of chemical cues in predator recognition by western toad tadpoles. *Anim. Behav.* 52:1237-1245.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0271>
- Kupferberg SJ (1998) Predator mediated patch use by tadpoles (*Hyla regilla*): Risk balancing or consequence of motionlessness? *J. Herpetol.* 32:84-92.  
<https://doi.org/10.2307/1565484>
- Krynak KL, Wessels DG, Imba SM, Krynak TJ, Snyder EZB, Lyons JA, Guayasamin JM (2020) Call survey indicates rainbow trout farming alters glass frog community composition in the Andes of Ecuador. *Amphib. Rept. Conserv.* 14:1-11.
- Lawler SP, Dritz D, Strange T, Holyoak M (1999) Effects of introduced mosquitofish and bullfrog on the threatened California red-legged frog. *Conserv. Biol.* 13:613-622.  
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98075.x>
- Lemos-Espinal JA (2003) *Rhyacosiredon altamirani*, *Rhyacosiredon leorae*, *Rhyacosiredon rivulare*. Fichas diagnósticas para 10 especies de anfibios y reptiles mexicanos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W002. México. D.F.
- Lemos-Espinal JA, Smith GR, Ballinger RE, Ramírez-Bautista A (1999) Status of protected endemic salamanders (*Ambystoma*: Ambystomatidae: Caudata) in the Transvolcanic Belt of México. *British Herpetological Society Bulletin* 68:1-4.
- 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 (2015) Diet of larval *Ambystoma altamirani* from Llano de los Axolotes, Mexico. *Current Herpetology* 34:75-79.  
<https://doi.org/10.5358/hsj.34.75>
- Maldonado-Koerdell M (1947) Notas anfibiológicas. I. Observaciones sobre algunos anfibios de la Cuenca de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 8(1/4): 229-242
- Maret TJ, Snyder JD, Collins JP (2006) Altered drying regime controls distribution of endangered salamanders and introduced predators. *Biological Conservation* 127:129-138. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.08.003>
- Miloch D, Bonino A, Leynaud GC, Lescano JN (2020) Endemic amphibians cornered in headwaters by trout invasion in a montane range in Argentina. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* 30:1988-1995. <https://doi.org/10.1002/aqc.3441>
- Miró A, Ventura M (2020) Introduced fish in Pyrenean high mountain lakes: impact on amphibians and other organisms, and conservation implications. *Limnetica* 39:283-297.  
<https://doi.org/10.23818/limn.39.19>

- Nunes AL, Fill JM, Davies SJ, Louw M, Rebelo AD, Thorp CJ, Vimercati G, Measey J (2019) A global meta-analysis of the ecological impacts of alien species on native amphibians. *Proceedings of the Royal Society* 286B:20182528. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2528>
- Parra-Olea G, Zamudio KR, Recuero E, Aguilar-Miguel X, Huacuz D, Zambrano L (2012) Conservation genetics of threatened Mexican axolotls (*Ambystoma*). *Animal Conservation* 15:61–72. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2011.00488.x>
- Pearson KJ, Goater KP (2009) Effects of predaceous and nonpredaceous introduced fish on the survival, growth, and antipredation behaviours of long-toed salamanders. *Canadian Journal of Zoology* 87:948–955. <https://doi.org/10.1139/Z09-084>
- Petranka JW (1983) Fish predation: a factor affecting the spatial distribution of a stream-breeding salamander. *Copeia* 1983:624–628. <https://doi.org/10.2307/1444326>
- Pilliod DS, Arkle RS, Maxell BA (2013) Persistence and extirpation in invaded landscapes: patch characteristics and connectivity determine effects of non-native predatory fish on native salamanders. *Biological Invasions* 15:671–685. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0317-7>
- Pilliod DS, Hossack BR, Bahls PF, Bull EL, Corn PS, Hokit G, Maxell BA, Munger JA, Wyrich A (2010) Non-native salmonids affect amphibian occupancy at multiple spatial scales. *Diversity and Distributions* 16:959–974. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00699.x>
- Polo-Cavia N, Boyero L, Martín-Beyer B, Barmuta LA, Bosch J (2017) Joint effects of rising temperature and the presence of introduced predatory fish on montane amphibian populations. *Anim. Conserv.* 20:128-134. <https://doi.org/10.1111/acv.12294>
- Polo-Cavia N, Boyero L, Martín-Beyer B, Navazo T, Bosch J (2020) Effects of coexistence and predator experience on antipredatory responses of montane amphibian larvae towards native and introduced salmonids. *Biol. Inv.* 22:379-390.
- Pujol-Buxó, E., San Sebastián, O., Garriga, N., Llorente, G.A. (2013): How does the invasive/native nature of species influence tadpoles' plastic responses to predators? *Oikos* 122:19-29. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02095-6>
- Pujol-Buxó E, San Sebastián O, Garriga N, Llorente GA (2013): How does the invasive/native nature of species influence tadpoles' plastic responses to predators? *Oikos* 122:19-29. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20617.x>
- Sánchez-Sánchez R, Mendez-Mendez O, Smith GR, Montoya-Ayala R, Woolrich-Piña GA, Lemos-Espinal JA (2022) Field observations of *Ambystoma altamirani* at near-freezing conditions at the Sierra de las Cruces, State of Mexico. *Phyllomedusa* 21(1): 67-69 <https://dx.doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v21i1p67-69>
- SEMARNAT (2019) Modificación al anexo normativo III, lista de especies en riesgo de la 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, publicada el 30 de diciembre del 2010 (14 noviembre 2019). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México. [https://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5578808&fecha=14/11/2019](https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5578808&fecha=14/11/2019)

- Sih A, Kats LB, Moore RD (1992) Effects of predatory sunfish on the density, drift, and refuge use of stream salamander larvae. *Ecology* 73:1418–1430.  
<https://doi.org/10.2307/1940687>
- Smith GR, Boyd A, Dayer CB, Winter KE (2008) Behavioral responses of American toad and bullfrog tadpoles to the presence of cues from the invasive fish, *Gambusia affinis*. *Biol. Inv.* 10:743-748.
- Smith GR, Boyd A, Dayer CB, Ogle ME, Terlecky AJ, Dibble CJ (2010) Effects of sibship and the presence of multiple predators on the behavior of green frog (*Rana clamitans*) tadpoles. *Ethology* 116:217-225. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01728.x>
- Taylor EH (1938) Concerning Mexican salamanders. *University of Kansas Science Bulletin* 25: 259–312.
- Taylor EH, Smith HM (1945) Summary of the collections of amphibians and reptiles in México under the Walter Rathbone Bacon traveling scholarship. *Proceedings of the United States National Museum* 95: 521–613.
- Taylor J (1983) Orientation and flight behavior of a neotenic salamander (*Ambystoma gracile*) in Oregon. *American Midland Naturalist* 109: 40-49.  
<https://doi.org/10.2307/2425513>
- Tyler T, Liss WJ, Hoffman RL, Ganio LM (1998) Experimental analysis of trout effects on survival, growth, and habitat use of two species of Ambystomatid salamanders. *Journal of Herpetology* 32:345–349.
- 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* 64:135-137.  
<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.
- Villarreal-Hernández V, Smith GR, Montoya-Ayala R, Woolrich-Piña G, Lemos-Espinal JA (2020b) Body Color and Substrate Color of *Ambystoma altamirani* from the Arroyo Los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *Phyllomedusa* 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>.
- Zhang F, Zhao J, Zhang Y, Messenger K, Wang Y (2015) Antipredator behavioral responses of native and exotic tadpoles to novel predators. *Asian Herpetol. Res.* 6:51-58.  
<https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.140023>