

**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

La variación de la temperatura diaria y su
relación con los brotes de quitridiomycosis en
anfibios de las montañas de Guerrero y
Oaxaca, 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 :

MARIEL FAMILIAR LÓPEZ

Directora de Tesis: M. en C. Georgina Santos Barrera

México, D.F.

2007



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.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	3
OBJETIVO GENERAL	15
OBJETIVOS PARTICULARES	15
MÉTODOS	16
RESULTADOS	23
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	36
REFERENCIAS	47
APÉNDICE (1) TABLAS DE LAS ESTACIONES CLIMATOLÓGICAS PARA OAXACA Y GUERRERO	58
APÉNDICE (2) REGRESIONES ESTANDAR MENSUALES EN LOS 2 SITIOS DE ESTUDIO	60

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Diagrama del ciclo de vida de <i>Batrachochytrium dendrobatidis</i> .	8
Figura 2 Corte histológico, de piel infectada por <i>Batrachochytrium dendrobatidis</i> , tejido del dedo del pie de un adulto de <i>Litoria caerulea</i> .	9
Figura 3 Área de estudio en el estado de Oaxaca, México.	21
Figura 4 Área de estudio en el estado de Guerrero, México.	22
Figura 5 Gráficas de regresión estándar para el conjunto de estaciones climatológicas en el mes de enero en Oaxaca, México.	25
Figura 6 Gráficas de regresión estándar para el conjunto de estaciones climatológicas en el mes de agosto en Oaxaca, México.	26
Figura 7 Gráficas de regresión estándar para el conjunto de estaciones climatológicas en el mes de enero en Guerrero, México.	26
Figura 8 Gráficas de regresión estándar para el conjunto de estaciones climatológicas en el mes de agosto en Guerrero, México.	27
Figura 9 Distribución altitudinal de los anfibios de México.	27
Figura 10 Temperatura media en diferentes altitudes en Oaxaca.	28
Figura 11 Temperatura media en diferentes altitudes en Guerrero.	29
Figura 12 Temperaturas máximas y mínimas en diferentes altitudes en Oaxaca.	30

Figura 13 Temperaturas máximas y mínimas en diferentes altitudes en Guerrero. **31**

Cuadro 1 Presencia de quitridiomycosis en especies de anfibios de México. **15**

Apéndice 2: (a) Regresión estándar por mes para cada uno de los meses en el sitio de estudio del estado de Oaxaca, México. **56**

Apéndice 2: (b) Regresión estándar por mes para cada uno de los meses en el sitio de estudio del estado de Guerrero, México. **61**

RESUMEN

Como parte de la crisis de biodiversidad que está ocurriendo en el planeta, existen registros que en las últimas décadas sugieren que los anfibios están sufriendo declinaciones en sus poblaciones. En comparación con las aves y los mamíferos, los anfibios se encuentran más amenazados y presentan declinaciones más rápidas. En la actualidad se han identificado los siguientes factores como posibles responsables en las disminuciones de las poblaciones de anfibios: pérdida de hábitat (deforestación, fragmentación y cambio en el uso del suelo), cambio climático (patrones de temperatura, precipitación y radiación UV), enfermedades infecciosas (ranavirus, iridovirus y quitridiomycosis), introducción de especies exóticas (depredadores, competidores y patógenos) contaminación química (toxinas) y comercio y sobreexplotación. Es importante resaltar que la acción sinérgica de varios de estos factores también puede influir en la alta mortalidad de los anfibios. En la actualidad, a nivel mundial, una de las mayores amenazas que enfrentan las especies de anfibios es la quitridiomycosis. Este padecimiento es causado por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (orden Chytridiales). Las poblaciones mexicanas de anfibios también se encuentran declinando aunque casi no existen reportes documentados de declinación, la mayoría han sido reportes anecdóticos. Actualmente, los registros en donde se han observado la presencia y/o la sintomatología en ejemplares de anfibios probablemente infectados con *B. dendrobatidis* son en los estados de Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Sonora y Puebla.

Este trabajo pretende analizar factores climáticos y altitudinales que posiblemente afecten la distribución y/o aparición de brotes de quitridiomycosis en poblaciones de anfibios mexicanos que habitan las zonas de Oaxaca y Guerrero, México. Aunque factores ambientales parecen jugar un papel en el impacto de la quitridiomycosis en anfibios, solamente la temperatura se ha identificado como un factor importante. Por lo que en particular se trabajó con los cambios de temperatura diaria para llegar a distinguir si pueden estar relacionados con el desarrollo de brotes y/o la prevalencia de dicha enfermedad. El presente estudio sugiere que las temperaturas diurnas (máximas) son las que están más relacionadas con la estacionalidad, que las temperaturas nocturnas. Por tanto, a bajas altitudes se puede esperar una mayor incidencia y prevalencia de quitridiomycosis, y posibles declinaciones en los meses fríos del año, ya que las temperaturas diurnas son más bajas en estas épocas. Nuestros hallazgos indican que aproximadamente el 75% de los anfibios mexicanos se encuentran en un intervalo altitudinal que va de los 501m a los 2500m. Es importante mencionar que el intervalo altitudinal comprendido entre 1000m a 2500m es el que se predijo en este estudio, al presentar las condiciones de temperatura que favorecen el crecimiento del patógeno *B. dendrobatidis*. Este dato indica que un alto número de anfibios se encuentran habitando zonas de alto riesgo, ya que las poblaciones podrían verse afectadas por la quitridiomycosis. Por consiguiente estas regiones deberían ser prioritarias para la conservación de los anfibios mexicanos. Las enfermedades infecciosas emergentes de la vida silvestre, como la quitridiomycosis, representan una amenaza creciente para la biología de la conservación, por lo que es importante que los biólogos las reconozcan y las incluyan en sus protocolos de conservación.

ABSTRACT

As part of the overall biodiversity crisis, recent reports suggest that many amphibian species are undergoing population declines. In fact, amphibians are far more threatened than either birds or mammals. At present, herpetologists have identified the following causes as responsible for this decline: habitat destruction, climate change (patterns of temperature, rainfall and UV-B radiation), infectious diseases (chytridiomycosis and ranavirus), introduction of exotic species (predators, competitors and pathogens), chemical contamination (toxins), trade and exploitation. Sinergic interactions among several of these factors may play a role in amphibian population decline.

Recently, one of the biggest threats facing amphibian species and population survival worldwide is the disease chytridiomycosis, caused by the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis*. Mexican amphibian populations are declining, even though most reports have been anecdotal. At present, there are a few documented reports of Mexican amphibians possibly infected with *Batrachochytrium dendrobatidis*, these come from the states of Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Sonora and Puebla.

This study analyzed climatic and altitudinal factors that possibly affect the distribution and appearance of outbreaks of chytridiomycosis in Mexican amphibian populations that inhabit areas of Oaxaca and Guerrero, Mexico. Although several environmental factors seem to play a role in the impact of chytridiomycosis in amphibians, only temperature has been identified as a key issue. Therefore, this study focused in particular with daily temperature changes to distinguish if they could be related to the development of outbreaks of this disease.

Data analysis from this study suggests that daily temperatures (maxims) are more related with the seasonality than nocturnal temperatures. Therefore, at low altitudes we could expect a higher incidence and prevalence of chytridiomycosis and possible declines in the cooler months of the year due to lower daily temperatures. In addition, our findings indicate that approximately 75% of Mexican amphibians inhabit an altitudinal range between 501 to 2500m. Interestingly, the altitudinal range between 1000m and 2500m was predicted by this study as it fulfills the temperature conditions that favor *B. dendrobatidis* growth. This result indicates that a large number of amphibians are inhabitants of risk areas, as the populations might be affected by chytridiomycosis. Hence, these regions should be a priority for the conservation of Mexican amphibians.

Emerging infectious diseases of wildlife, as chytridiomycosis, present a growing threat to the conservation of biology, so we urge biologists to recognize their role and include them in conservation protocols.

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

Como parte de la crisis de biodiversidad que está ocurriendo en el planeta, existen registros recientes que sugieren que los anfibios están sufriendo declinaciones en sus poblaciones (Blaustein *et al.*, 1994). En comparación con las aves y los mamíferos, los anfibios se encuentran más amenazados y presentan declinaciones más rápidas (Stuart *et al.*, 2004).

Aún cuando se sabía que las poblaciones de anfibios habían estado declinando a nivel mundial durante varios años, no fue sino hasta 1989 que se celebró el Primer Congreso Mundial de Herpetología, cuando los científicos discutieron por primera vez esta situación (Collins y Storfer, 2003; Stuart *et al.*, 2004). Existen evidencias de que las declinaciones probablemente empezaron a ocurrir en la década de los setentas en la parte occidental de Estados Unidos (Drost y Fellers, 1996), en Costa Rica (Lips *et al.*, 2003), y en Australia (Berger *et al.*, 1998), y posteriormente en la década de los ochentas en México (Lips *et al.*, 2004). También se han registrado poblaciones de anfibios declinando en Sudamérica (Ron y Merino-Viteri, 2000), en España (Bosch *et al.*, 2000) y en Nueva Zelanda (Bishop, 2000). Estas declinaciones de anfibios a nivel mundial pueden tener un gran impacto en otros organismos, debido al papel que los anfibios juegan en las dinámicas tróficas (como predadores y presas, y conectando los ambientes acuáticos con los terrestres) de varias comunidades (Blaustein *et al.*, 1994). Además, esta situación es de particular interés debido a que los anfibios son considerados como especies indicadoras de la calidad del ambiente (Santos-Barrera *et al.*, 1994; Collins y Storfer, 2003).

En ciertos estudios ha resultado relativamente sencillo asociar el declive poblacional o la desaparición de anfibios con factores antropogénicos como la deforestación, cambio en el uso del suelo, contaminación, y urbanización, entre otras (Santos-Barrera, 2004; Lips *et al.*, 2004). Sin embargo, las poblaciones de anfibios también han declinado en áreas pristinas o relativamente bien conservadas, como reservas, lo que nos sugiere que dichas disminuciones poblacionales no estaban directamente relacionadas con las actividades humanas (agricultura, deforestación o contaminación) (Santos-Barrera, 2004; Lips *et al.*, 2004). En la actualidad, la mayoría de los herpetólogos coinciden en identificar los siguientes factores como posibles responsables en las

disminuciones de las poblaciones de anfibios: pérdida de hábitat (fragmentación y cambio en el uso del suelo), cambio climático (patrones de temperatura, precipitación y radiación UV), enfermedades infecciosas (ranavirus, iridovirus y quitridiomycosis), introducción de especies exóticas (depredadores, competidores y patógenos) contaminación química (toxinas) y comercio y explotación. Sin embargo, es importante resaltar que la acción sinérgica de varios de estos factores también influye en la alta mortalidad de los anfibios (Blaustein *et al.*, 1994; Daszak *et al.*, 1999; Young *et al.*, 2001; Lips *et al.*, 2004; Santos-Barrera, 2004). Collins y Storfer (2003) proponen analizar seis principales hipótesis para explicar el declive poblacional de anfibios, y dividen estas hipótesis en dos clases. Las hipótesis de clase I, que comprenden factores como la introducción de especies exóticas, cambio de uso de suelo y sobreexplotación. De estas hipótesis se tiene un buen conocimiento de los posibles mecanismos ecológicos que llevan a las declinaciones, además de que los efectos directos de estos procesos han afectado negativamente a las poblaciones de anfibios por más de 100 años. Por otra parte, de las hipótesis de clase II, que comprenden factores a una escala mayor tales como la radiación UV, presencia de químicos disueltos en el agua y suelo así como las enfermedades infecciosas emergentes, de las que se tiene un pobre conocimiento. Esta clase de hipótesis son relativamente recientes (aproximadamente 50 años), e involucran factores complejos y mecanismos sutiles, con probables interacciones entre múltiples variables ecológicas y evolutivas.

Con base en lo anterior, es evidente que existen diferentes hipótesis para explicar el declive de anfibios que se está presentando en muchas partes del mundo. Recientemente se ha propuesto que el cambio climático puede ser un factor clave en el declive de las poblaciones de anfibios, aunque es difícil de relacionar como causa directa debido a múltiples factores que pueden estar involucrados (Pounds, 2001).

En la actualidad se sabe que el planeta está experimentando un fenómeno de calentamiento global, ya que en los últimos 30 años el promedio de la temperatura global del aire y la superficie del océano ha aumentado significativamente (Pounds, 2001). Se sabe que el clima global del planeta ha fluctuado durante la evolución de los seres vivos (Carey y Alexander, 2003). De

hecho, un análisis de los sedimentos presentes en la corteza de mares muy profundos indican que el clima global ha cambiado de forma constante durante los últimos 65 millones de años, desde periodos cálidos con los casquetes polares sin hielo, hasta intervalos de intenso frío con presencia de glaciares continentales (Zachos *et al.*, 2001). En el hemisferio norte las reconstrucciones de las temperaturas superficiales del último milenio indican que los siglos XI y XII fueron relativamente cálidos, y de hecho promediaron cerca de 0.1°C por debajo del promedio de los últimos 30 años del siglo XX. Este periodo fue seguido por una tendencia al enfriamiento que culminó en un largo período de temperaturas relativamente frías en el siglo XVI, denominado “la pequeña era del hielo” (Jones *et al.*, 2001). Un enfriamiento abrupto también ocurrió al principio del siglo XIX. El siglo XX fue el más caliente del último milenio, con un promedio de 0.2°C por arriba de la temperatura media de los últimos 500 años. El calentamiento más rápido del último milenio ocurrió en los últimos 30 años del siglo XX (Jones *et al.*, 2001), y es probable que la mayoría del calentamiento observado durante los últimos 50 años se haya producido por un aumento de las concentraciones de gases de efecto invernadero (IPCC, 2001). La temperatura media de la superficie de la Tierra ha aumentado en un 0.6°C (0.4-0.8°C) durante los últimos 100 años, siendo el año 1998 el más cálido y la década de los 90, muy probablemente la década más cálida (Easterling *et al.*, 2000; IPCC, 2001; Root *et al.*, 2003). El mayor aumento de la temperatura ha tenido lugar en latitudes medias y altas de los continentes del norte; los suelos se han calentado más que los océanos y las temperaturas nocturnas más que la diurna. De hecho, las temperaturas mínimas diarias durante la noche sobre las zonas terrestres han aumentado en un 0.2°C cada década, cerca del doble del aumento que se ha registrado en las temperaturas máximas del aire durante el día (Easterling *et al.*, 2000; IPCC, 2001; Root *et al.*, 2003). Los patrones de precipitación, basados en las cronologías de anillos de crecimiento de árboles y en los sedimentos de los lagos, han variado también considerablemente a través del tiempo (Woodhouse y Overpeck, 1998). De especial preocupación, es el calentamiento rápido que ocurrió durante la última mitad del siglo XX y los efectos que ocasionó en la biota de la Tierra. En este siglo, las temperaturas cerca de la superficie aumentaron un promedio de 0.5°C, con cambios concurrentes en los patrones de precipitación y un

aumento en la frecuencia y severidad de eventos de clima extremos (Easterling *et al.*, 2000).

Las precipitaciones han aumentado muy probablemente durante el siglo XX entre un 5 y un 10 % en la mayor parte de las latitudes medias y altas de los continentes del hemisferio norte (IPCC, 2001). Como ya se mencionó, el aumento de la temperatura media de la superficie mundial va a producir muy probablemente cambios en las precipitaciones y en la humedad atmosférica debido a los cambios en la circulación atmosférica, un ciclo hidrológico más activo y un aumento en la capacidad para la retención de agua en la atmósfera. Además, la frecuencia de precipitaciones fuertes (50 mm en 24 horas) ha aumentado probablemente en un 2-4% en latitudes medias y altas del hemisferio norte en la segunda mitad del siglo XX (IPCC, 2001).

Por lo tanto, estas tendencias al calentamiento global a largo plazo, los cambios en los patrones de precipitación y los periodos intensos de calor del fenómeno El Niño han provocado conjuntamente eventos climáticos extremos que afectan severamente a las comunidades biológicas (Pounds, 2001). Se conoce que el calentamiento global ha alterado la distribución y abundancia de especies de plantas y animales (Parmesan y Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003). Sin embargo, no hay que olvidar que el cambio climático es sólo uno de los muchos factores que influyen en la distribución y salud de las poblaciones (Root *et al.*, 2003). Debido a esto el riesgo de extinciones aumenta cuando el calentamiento global interactúa con otros factores (como destrucción de hábitat, especies invasoras, acumulación de CO₂, entre otros) perturbando comunidades e interacciones ecológicas (Pounds y Puschendorf, 2004).

Existe una hipótesis que plantea que los eventos climáticos extremos están causando el declive de poblaciones de anfibios al estimular brotes de ciertos patógenos, como *Saprolegnia ferax* o *Batrachochytrium dendrobatidis* (Pounds, 2001). Estos son patógenos que infectan la piel de los anfibios, y que se han asociado con declinaciones de poblaciones en diversas partes del mundo (Carey *et al.*, 2003). Esta propuesta se basa en que los patógenos pueden responder directamente al clima, a factores físicos influidos por el clima, o a intermediarios biológicos, que incluyen cambios en la susceptibilidad del hospedero o en los vectores que transmiten a los patógenos de un hospedero a otro (Pounds, 2001). Por ejemplo, factores ambientales como el pH, la

temperatura, los rayos ultravioleta-B o algunos contaminantes, pueden afectar la respuesta inmune generada por los péptidos antimicrobiales que poseen los anfibios ante alguno de estos patógenos (Carey y Alexander, 2003). En un estudio realizado por Kiesecker y colaboradores (2001) se relacionan las condiciones de sequía con el calentamiento de la superficie del Océano Pacífico, identificando de esta manera parte de una cadena de eventos donde el cambio climático a gran escala causa la mortalidad en una población de anfibios en el oeste de Estados Unidos. Este trabajo muestra que los cambios en la precipitación (relacionados con los ciclos de El Niño) conllevan a reducciones en los niveles de los cuerpos de agua en los sitios de oviposición de *Bufo boreas* provocando una alta mortalidad en los embriones debido al aumento en exposición a rayos UV-B, que a su vez aumenta su vulnerabilidad a infectarse con *Saprolegnia ferax*. Un estudio reciente realizado por Pounds y colaboradores (2006) demostraron una relación significativa de declinaciones de anfibios anuros del género *Atelopus* las cuales están estrechamente relacionadas con la presencia del patógeno *B. dendrobatidis*, en años inusualmente calientes. Lo que estos investigadores proponen es que los cambios de temperatura a una escala pequeña, tanto incrementos como decrementos, resultado del calentamiento a gran escala y el cambio en la frecuencia de la cobertura nubosa, pueden favorecer el desarrollo de la quitridiomycosis (Pounds *et al.*, 2006). Sin embargo, no existen razones suficientes para suponer que en todos los casos de declinación de poblaciones de anfibios exista una sola cadena de eventos donde el cambio climático lleve a estos declives (Pounds, 2001). La quitridiomycosis es una infección causada por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (orden Chytridiales), registrado en todos los continentes donde habitan anfibios, con la excepción de Asia (Weldon *et al.*, 2004).

El phylum Chytridiomycota es el más antiguo de los cuatro phyla del reino Fungi. Los Chytridiomicetes producen esporas asexuales (zoosporas) que son móviles y carecen de pared (Longcore, 2001). Los miembros de este phylum son hongos heterotróficos que son ubicuos y cosmopolitas. Generalmente se encuentran en el suelo y en el agua, donde generalmente actúan como degradadores primarios o saprobios de sustratos como quitina, detritos de plantas y queratina. Algunos géneros son anaerobios obligados o facultativos, y

muchos son parásitos obligados de hongos, algas, plantas vasculares, rotíferos, nemátodos o insectos (Berger *et al.*, 1998). Berger y colaboradores (1998) hicieron la primera descripción morfológica de un Chytridio parásito de los vertebrados. Posteriormente Longcore y colaboradores (1999) lo describieron como una nueva especie, *Batrachochytrium dendrobatidis*, que es el causante de la quitridiomycosis en anfibios. *B. dendrobatidis* se caracteriza por presentar talos monocéntricos o coloniales, de uno a varios ejes rizoidales en forma de fibras, zoosporangio con una o más papilas de descarga inoperculadas, y zoosporas móviles con forma casi esférica (Longcore *et al.*, 1999). Esta enfermedad es altamente contagiosa, posiblemente debido a la naturaleza de las zoosporas las cuales son móviles y acuáticas (Longcore *et al.*, 1999; Nichols *et al.*, 2001). El ciclo de vida de *B. dendrobatidis* es una simple progresión de la zoospora al organismo desarrollado, llamado talo, el cual produce un solo zoosporangio (contenedor de zoosporas) (Berger *et al.*, 2005). El contenido del zoosporangio (también conocido como esporangio) se parte en nuevas zoosporas que salen del esporangio por una o más papilas (Berger *et al.*, 2005) (**Fig. 1**).

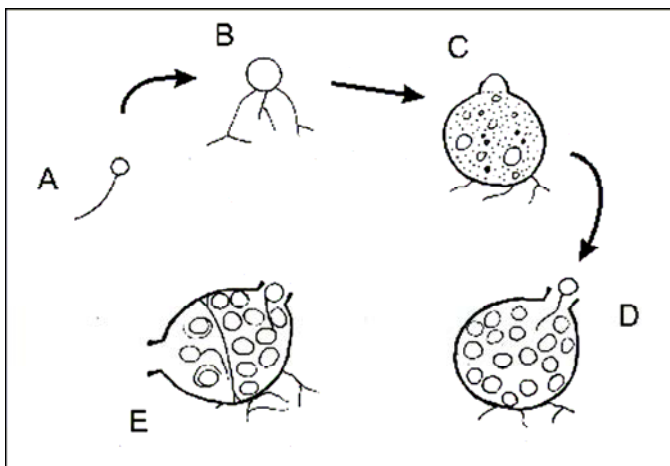


Fig. 1 Ciclo de vida de *Batrachochytrium dendrobatidis* en cultivo. **(A)** Después de un periodo de movilidad (generalmente de 24h), las zoosporas se enquistan, reabsorben el flagelo y forman líneas germinales. **(B)** Los rizoides aparecen de una o más áreas. **(C)** El talo crece y se convierte en un esporangio maduro dentro de 4 a 5 días. **(D)** El contenido del talo agrandado se vuelve multinucleado por divisiones mitóticas y todo el contenido se parte en zoosporas mientras se forman los tubos de descarga. **(E)** Algunos talos se desarrollan de forma colonial con septos delgados que dividen el contenido en esporangios múltiples cada uno con su propio tubo de descarga. (Tomado de Berger *et al.*, 2005).

En condiciones de laboratorio se ha demostrado que *Batrachochytrium dendrobatidis* se desarrolla en un intervalo amplio de temperaturas, pero su crecimiento es mayor entre 17°C y 25°C (Piotrowski *et al.*, 2004), con un óptimo en 23°C (Longcore *et al.*, 1999). A temperaturas de 28°C o mayores, y a temperaturas menores de 10°C, *B. dendrobatidis* no crece o crece muy lentamente; por lo tanto las infecciones en esas temperaturas pueden no ser fatales debido a que el crecimiento del hongo no se ve favorecido (Piotrowski *et al.*, 2004). Este amplio intervalo de temperaturas óptimas pueden permitir que este patógeno persista en diferentes ambientes (Piotrowski *et al.*, 2004).

El hongo infecta principalmente las áreas queratinizadas de la piel de los anuros adultos y de las partes bucales de los renacuajos. En la piel del anfibio el esporangio infecta las células del *stratum granulosum* y del *stratum corneum* de la epidermis (Berger *et al.*, 2005). Los esporangios inmaduros se desarrollan dentro de las células más internas y más viables, mientras que los zoosporangios maduros y vacíos predominan en las capas externas queratinizadas (Berger *et al.*, 2005). Los tubos de descarga generalmente están dirigidos hacia la superficie de la piel y las zoosporas pueden ser liberadas al ambiente (Berger *et al.*, 2005) (**Fig. 2**).

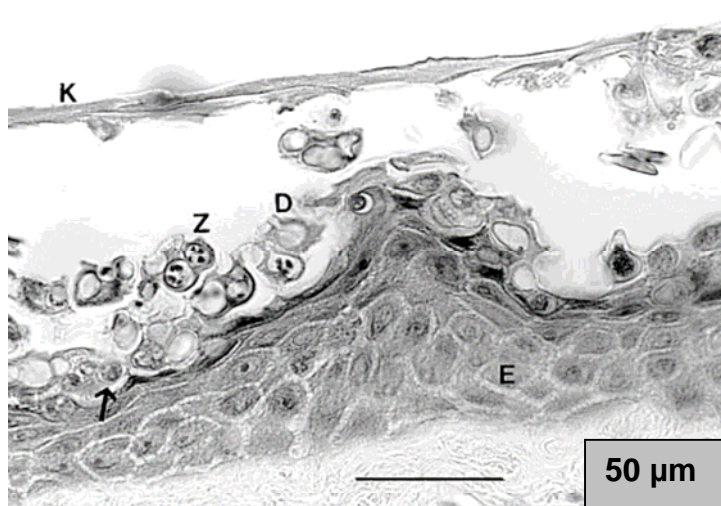


Fig. 2 Corte histológico (hematoxilina/eosina), de piel abundantemente infectada, del tejido del dedo del pie de un adulto de *Litoria caerulea* capturada en la naturaleza. *B. dendrobatidis* no invade toda la epidermis sino que ocurre justo debajo y dentro de las capas queratinizadas superficiales, las cuales se engrosan. Se observan esporangios inmaduros y sólidos (flecha), así como esporangios maduros que contienen muchas zoosporas oscuras (Z). Muchos esporangios están vacíos después de que las zoosporas flageladas han salido nadando a través del tubo de descarga (debajo de la D). Fases inmaduras están presentes en las capas superficiales de células

epidermales viables y viejas, fases vacías se observan comúnmente en las capas queratinizadas exteriores que son mudadas. *B. dendrobatidis* no forma hifas. E= epidermis, K= queratina. (Tomado de Berger *et al.*, 1999).

Los principales cambios epidérmicos observados en los organismos infectados son pérdida irregular de células, erosiones y el engrosamiento notorio de segmentos del *stratum corneum* (hiperqueratosis paraqueratótica). Los cambios epidérmicos más profundos consisten de una hiperplasia moderada del *stratum intermedium* (acantosis) (Berger *et al.*, 1998). Los síntomas clínicos en individuos con quitridiomycosis incluyen una postura anormal, letargia y la pérdida de los reflejos (Berger *et al.*, 1999). Las lesiones agudas, que generalmente no son aparentes a simple vista, consisten en una muda anormal de la epidermis y en pocas ocasiones ulceraciones en la epidermis; además de hemorragias en la piel, músculos u ojos; hiperemia (enrojecimiento) de la piel de los dígitos o vientre y congestión de las vísceras (Berger *et al.*, 1999).

El diagnóstico de esta infección se puede hacer mediante el uso de un microscopio de luz o por técnicas histológicas (tiñendo con hematoxilina/eosina), para identificar las características intracelulares de los esporangios en forma de matraz y los talos septados en la epidermis (J.E. Longcore *com pers*; Daszak *et al.*, 1999; Pessier *et al.*, 1999). Además, recientemente se ha desarrollado una técnica de PCR en tiempo real que detecta la infección de forma fácil, rápida y efectiva, pero costosa (Boyle *et al.*, 2004).

La quitridiomycosis puede causar mortalidades rápidas, ya que las ranas infectadas de especies susceptibles con frecuencia mueren dentro de las 3 semanas posteriores a la exposición en el laboratorio (Nichols *et al.*, 2001; Berger *et al.*, 1998). Se han propuesto tres mecanismos por los cuales la quitridiomycosis causa la muerte: (i) la hiperplasia epidermal que impide la respiración cutánea o la osmoregulación adecuada; (ii) una toxina fúngica que es sistemáticamente absorbida; y (iii) una combinación de ambas (Berger *et al.*, 1998; Pessier *et al.*, 1999).

La quitridiomycosis era una infección endémica y estable en el sureste de África hace 23 años, antes de que se tuviera el primer reporte de un espécimen fuera de ese continente (Weldon *et al.*, 2004). Weldon y colaboradores (2004) propusieron al continente africano como lugar de origen del hongo del orden de los Chytridiales y al comercio internacional de *Xenopus laevis* como medio de

diseminación. Esta propuesta se basa en que la quitridiomicosis era una infección común para las especies *Xenopus spp.*, *Afrana fuscigula* y *Strongylopus grayii* que habitan en Sudáfrica; aunque es importante mencionar que estas especies de ranas no presentan los síntomas de esta enfermedad, ni mueren debido a la infección (Weldon *et al.*, 2004). Esto convierte a estas especies en vectores ideales para la transmisión de la infección. Aunado a esto el comercio internacional de *Xenopus spp.*, que se dio a partir de los años treinta, favoreció la dispersión de *B. dendrobatidis* entre continentes, como por ejemplo entre África y Norte América (Weldon *et al.*, 2004).

La reciente documentación de éste patógeno alrededor del mundo sugiere una rápida y reciente invasión, lo cual es corroborado con los bajos niveles de variación genética entre las muestras colectadas a nivel mundial (Daszak *et al.*, 2003; Morehouse *et al.*, 2003). Es sabido que esta enfermedad infecciosa emergente afecta a por lo menos 200 especies de anfibios a nivel mundial, lo que la convierte en un factor importante en la crisis actual de la biodiversidad (Daszak *et al.*, 1999; 2000; Berger *et al.*, 2004; Kriger y Hero, 2007).

Varios estudios sugieren que los factores ambientales pueden afectar la tasa de mortalidad causada por la quitridiomicosis, esto debido a que muchas muertes ocasionadas por esta enfermedad han ocurrido, en ciertas localidades, durante las épocas más frías del año, o en poblaciones de regiones frías de altitudes elevadas (Berger *et al.*, 1998, 2004; Lips, 1998, 1999; Bosch *et al.*, 2000; Bradley *et al.*, 2002; Puschendorf *et al.*, 2006).

Existe una variedad de desenlaces posibles cuando las poblaciones de anfibios están infectadas con *B. dendrobatidis*, desde que no exista un impacto en la población hasta mortalidades masivas y declinaciones sin recuperación (Daszak *et al.*, 1999; 2003). Algunas poblaciones infectadas de una especie en particular pueden declinar, mientras que otras poblaciones infectadas de la misma especie no, y en ocasiones, algunas especies que declinan pueden coexistir con especies que no se ven afectadas, aún en la misma localidad (McDonald y Alford, 1999; Lips, 1999; Carey, 2000; Collins y Storfer, 2003). La alta variación en los efectos a nivel de población de la quitridiomicosis se ve reflejada en los diferentes desenlaces de la enfermedad a nivel de individuo, ya que se ha demostrado que la susceptibilidad a la quitridiomicosis de los anfibios en cautiverio varía entre especies, estadio de desarrollo y condiciones

térmicas (Lamirande y Nichols, 2002; Davidson *et al.*, 2003; Berger *et al.*, 2004; Daszak *et al.*, 2004).

Existe evidencia reciente que sugiere que los péptidos antimicrobiales pueden jugar un papel importante como defensas contra la infección causada por *B. dendrobatidis*. De hecho, se plantea que los individuos que presentan mejores defensas pueden sobrevivir mejor a las epidemias de quitridiomicosis (Woodhams *et al.*, 2006). También se sugiere que *B. dendrobatidis* es un patógeno generalista y que las especies de anfibios que poseen defensas inmunológicas innatas pueden tener mayor oportunidad de sobrevivir a las epidemias (Woodhams *et al.*, 2006).

Aun cuando existen registros de declinaciones de poblaciones de anfibios a nivel mundial, es limitado el conocimiento que se tiene de declinaciones en América Latina (Young *et al.*, 2001). Esto es de gran preocupación ya que Latinoamérica es una zona que alberga una gran diversidad de anfibios, representando casi la mitad de la riqueza de especies del mundo (Duellman, 1999). Además, las especies de anfibios neotropicales se encuentran mucho más afectadas que las especies de otras regiones, como por ejemplo las afrotropicales y las indomalayas (Stuart *et al.*, 2004).

Ron (2005) realizó, un modelo predictivo de la extensión de la quitridiomicosis en el mundo utilizando los patrones globales de precipitación y temperatura. Este trabajo predice las siguientes áreas de alta susceptibilidad en la región Neotropical: (1) Sierra Madre Occidental (bosques de pino y encino), (2) Sonora y Sinaloa (bosques secos), (3) Veracruz (bosques húmedos), (4) América Central al este del Istmo de Tehuantepec, (5) islas del caribe, (6) Chile y oeste de Argentina al sur de la latitud 30°S (bosques templados), (7) Andes sobre los 1000 m de altitud en Venezuela, Colombia, y Ecuador, (8) ladera este de los Andes en Perú y Bolivia, (9) Brasil (bosques atlánticos), Uruguay, Paraguay y noreste de Argentina, y (10) suroeste y Madeira-Tapajós (bosques tropicales de la amazonía); por lo tanto, de acuerdo con este modelo las poblaciones de anfibios que habitan el neotrópico exhiben extensas regiones con condiciones favorables para el establecimiento de *B. dendrobatidis*.

Las declinaciones de poblaciones de anfibios neotropicales están fuertemente asociadas con enfermedades (Lips *et al.*, 2005). Algunas de las declinaciones

de anfibios que ocurren en América Latina se atribuyen a infecciones con *B. dendrobatidis* (Costa Rica: Lips *et al.*, 2003; Panamá: Berger *et al.*, 1998; Lips, 1999; Ecuador: Ron *et al.*, 2003; Guatemala: Mendelson *et al.*, 2004; Venezuela: Bonaccorso *et al.*, 2003). Muchos de estos declives han ocurrido desde los años ochenta en zonas altas (elevaciones mayores de los 600 m), y en particular en especies asociadas a ríos o arroyos (Lips 1998, 1999; Young *et al.*, 2001). Sin embargo, las declinaciones de algunas especies de anfibios neotropicales están relacionadas con el cambio climático (Pounds *et al.*, 1999, 2006; Ron *et al.*, 2003; Burrowes *et al.*, 2004).

México es considerado un país con megadiversidad, ya que se calcula que alberga entre 8 y 12% del total de especies del planeta (Challenger, 1998). Posee una gran variedad de especies de vertebrados terrestres, entre ellos un gran número de anfibios (361 especies) y además un alto número de anfibios endémicos (60% aproximadamente son endémicos del país), comparado con cualquier país de Centroamérica y Norteamérica (Campbell, 1999; Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004). En México, la herpetofauna se concentra lejos de las zonas de ambientes áridos y fríos, localizándose en las zonas altas tropicales y templadas (es decir, en la parte meridional de la Sierra Madre del Sur y del Altiplano, el oriente de la Faja Volcánica Transmexicana, el oriente de la Depresión del Balsas y en la Sierra Norte de Oaxaca), sobre todo en los bosques mesófilos de montaña y bosques de pino y encino, y en las tierras bajas tropicales (es decir, en el centro y occidente de la Depresión del Balsas, en la Planicie Costera del Pacífico, en la del Golfo de México y en la Península de Yucatán), predominantemente en selvas bajas caducifolias y medianas subcaducifolias (Flores-Villela, 1993). Los grupos de anfibios más numerosos en México, como en el resto del mundo, son las ranas y los sapos (Flores-Villela, 1993). En cuanto a endemismos, éste es mayor en las salamandras (Plethodontidae y Ambystomatidae) y en las ranas (Hylidae, Leptodactylidae y Ranidae) (Flores-Villela, 1993).

Las poblaciones mexicanas de anfibios también se encuentran declinando, en lugares donde en una o dos décadas atrás se podía coleccionar u observar cientos de ejemplares ahora es difícil encontrar un individuo (Parra-Olea *et al.*, 1999). Aunado a esto, casi no existen reportes documentados de declinación, la mayoría han sido reportes anecdóticos (Lips *et al.*, 2004). Los registros que se

tienen de la presencia y/o la sintomatología de ejemplares de anfibios probablemente infectados con *B. dendrobatidis* están en los estados de Guerrero (Lips *et al.*, 2004), Oaxaca (Lips *et al.*, 2004; Meik *et al.*, 2005), Chiapas (Lips *et al.*, 2004; Quintero-Díaz *et al.*, 2004), Sonora (Hale, 2001) y Puebla (Santos-Barrera, 2004). Las especies en donde se ha detectado en México la presencia y/o la sintomatología de la quitridiomycosis se resumen en el Cuadro 1.

El presente trabajo pretende analizar los factores climáticos y altitudinales que afectan la distribución y/o aparición de brotes de quitridiomycosis en las poblaciones de anfibios mexicanos que habitan las montañas en dos sitios uno en Oaxaca y otro en Guerrero, México. Aunque los factores ambientales parecen jugar un papel en el impacto de la quitridiomycosis en anfibios, solamente la temperatura se ha identificado como un factor importante (Berger, 2001). Por lo que en particular se trabajó con los cambios de temperatura diaria para llegar a distinguir si pueden estar relacionados con el desarrollo de brotes y/o la prevalencia de dicha enfermedad.

Estado	Especies	Estadío de desarrollo	Presencia de Bd y/o sintomatología	Referencia
Guerrero	<i>Craugastor saltator</i>	Adulto	Infectado	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Ptychohyla erythromma</i>	Adulto	Infectado	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Ptychohyla erythromma</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Lithobates sierramadrensis</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Lips <i>et al.</i> , 2004
Oaxaca	<i>Ptychohyla leonhardschultzei</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Charadrahyla nephila</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Plectrohyla sabrina</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Plectrohyla cyclada</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Duellmanohyla ignicolor</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Plectrohyla ephemera</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Meik <i>et al.</i> , 2005
Chiapas	<i>Plectrohyla matudai</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Plectrohyla sagorum</i>	Renacuajo	Pérdida de partes orales	Lips <i>et al.</i> , 2004
	<i>Plectrohyla ixil</i>	Renacuajo	Infectado	Quintero-Díaz <i>et al.</i> , 2004
	<i>Ptychohyla macrotympanum</i>	Renacuajo	Infectado	Quintero-Díaz <i>et al.</i> , 2004
Sonora	<i>Lithobates tarahumarae</i>	Adulto	Infectado	Hale, 2001
	<i>Lithobates berlandieri</i>	Adulto	Infectado	Santos-Barrera, 2004

Cuadro 1. Presencia de quitridiomycosis en especies de anfibios de México.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar los patrones altitudinales en la variación diaria y estacional de la temperatura y su relación con los patrones termofisiológicos conocidos de *Batrachochytrium dendrobatidis*.

OBJETIVOS PARTICULARES

(1) Seleccionar dos áreas de estudio en la República Mexicana mediante el análisis de la información descrita en la literatura para recolectar, revisar, analizar y depurar las bases de datos de las estaciones climatológicas comprendidas dentro de dichas áreas.

(2) Analizar los cambios de temperatura diaria con respecto a la altitud en las dos áreas de estudio seleccionadas.

(3) Analizar si los cambios de temperatura y altitud, en las dos áreas de estudio, pueden relacionarse con la distribución de brotes de quitridiomycosis.

(4) Analizar cuáles podrían ser las temperaturas que fomentan la estacionalidad y la prevalencia de la quitridiomycosis en los anfibios de México.

(5) Definir si el aumento de la temperatura, debido al cambio climático podría influir en la aparición de brotes y/o la prevalencia de la quitridiomycosis.

(6) Recolectar y analizar los intervalos altitudinales en los que se distribuyen las especies de anfibios mexicanas.

MÉTODOS

- Selección de las áreas de estudio

Se seleccionaron dos polígonos como áreas de estudio, uno localizado en el estado de Oaxaca (**Fig. 3**), y el otro en el estado de Guerrero (**Fig. 4**). Se eligieron ambas regiones por que presentan una alta diversidad y un alto número de anfibios endémicos (Casas-Andreu *et al.*, 1996; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). Además, se escogieron estas zonas porque en ellas se ha documentado la disminución de poblaciones de anfibios (Parra-Olea *et al.*, 1999) y se ha registrado la sintomatología o presencia de quitridiomycosis (Lips *et al.*, 2004). También, el modelo de nichos utilizado por Ron (2005) predice estas áreas como regiones con condiciones propicias para el establecimiento del patógeno *B. dendrobatidis*. Aunado a esto, se escogieron estos estados ya que ambos presentaban estaciones climatológicas con bases de datos bastante completas en el Servicio Meteorológico Nacional (SMN).

- Descripción de las áreas de estudio

El estado de Oaxaca se distingue por presentar una gran complejidad topográfica y ambiental, lo cual incluye una amplia diversidad climática. El estado de Oaxaca abarca parte de cinco Provincias Fisiográficas: Eje Neovolcánico, Sierra Madre del Sur, Llanura Costera Golfo Sur, Cordillera Centroamericana y Sierra de Chiapas y Guatemala (Trejo, 2004; INEGI, 2007). En este estado es posible encontrar climas cálidos, desde húmedos y subhúmedos hasta áridos y muy áridos, así como templados con un alto grado de humedad y climas semifríos de húmedos a subhúmedos. En general, las temperaturas más altas se registran en los meses de abril y mayo, y las más bajas en diciembre y enero. A lo largo y ancho del estado de Oaxaca se establecen una serie de sistemas montañosos que forman verdaderas barreras para el paso de la humedad proveniente tanto de la vertiente del Océano Pacífico como de la del Golfo de México (Trejo, 2004). Estos macizos

montañosos alcanzan en algunos puntos altitudes mayores a los 3000 m, lo cual modifica el patrón de temperaturas, constituyéndose en gradientes térmicos que se incrementan conforme se desciende en altitud. La distribución de las lluvias en el estado de Oaxaca es muy variada, ya que se encuentran ámbitos de precipitación que van de 300 mm a más de 4500 mm. En la mayor parte del estado ($\approx 90\%$) la lluvia es marcadamente estacional, es decir se deposita en los meses considerados como húmedos, entre mayo y octubre, de forma que solamente en la zona orientada hacia el Golfo de México es donde parte de la precipitación se deposita en la época fría (noviembre a abril). Esto explica en parte la presencia de una gran diversidad de comunidades vegetales, que van desde los bosques templados hasta las selvas tropicales y comunidades de afinidades áridas (Trejo, 2004). En el polígono seleccionado dentro del área de estudio de Oaxaca se presentan las siguientes coberturas vegetales: selva alta perennifolia, bosque de oyamel, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, chaparral, bosque de encino, selva baja caducifolia, bosque de coníferas, palmar y manejo agrícola pecuario forestal. Además, como ya se mencionó por su accidentada topografía, acentuadas pendientes y variación climática, éste estado muestra una herpetofauna diversa (Casas-Andreu *et al.*, 2004). La herpetofauna de Oaxaca es la de mayor riqueza en relación con el resto de las entidades federativas del país; en el 2004 contaba con un total de 378 especies registradas de las cuales 133 corresponden a anfibios, por lo que presenta el mayor número y proporción de especies endémicas (15.3% de los anfibios) (Casas-Andreu *et al.*, 2004). Recientemente el número de especies de la herpetofauna del estado ha aumentado a 425 (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

El estado de Guerrero, como el de Oaxaca, es importante por su riqueza vegetal y diversidad animal (Pérez-Ramos *et al.*, 2000). Está enclavado en dos Provincias Fisiográficas, la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico (INEGI, 2007). El estado está bordeado al norte por el Eje Neovolcánico, incluye la parte noreste de la Sierra Madre del Sur, parte de la depresión del Balsas y una porción de la Planicie Costera del Pacífico (Pérez-Ramos *et al.*, 2000). De acuerdo con Rzedowki (1978) la vegetación en el estado de Guerrero comprende las siguientes asociaciones primarias: bosque tropical caducifolio, matorral espinoso, selva baja espinosa, bosque de coníferas, bosque de pino y

encino, bosque mesófilo de montaña, sabana y manglares. En el polígono seleccionado dentro del área de estudio de Guerrero se presentan las siguientes coberturas vegetales: bosque tropical caducifolio, bosque de coníferas y encinos, bosque tropical subcaducifolio y bosque mesófilo de montaña. El estado de Guerrero presenta una variada gama de climas que incluyen los cálidos, semicálidos, templados, semisecos y áridos; sin embargo el clima que predomina en esta región del país es el cálido subhúmedo (INEGI, 2007). El clima del estado está relacionado con la altitud, por lo que se aprecian las temperaturas bajas asociadas en general a zonas con altitudes que van de 2000 a 3000 m, mientras que las temperaturas más altas se presentan en la franja cercana a la costa del estado y en algunas áreas de la Depresión del Balsas, así como en algunos valles ubicados al centro norte del estado; presentándose en las zonas con climas cálidos subhúmedos, semisecos y secos de la entidad (INEGI, 2007). El clima en Guerrero es diverso, aunque un factor común es su estación de lluvias en el verano (junio a septiembre) que varían desde precipitaciones menores de 600 mm hasta mayores de 2500 mm al año (Pérez-Ramos *et al.*, 2000). El estado de Guerrero presenta una gran riqueza en su herpetofauna, en el área se han registrado 231 especies, de las cuales 48 (21%) son endémicas. La región de la Sierra Madre del Sur posee la mayor diversidad de anfibios y reptiles, de hecho el número de especies de la herpetofauna del estado ha aumentado a 270 (Pérez-Ramos *et al.*, 2000; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

- Recolección de datos climáticos

Se obtuvieron las bases de datos de las 3500 estaciones climatológicas de la República Mexicana, compiladas en los archivos del SMN. Estas bases de datos incluyen los datos diarios de precipitación, temperatura, evaporación, entre otros de las 3500 estaciones con las que cuenta el SMN. Posteriormente se elaboró un mapa mediante el uso de un sistema de información geográfica (SIG) Arc View 3.2 (ESRI, 1999) para localizar las 3500 estaciones climatológicas del país, para facilitar la selección de las estaciones en los sitios

de interés de este estudio, que en este caso son áreas de bosque tropical con un gradiente altitudinal de 0 a 3000 m.

Una vez seleccionadas las dos áreas de estudio se revisaron, analizaron y depuraron las bases de datos de las estaciones climatológicas comprendidas dentro de esas áreas. De las 368 estaciones climatológicas del estado de Oaxaca, se seleccionaron 20 localizadas en diferentes altitudes (**Apéndice 1**), que forman un polígono que incluye los sistemas montañosos de la Sierra de Juárez, Monte Flor, Cerro Peña San Felipe y Cerro Verde (INEGI, 2007). Las estaciones seleccionadas en Oaxaca se encuentran en un intervalo altitudinal que va de 42 m a 3240 m (**Apéndice 1**).

En el estado de Guerrero de las 240 estaciones climatológicas se seleccionaron 20 localizadas en diferentes altitudes (**Apéndice 1**), que forman un polígono que incluye los sistemas montañosos del Cerro El Gallo, Cerro Tinoco, Cerro Azul y Cerro Tiotepic (INEGI, 2007). Las estaciones seleccionadas en Guerrero se encuentran en un intervalo altitudinal que va de 20 m a 2250 m (**Apéndice 1**).

La selección de las 20 estaciones también se fundamentó en que presentaban una base de datos bastante completa en el SMN. Los criterios utilizados fueron que presentaran un mínimo de 8 años de datos continuos de temperatura mínima y máxima en el periodo de 1980 a 2004, además de que para cada mes de cada año tuviese un mínimo de 15 días registrados.

- Análisis de los datos climáticos

Para las dos áreas de estudio se extrajeron los datos de cada una de las 20 estaciones climatológicas de la base del SMN y se trabajaron en una hoja de cálculo en el programa Microsoft Excel. Se ordenaron los datos separando cada mes del año y se obtuvo el promedio de cada mes, tanto para la temperatura mínima como máxima. Después se obtuvo el promedio por mes del total de años de la estación en cuestión, tanto para la temperatura mínima como máxima. Esto se hizo para cada una de las estaciones en los dos sitios seleccionados. A partir de los promedios de temperatura mínima y máxima obtenidos anteriormente, se graficó el conjunto de las 20 estaciones para cada

mes del año por separado y se calculó la regresión lineal (**Fig. 5-8 y Apéndice 2**). Con las fórmulas obtenidas de la regresión lineal se elaboraron 3 perfiles climáticos: uno de temperatura máxima, otro de temperatura mínima y otro de temperatura promedio, para un intervalo altitudinal de 0 a 3000m. De estos perfiles se graficaron para cada mes del año y para un intervalo de altitudes de 0 a 2500m, tomando intervalos de 500m.

- Análisis de datos altitudinales

Se realizó una base de datos de todas las especies de anfibios de México, que incluía su distribución geográfica y el intervalo de distribución altitudinal, utilizando como fuente principal a la evaluación del *Global Amphibian Assessment* (GAA) (UICN, 2006). Posteriormente, estos datos se graficaron en intervalos de 500 m para identificar los valores de altitud en los que se encuentra concentrada la mayor diversidad de especies de anfibios en México (**Fig. 9**).

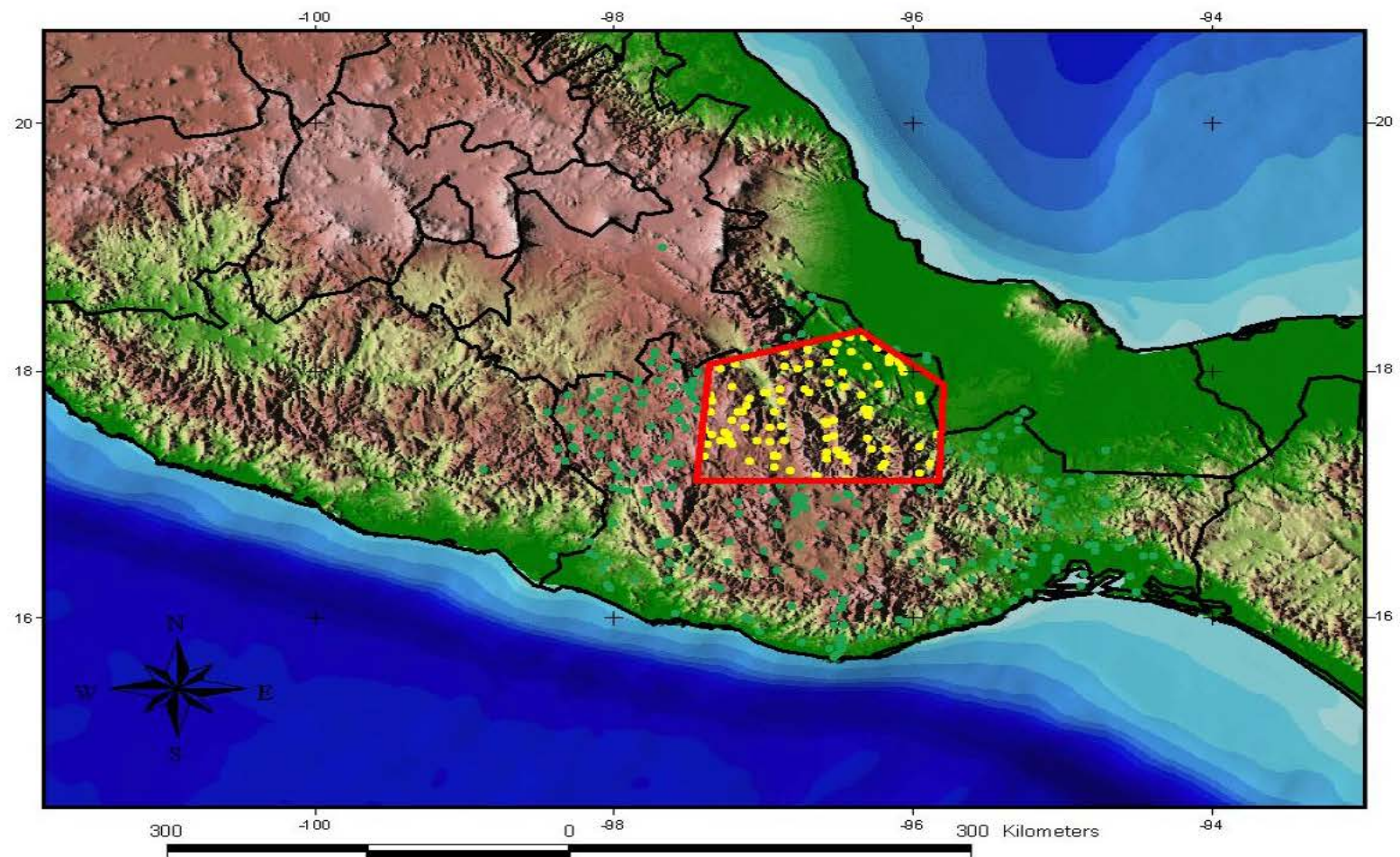


Figura 3. Área de estudio en el estado de Oaxaca (polígono rojo) que incluye las 20 estaciones climatológicas analizadas en este estado (puntos amarillos). Las estaciones climatológicas de Oaxaca no incluidas en el estudio se indican con puntos verdes.

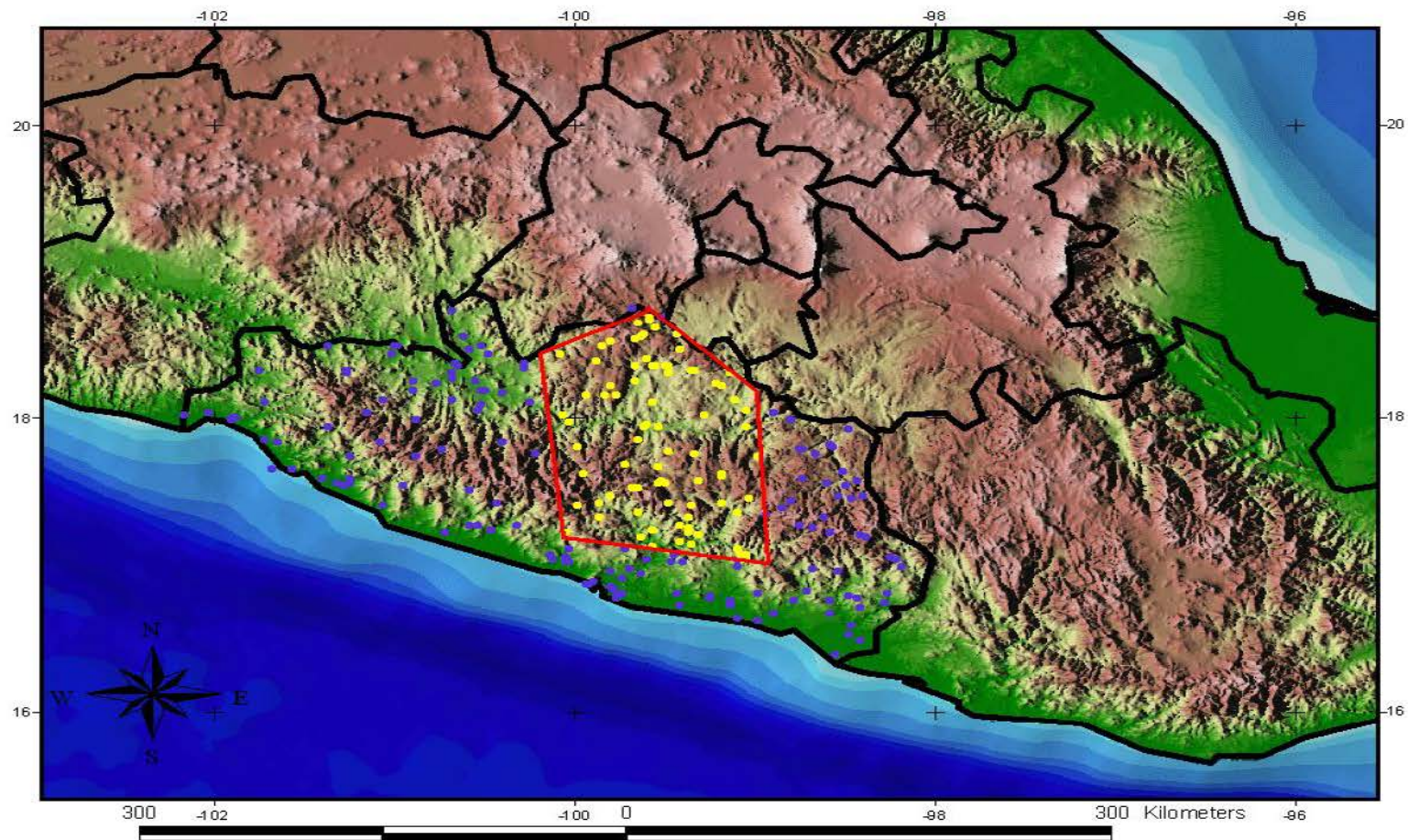


Figura 4. Área de estudio en el estado de Guerrero (polígono rojo) que incluye las 20 estaciones climatológicas analizadas en este estudio (puntos amarillos). Las estaciones climatológicas de Guerrero no incluidas en el estudio se indican con puntos azules.

RESULTADOS

Los resultados del primer análisis climático consisten en las gráficas de las regresiones lineales obtenidas a partir de las temperaturas de cada mes del año para las 20 estaciones climatológicas, tanto para el área de estudio de Oaxaca como de Guerrero. Se muestran como ejemplos las gráficas de los meses de enero y agosto para los dos estados (**Fig. 5-8**). Las gráficas correspondientes al resto de los meses del año para los dos estados se encuentran en el Apéndice 2.

El análisis del conjunto de gráficas de temperatura contra altitud correspondientes a todos los meses del año para ambas áreas de estudio mostró un patrón general que indica que por cada 1000 m de elevación las temperaturas máximas y mínimas disminuyen en aproximadamente 5°C (**Fig. 5-8**). Esta observación es resultado de la aplicación de la fórmula de pendiente-intersección ($y=mx+b$) en las rectas obtenidas de la regresión lineal. Esta fórmula nos permite calcular la intersección de la recta en el eje “y”, en este caso el de la temperatura, dependiendo del valor que le asignemos a “x” que es la intersección en el eje “x”, que en este caso corresponde a la altitud. Además, al analizar las R^2 de las mismas gráficas podemos observar que hay una buena asociación entre las variables temperatura y altitud, ya que los valores son ≥ 0.5 (**Fig. 5-8 y Apéndice 2**).

Los resultados del análisis de los datos climáticos se sintetizan en las gráficas que se presentan en las figuras 10 a 13. En estas gráficas se muestra que las temperaturas promedio cambian drásticamente a lo largo del año y también al variar la altitud (**Fig. 10-11**). Esto mismo se observa para las temperaturas máximas y mínimas (**Fig. 12-13**). En altitudes bajas como son 0 m y 500 m, en ambas áreas de estudio, se observa que las temperaturas medias rebasan los 25°C en casi todos los meses del año (**Fig. 10 a y b, y 11 a y b**). En altitudes de 1000 m en ambos estados se muestra que las temperaturas promedio alcanzan valores mayores a 23°C en los meses calurosos del año (**Fig. 10 c y 11 c**). Aunque esto también se observa para el área de estudio de Guerrero a

1500 m de altitud (**Fig. 11 d**). Sin embargo, en altitudes de 1500 m en Oaxaca y mayores en ambos estados se muestra que las temperaturas medias son menores a 23°C durante todo el año (**Fig. 10 e y d y 11 d, e y f**). Además, se observa que las temperaturas medias, máximas y mínimas están dentro del intervalo óptimo conocido para *B. dendrobatidis* dependiendo de la altitud y de la época del año.

Los resultados de la distribución por intervalos altitudinales de las especies de anfibios de México pueden observarse en la figura 9. En esta gráfica se puede distinguir que el mayor número de especies de anfibios mexicanos, aproximadamente el 20%, se encuentran distribuidos en un intervalo altitudinal comprendido entre 1001 m y 1500 m. Sin embargo, es importante destacar que aproximadamente el 75% de los anfibios de México se encuentran distribuidos en un intervalo altitudinal que va de 501 m a 2500 m (**Fig. 9**).

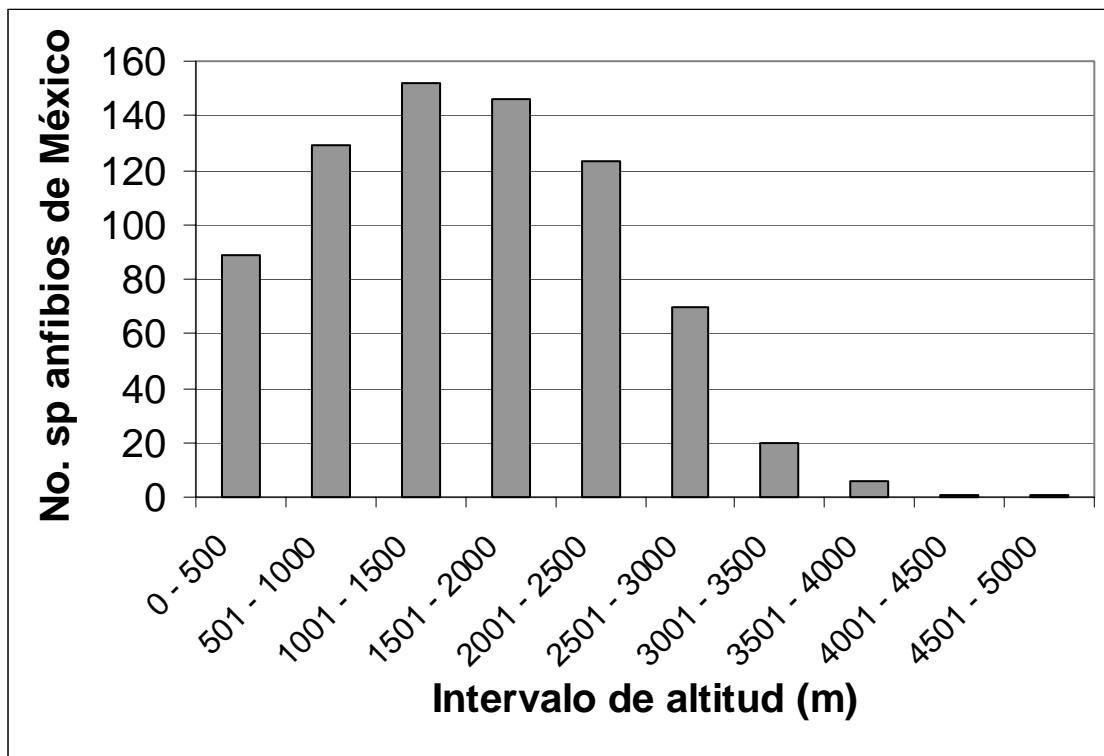


Fig. 9 Distribución altitudinal de los anfibios de México.

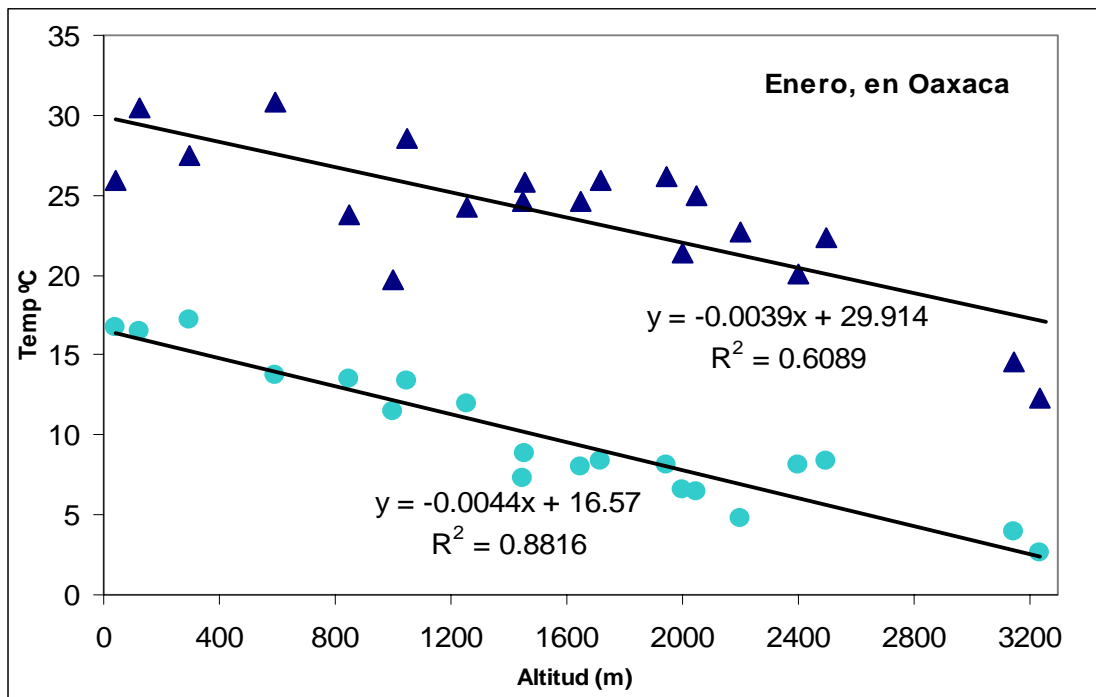


Fig. 5 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de enero para el polígono de estudio en el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

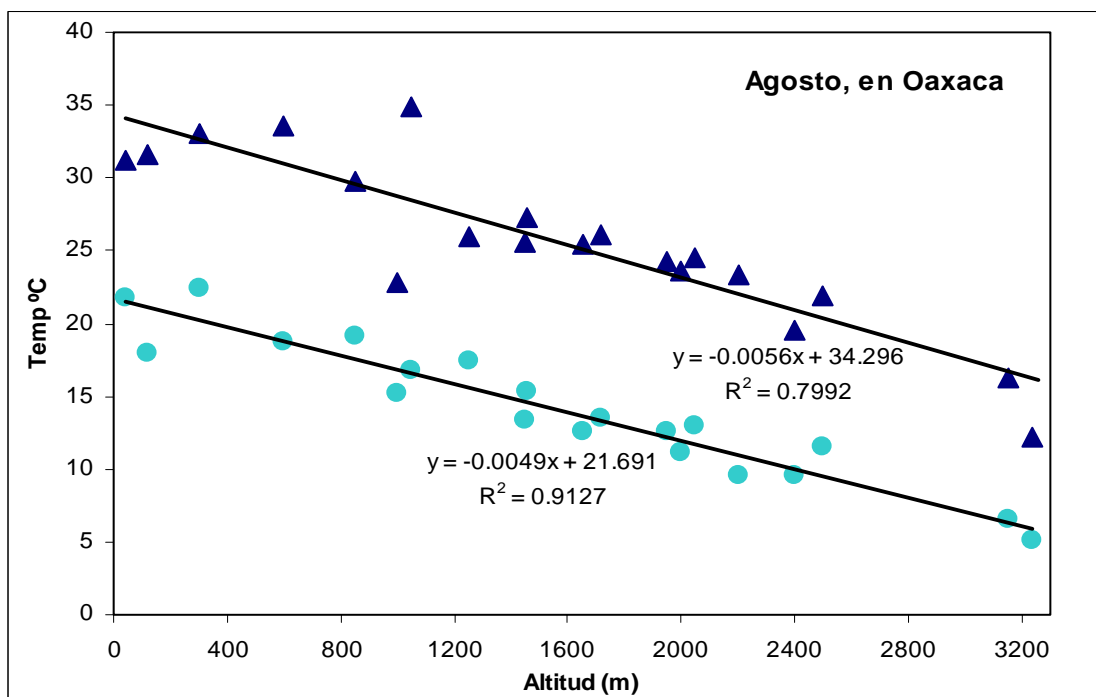


Fig. 6 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de agosto para el polígono de estudio en el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

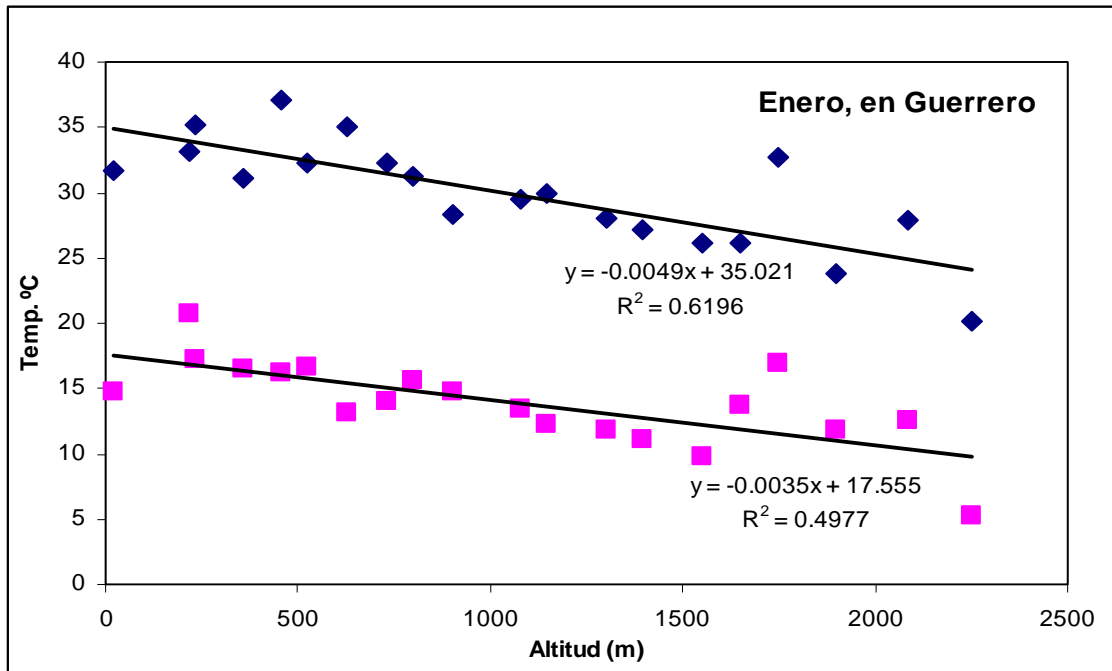


Fig. 7 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de enero para el polígono de estudio en el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

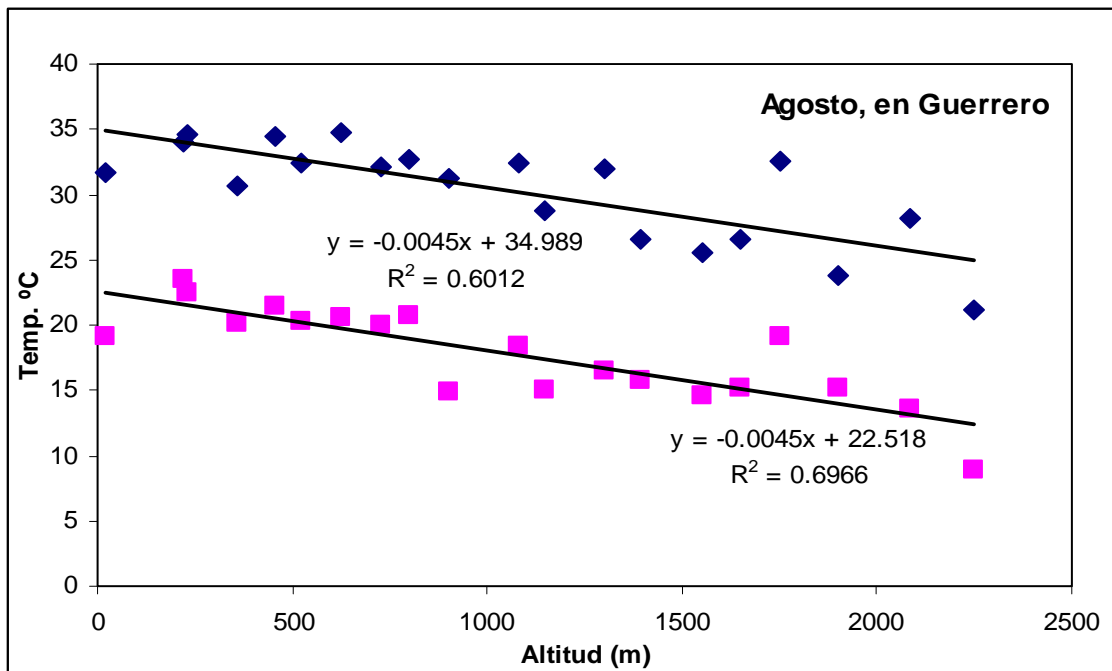


Fig. 8 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de agosto para el polígono de estudio en el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

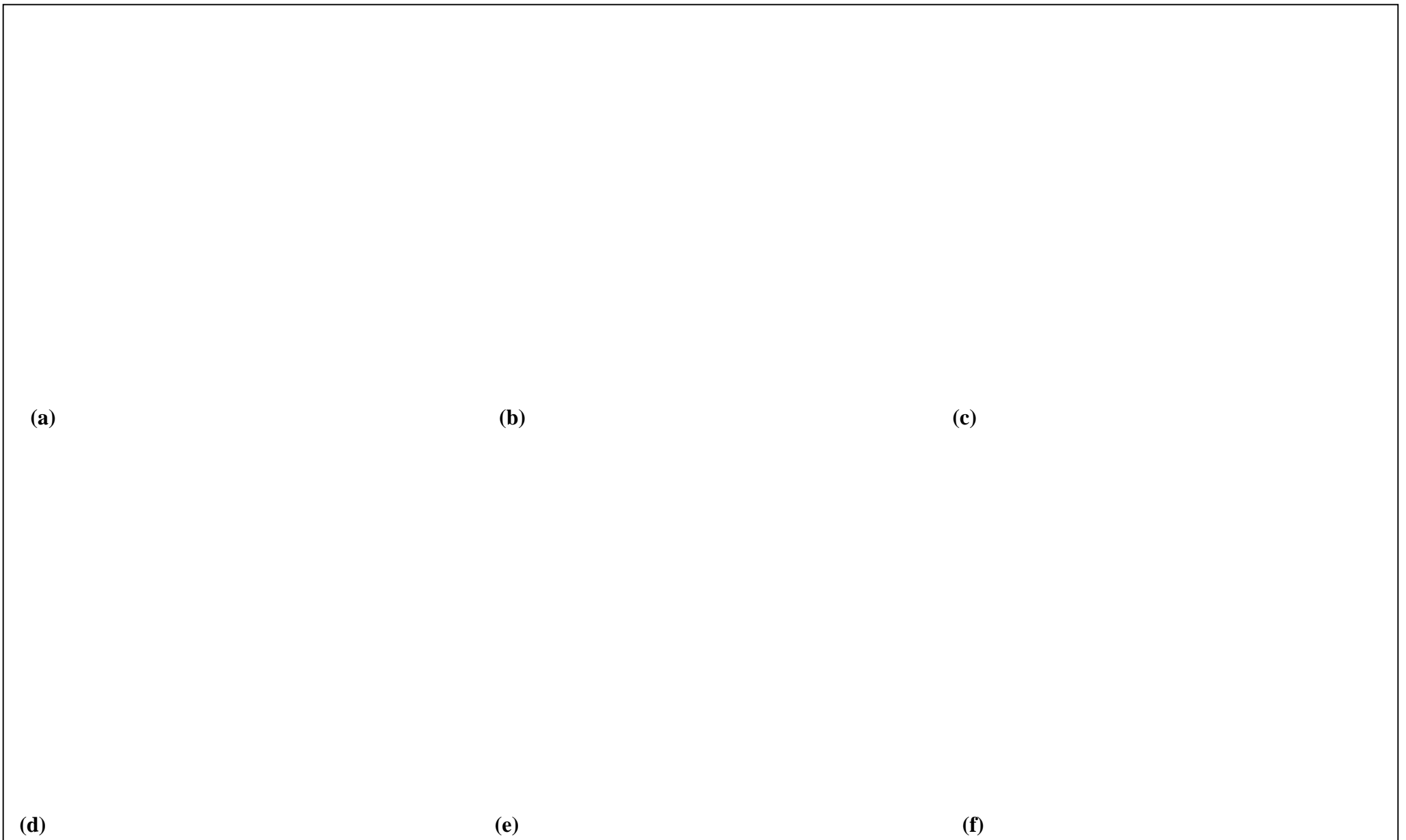


Fig. 11 Temperatura media (línea azul) en diferentes altitudes en Guerrero: (a) 0 m, (b) 500 m, (c) 1000 m, (d) 1500 m, (e) 2000 m, (f) 2500 m; las líneas rosas representan el intervalo de temperatura óptimo conocido para *B. dendrobatidis*, la línea amarilla punteada es la temperatura óptima registrada y la línea café punteada la temperatura registrada en la que no se desarrolla *B. dendrobatidis*.

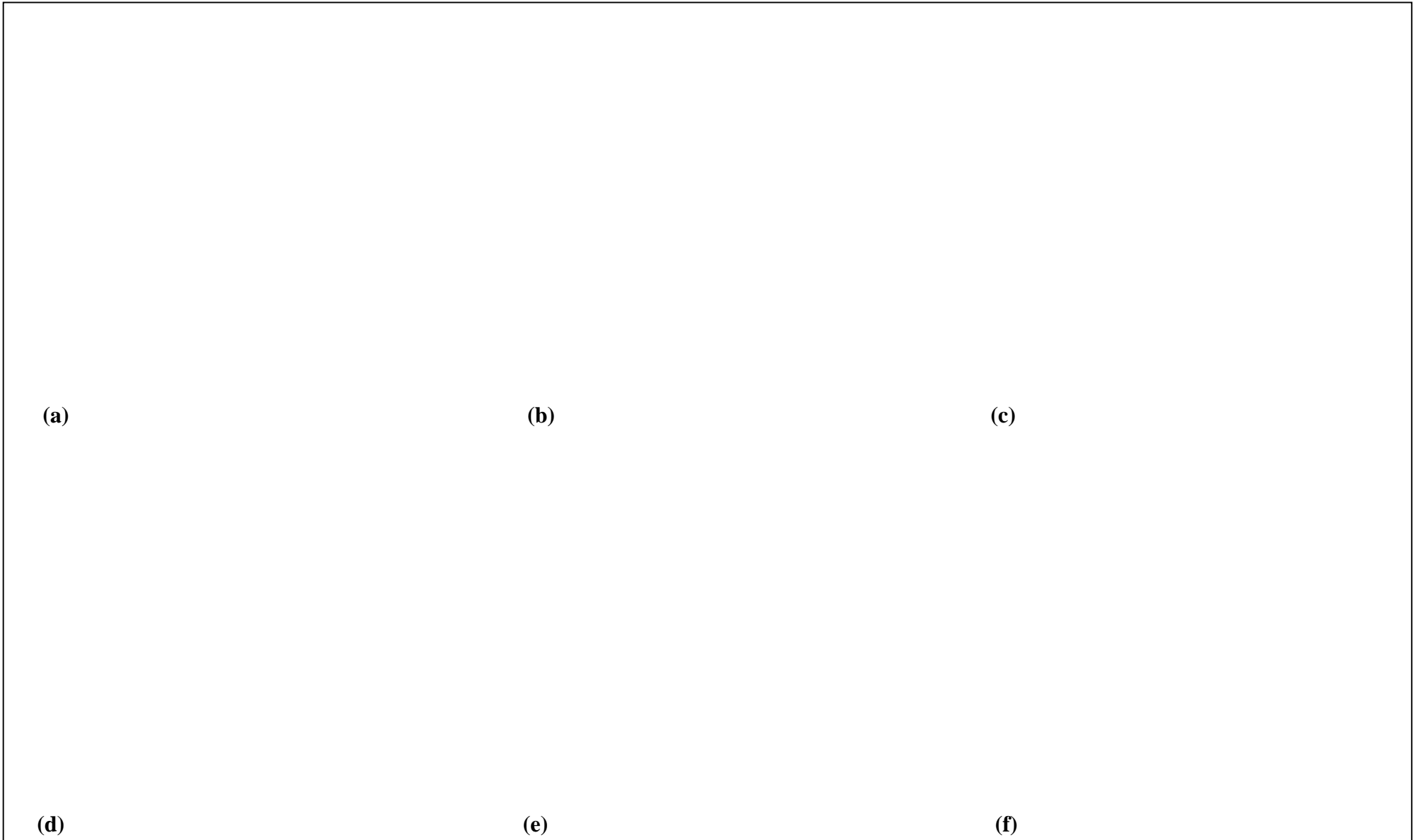


Fig. 10 Temperatura media (línea azul) en diferentes altitudes en Oaxaca: (a) 0 m, (b) 500 m, (c) 1000 m, (d) 1500 m, (e) 2000 m, (f) 2500 m; las líneas rosas representan el intervalo de temperatura óptimo conocido para *B. dendrobatidis*, la línea amarilla punteada es la temperatura óptima registrada y la línea café punteada la temperatura registrada en la que no se desarrolla *B. dendrobatidis*.

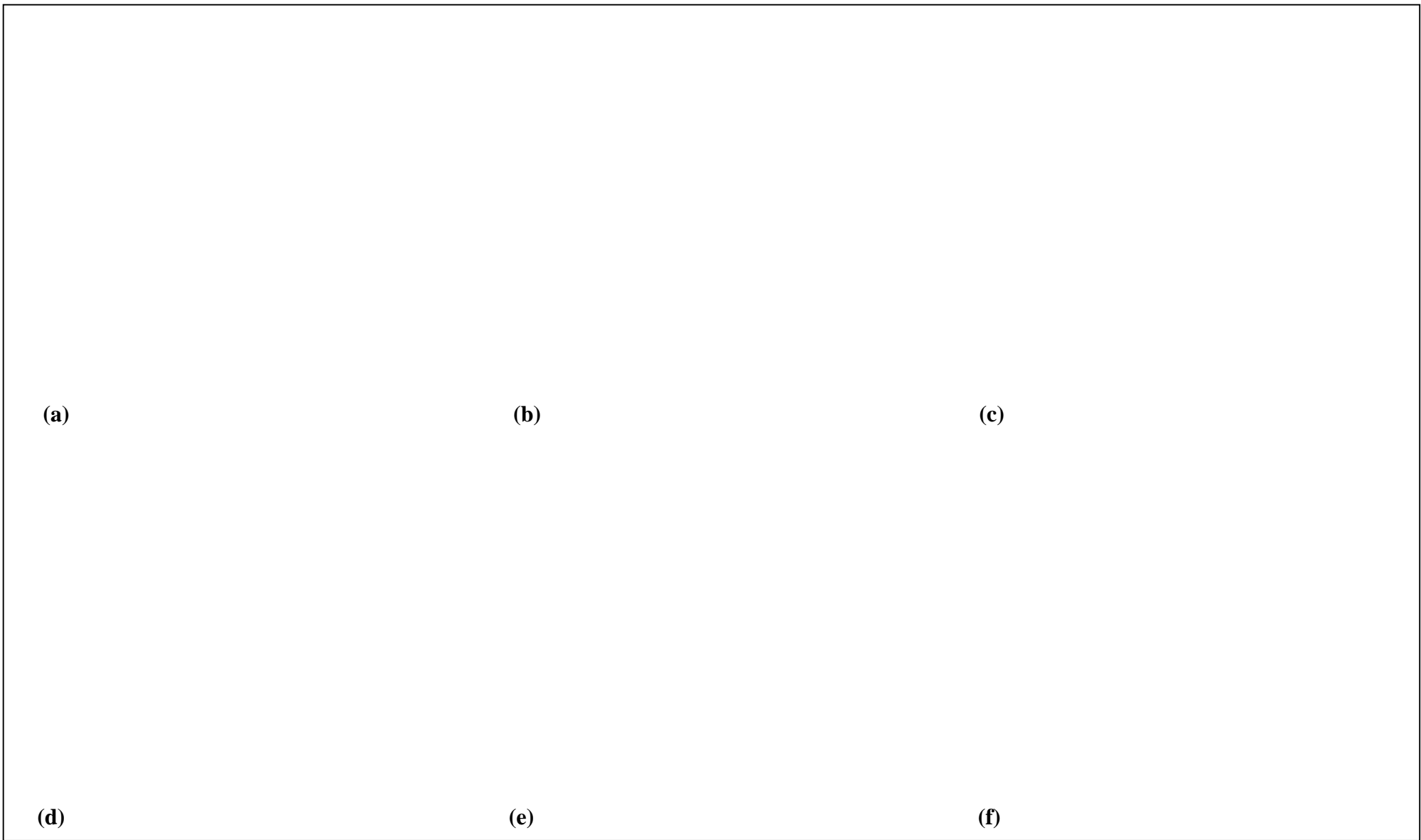


Fig. 13 Temperaturas máxima (línea roja) y mínima (línea azul) en diferentes altitudes en Guerrero: (a) 0 m, (b) 500 m, (c) 1000 m, (d) 1500 m, (e) 2000 m, (f) 2500 m; las líneas rosas representan el intervalo de temperatura óptimo registrado para *B. dendrobatidis*, la línea amarilla punteada es la temperatura óptima registrada y la línea café punteada la temperatura registrada en la que no se desarrolla *B. dendrobatidis*.

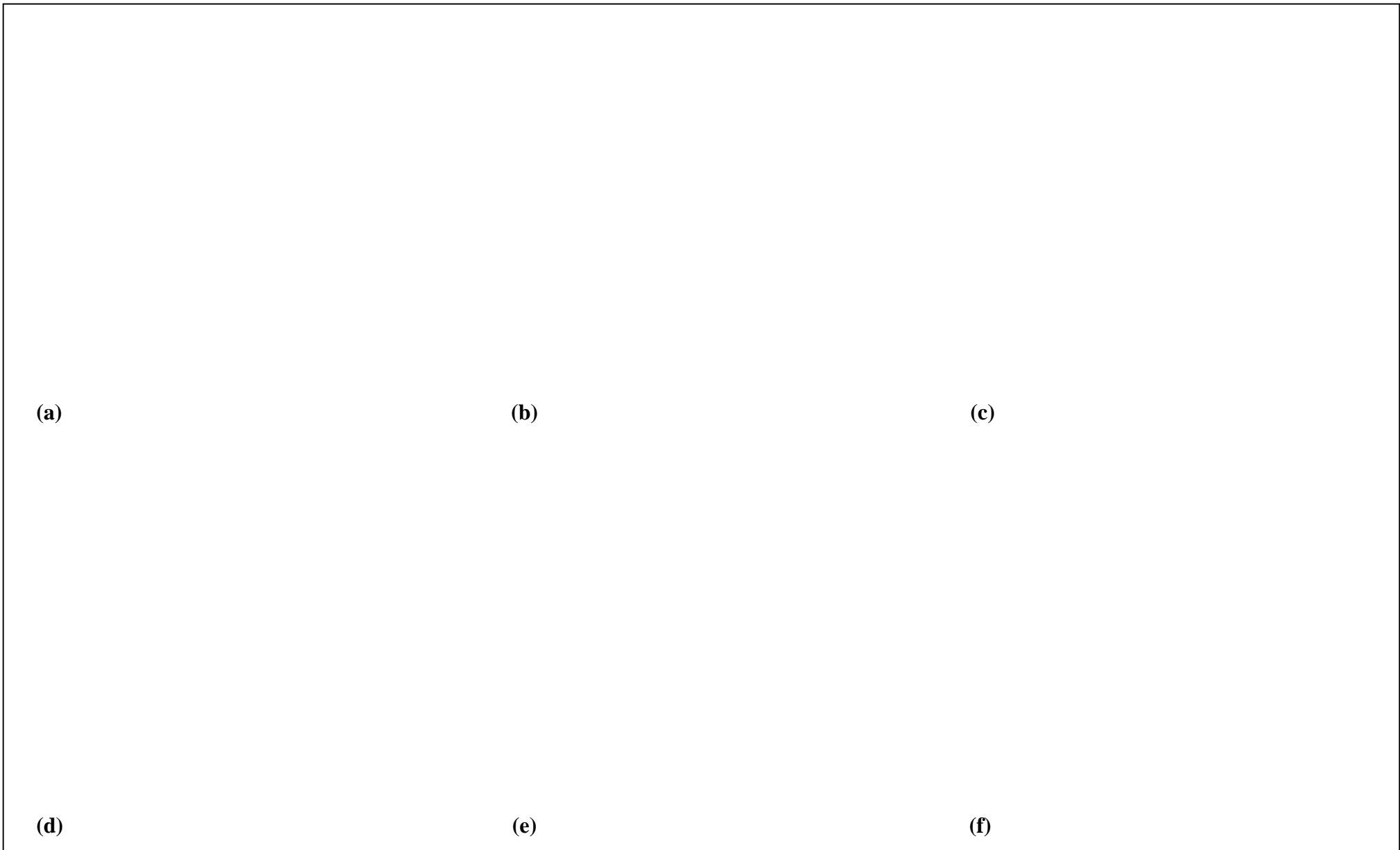


Fig. 12 Temperaturas máxima (línea roja) y mínima (línea azul) en diferentes altitudes en Oaxaca: (a) 0 m, (b) 500 m, (c) 1000 m, (d) 1500 m, (e) 2000 m, (f) 2500 m; las líneas rosas representan el intervalo de temperatura óptimo registrado para *B. dendrobatidis*, la línea amarilla punteada es la temperatura óptima registrada y la línea café punteada la temperatura registrada en la que no se desarrolla *B. dendrobatidis*.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Varios estudios sugieren que las declinaciones de anfibios asociadas con quitridiomycosis han ocurrido generalmente en periodos fríos del año y/o en elevaciones altas (Berger *et al.*, 1998, 2004; Lips, 1998, 1999; Bosch *et al.*, 2000; Bradley *et al.*, 2002; McDonald *et al.*, 2005; Puschendorf *et al.*, 2006). De hecho, se ha demostrado que *B. dendrobatidis* presenta una mayor patogenicidad a bajas temperaturas (Berger *et al.*, 2004; Daszak *et al.*, 2003). Además de este patrón, se sabe de la preferencia de *B. dendrobatidis* a condiciones frías en cultivo (Longcore *et al.*, 1999) lo que indica que la temperatura ambiental puede ser un factor importante en el surgimiento de los brotes de esta enfermedad (Woodhams *et al.*, 2003) y aparentemente podrían limitar su efecto (Puschendorf *et al.*, 2006). La sensibilidad del hongo a la temperatura ha sido postulada como una explicación para la localización de los brotes (Berger *et al.*, 2004). Esto también podría explicar el mayor impacto del patógeno en poblaciones de anfibios que habitan zonas montañosas (Stuart *et al.*, 2004) Aunque los datos de México también son de montaña, no se ha precisado si existe este patrón,

Los resultados del presente trabajo demuestran que en ambos sitios de estudio (estados de Oaxaca y Guerrero) la temperatura media ambiental cambia drásticamente a lo largo del año y también con la variación de altitud, teniendo posiblemente grandes implicaciones en el desarrollo de la quitridiomycosis (**Fig. 10 y 11**). En altitudes bajas, como son 0 m ó 500 m, se distingue en ambas áreas de estudio que las temperaturas medias no se encuentran dentro del intervalo de temperaturas óptimo (17°C a 25°C) registrado para el crecimiento de *B. dendrobatidis* (Daszak *et al.*, 2003; Berger *et al.*, 2004; Piotrowski *et al.*, 2004) (**Fig. 10 a y b, y 11 a y b**). De hecho, en ambas regiones a una altitud de 0 m se observa que las temperaturas medias en algunos meses del año llegan a rebasar los 28°C, temperatura que ha sido descrita como no favorecedora para el desarrollo del patógeno (Piotrowski *et al.*, 2004) (**Fig. 10 a y 11 a**). No se ha encontrado un estadio de reposo para las zoosporas de *B. dendrobatidis*

(Longcore *et al.*, 1999) por lo que en condiciones adversas su supervivencia debe estar comprometida.

Por lo anterior, se puede suponer que a temperaturas ambientales altas, como ocurre en tierras bajas de los trópicos o en los meses de verano, disminuya la incidencia de quitridiomycosis en las poblaciones de anfibios e incluso pueda erradicarse de algunas regiones (Woodhams *et al.*, 2003). Esto debido a que las temperaturas altas (i.e. >25°C) incrementan la tasa de intercambio epidérmico y reducen el crecimiento del quitridio en la piel de los anfibios, además de que la pérdida de la infección en ranas en condiciones cálidas puede ocurrir porque el hongo no tiene suficiente tiempo para completar su ciclo de vida antes de que empiece a desprenderse con la capa epidérmica (Piotrowski *et al.*, 2004; Berger *et al.*, 2004; McDonald *et al.*, 2005; Berger *et al.*, 2005). Es decir, durante los meses calientes del año las temperaturas medias pueden subir a límites dentro de los cuales los organismos no pueden reproducirse efectivamente en números adecuados para causar la infección (Woodhams *et al.*, 2003). Además, es posible que la prevalencia de la enfermedad en esos periodos del año se vea afectada debido a las altas temperaturas, ya que la diseminación de la quitridiomycosis puede estar limitada por el calor y la desecación (Berger *et al.*, 2004). En general, la temperatura y la disponibilidad de agua usualmente interactúan para determinar las condiciones óptimas del hongo (Bosch *et al.*, 2007). La prevalencia está determinada por la incidencia (la tasa de nuevos infectados) y el tiempo que permanecen los organismos infectados antes de morir o de eliminar la infección (McDonald *et al.*, 2005).

En contraste, cuando se analizan las temperaturas medias a mayor altitud se reconoce un patrón diferente. A 1000 m de altitud en el sitio de estudio de Guerrero se observa que las temperaturas medias se encuentran dentro del intervalo de temperaturas óptimo reportado para *B. dendrobatidis* en todos los meses del año, menos en abril y mayo donde las temperaturas rebasan los 25°C pero no llegan a 28°C (**Fig. 11 c**). En el área de estudio de Oaxaca las temperaturas medias en altitudes de 1000 m y 1500 m se encuentran durante todo el año dentro del intervalo de temperatura óptimo registrado para *B. dendrobatidis* (**Fig. 10 c y d**). Sin embargo, en el sitio de estudio de Guerrero las temperaturas medias se encuentran durante todo el año dentro del intervalo

de temperatura óptimo reportado para *B. dendrobatidis* en altitudes de 1500 m y 2000 m (**Fig. 11 d y e**). Por lo tanto, a estas altitudes en ambas áreas de estudio es altamente probable que por las temperaturas el crecimiento y/o la incidencia de la quitridiomycosis ocurra durante todo el año, debido a que el desarrollo del patógeno se ve favorecido en todas las épocas de año.

Al seguir analizando las temperaturas medias a mayor altitud como en 2500 m en el sitio de Guerrero y en 2000 m en el sitio de Oaxaca, se puede apreciar que en los meses fríos del año las temperaturas se encuentran por debajo del intervalo de temperatura óptimo registrado para *B. dendrobatidis* (**Fig. 10 e y 11 f**). De hecho, a 2500 m en el área de estudio de Oaxaca todo el año las temperaturas medias están por debajo del intervalo de temperatura óptimo registrado para *B. dendrobatidis*, menos en los meses de abril, mayo y junio (**Fig. 10 f**). Esto puede tener implicaciones en el desarrollo, la incidencia y la prevalencia de la enfermedad, los experimentos de Woodhams y colaboradores (2003) demuestran que el régimen térmico afecta el progreso de la quitridiomycosis en ranas vivas: por ejemplo las temperaturas bajas y fluctuantes pueden retardar el desarrollo de la enfermedad. De esta forma debido a las bajas temperaturas que se presentan podemos esperar una menor incidencia de la infección en dichas altitudes en ambientes montanos mexicanos.

Como ya se mencionó, el crecimiento y la supervivencia de *B. dendrobatidis* están relacionados con la temperatura y la humedad, por lo que el cambio climático influiría en la distribución, dispersión y persistencia del patógeno (Piotrowski *et al.*, 2004; Lips *et al.*, 2005). En la actualidad el planeta está experimentando un fenómeno de calentamiento global lo que ha implicado, entre otras cosas, un aumento en la temperatura del aire (Pounds, 2001). Este calentamiento, debería favorecer en teoría la desaparición del patógeno, ya que *B. dendrobatidis* es más patogénico a temperaturas bajas (Berger *et al.*, 2004; Daszak *et al.*, 2003), por lo que un aumento de éstas podría disminuir la incidencia de la enfermedad en las poblaciones de anfibios. Harvell y colaboradores (2002) también argumentan que debido a que los brotes de enfermedades relacionadas con quitridios están asociados a condiciones de temperaturas bajas, humedad y altitudes elevadas, esta enfermedad puede ser

una de las pocas para la cual el calentamiento climático pudiera romper con la diseminación de la enfermedad. Sin embargo, un estudio reciente realizado por Pounds y colaboradores (2006) demostraron una relación significativa de declinaciones en los sapos del género *Atelopus*, las cuales están relacionadas con la presencia de *B. dendrobatidis*, en años inusualmente calientes. Esto es una idea paradójica debido a que como se mencionó anteriormente *B. dendrobatidis* prefiere temperaturas bajas. Lo que estos investigadores proponen es que los cambios de temperatura en una escala menor, tanto incrementos como decrementos, resultado del calentamiento a gran escala y el cambio en la frecuencia de la cobertura nubosa, pueden favorecer el desarrollo de la quitridiomycosis (Pounds *et al.*, 2006). La idea de que bajas temperaturas benefician al quitridio puede ser una sobre simplificación de la respuesta del patógeno al clima (Pounds *et al.*, 2006). Con esto en mente, en este trabajo se analizaron en los dos sitios de estudio las temperaturas máximas y mínimas, para observar los cambios de temperatura a nivel de micro escala y distinguir si pueden estar relacionados con el desarrollo y/ o la incidencia de la quitridiomycosis.

Los resultados de este análisis también demuestran que, en ambos sitios de estudio, las temperaturas mínimas y máximas ambientales cambian a lo largo del año y también al variar la altitud. Es importante mencionar que en el estado de Oaxaca la variación entre los promedios de máximas y mínimas puede llegar a ser de hasta 24°C, lo que se convierte en un factor de estrés para los organismos que ahí se desarrollan ya que los cambios térmicos son más largos a lo largo de año (Trejo, 2004).

Para el área de estudio de Guerrero se observa que en altitudes de 0 m, 500 m, 1000 m y 1500 m las temperaturas máximas no se encuentran dentro del intervalo de temperatura óptimo registrado para *B. dendrobatidis*, sino que se mantienen alrededor de 28°C durante todo el año (**Fig. 13 a, b, c y d**). Sin embargo, en el sitio de estudio de Oaxaca este patrón se presenta sólo en altitudes de 0 m y 500 m (**Fig. 12 a y b**). Por lo tanto, para estas altitudes en ambas áreas de estudio, en teoría, no se verá favorecido el desarrollo de la quitridiomycosis en ninguna época del año. En un estudio realizado por Berger y colaboradores (2004) se mostró que el 50% de las ranas *Mixopluyes*

fasciolatus experimentalmente infectadas que se mantenían a 27°C eliminaron la quitridiomycosis, mientras que todas las ranas mantenidas entre 17°C y 23°C murieron a causa de dicha enfermedad. Por consiguiente, si algunas poblaciones de anfibios se infectaran con *B. dendrobatidis* en estas altitudes se podría esperar que algunos de los individuos infectados no desarrollen la enfermedad debido a que están expuestas a temperaturas altas ($\geq 28^\circ\text{C}$). Sin embargo, las condiciones latitudinales, biogeográficas y los tipos de vegetación particulares de México pueden generar diferencias en este patrón reportado para Australia.

En contraste, a 1000 m y 1500 m en el área de estudio de Oaxaca y a 2000 m en el área de estudio de Guerrero las temperaturas máximas rebasan los 28°C en los meses más calientes del año (**Fig. 12 c y d y 13 e**). Por lo tanto, el desarrollo y la incidencia de la quitridiomycosis pueden estar limitados en estas altitudes debido a las altas temperaturas presentes durante el día (máximas), aunque las temperaturas nocturnas (mínimas) sean bajas. Como ya se refirió, esto puede ocurrir ya que las temperaturas altas (i.e. $>25^\circ\text{C}$) incrementan la tasa de intercambio epidérmico y reducen el crecimiento del quitridio de los anfibios, por lo que la pérdida de la infección en ranas en condiciones cálidas puede ocurrir debido a que el hongo no tiene suficiente tiempo para completar su ciclo de vida antes de que empiece a desprenderse con la capa epidermal (Berger *et al.*, 2004, 2005; Piotrowski *et al.*, 2004; McDonald *et al.*, 2005). También las altas temperaturas que se registran en el día pueden llegar a límites dentro de los cuales los organismos no pueden reproducirse efectivamente en números adecuados para causar la quitridiomycosis, por lo que la incidencia de la enfermedad puede disminuir en éstas áreas en los meses calientes del año (Woodhams *et al.*, 2003). Esto podría en parte explicar el patrón observado de declinaciones asociadas con quitridiomycosis que han tendido a ocurrir durante periodos fríos y/o en altitudes elevadas (Berger *et al.*, 1998, 2004; Lips, 1998, 1999; Bosch *et al.*, 2000; Bradley *et al.*, 2002; McDonald *et al.*, 2005; Puschendorf *et al.*, 2006).

Al analizar las temperaturas máximas a mayor altitud, 2500 m en el sitio de estudio de Guerrero y 2000 m en el sitio de estudio de Oaxaca, se observó que éstas se encuentran dentro del intervalo óptimo de temperatura para *B. dendrobatidis* durante gran parte del año a excepción de las épocas calientes

(Fig. 12 e y 13 f). En los meses calientes del año las temperaturas máximas no llegan a los 28°C y las temperaturas mínimas son bajas, encontrándose por debajo del intervalo óptimo de temperatura para *B. dendrobatidis* durante todo el año (Fig. 12 e y 13 f). Como resultado, a estas altitudes en ambas regiones de estudio es probable que el crecimiento y la prevalencia de la quitridiomycosis ocurran durante todo el año, debido a que el desarrollo del patógeno se ve favorecido ya que las temperaturas máximas se encuentran dentro de su intervalo óptimo y no llegan a los 28°C temperatura reportada como no favorecedora para el crecimiento del patógeno (Piotrowski *et al.*, 2004). Consecuentemente, para ambas áreas de estudio en dichas altitudes, el desarrollo de la enfermedad se verá más favorecido durante los meses del año en los cuales las temperaturas máximas no sean muy altas y las mínimas no muy bajas (julio, agosto y septiembre) (Fig. 12 e y 13 f). Las poblaciones de anfibios que habiten en estas zonas se encuentran en áreas donde las condiciones ambientales no les permiten combatir la enfermedad (Kriger y Hero, 2006). Es importante mencionar que no sólo la temperatura y la altitud influyen en la incidencia y prevalencia de la enfermedad, pueden existir otras variables a nivel microclimático (i.e. cobertura del dosel, distancia al borde, cercanía a cuerpos de agua, etc) que la afecten así como la relación entre ellas.

La temperatura cambia dramáticamente a través de las estaciones, altitudes y latitudes, por lo que las restricciones térmicas de *B. dendrobatidis* y el sistema inmune de los anfibios tienen importantes implicaciones en la ecología del hospedador-parásito de la enfermedad y en el efecto de la quitridiomycosis en poblaciones de anfibios silvestres (Kriger y Hero, 2007). La temperatura afecta la ecología de muchos hongos saprófitos acuáticos, aunado a esto algunos quitridiomycetes prosperan con los cambios estacionales de temperatura (Sparrow, 1968). Por consiguiente ¿qué temperatura está relacionada con la estacionalidad de los brotes de *B. dendrobatidis*? De acuerdo con los resultados de este estudio se puede sugerir que las temperaturas diurnas (máximas) están más relacionadas con la estacionalidad, que las temperaturas nocturnas, ya que se sabe que la diseminación de la quitridiomycosis puede estar limitada por el calor y la desecación (Berger *et al.*, 2004). Aunado a esto,

la lluvia o la sequía pueden tener un efecto en la prevalencia de la quitridiomycosis ya que las zoosporas de *B. dendrobatidis* requieren de agua para sobrevivir y no se ha encontrado una etapa de reposo (Longcore *et al.*, 1999; Berger 2001; Johnson y Speare, 2003). Además, a medida que el sistema inmune de los anfibios disminuye con un decremento correspondiente en la temperatura, las ranas son más susceptibles a la quitridiomycosis en temperaturas a las cuales el quitridio alcanza su patogenicidad más alta (Mattute *et al.*, 2000; Rollins-Smith *et al.*, 2002; Kriger y Hero, 2007). Por lo tanto en altitudes bajas se puede esperar una mayor incidencia y prevalencia de quitridiomycosis, y posibles declinaciones, en los meses fríos del año, ya que las temperaturas diurnas son más bajas en estas épocas. Como ya se mencionó en varios estudios se ha observado que las declinaciones asociadas con quitridiomycosis han tendido a ocurrir durante periodos fríos en diferentes partes del mundo (Berger *et al.*, 1998, 2004; Lips, 1998, 1999; Bosch *et al.*, 2000; Bradley *et al.*, 2002; McDonald *et al.*, 2005; Puschendorf *et al.*, 2006). Lo que este trabajo plantea es que ese patrón observado puede deberse a las condiciones de temperatura que se presentan durante el día (máximas), ya que pueden estar restringiendo el crecimiento del patógeno en las épocas calientes del año. Por ejemplo, McDonald y colaboradores (2005) encontraron que la prevalencia de la quitridiomycosis estaba significativamente asociada con la estacionalidad y la altitud. En esta investigación se observó que la prevalencia es mayor en el invierno y a altitudes mayores de 300 m. Otro estudio realizado por Kriger y Hero (2007) también demuestra que los niveles de la infección varían significativamente a través de las estaciones y que la prevalencia de la quitridiomycosis en una población de ranas es mayor en el invierno. Es importante mencionar que esta última investigación se realizó en una localidad que se ubica a una altitud de 155 m, lo que concuerda con la inferencia mencionada anteriormente que plantea declinaciones en altitudes bajas en los meses fríos del año. No obstante otro escenario posible que puede ocurrir en estas altitudes, es no observar declinaciones en algunas poblaciones de anfibios que presentaran infecciones con *B. dendrobatidis*, ya que algunos individuos podrían curarse de la enfermedad al estar expuestos a temperaturas $\geq 28^{\circ}\text{C}$. Algunas especies pueden ser más tolerantes al patógeno que otras especies (Mendelson *et al.*, 2004). Varios estudios mencionan que *B.*

dendrobatidis afecta a unas especies más que a otras dentro de un conglomerado, por lo que algunas poblaciones declinan mientras que otras persisten (Berger *et al.*, 1998; Lips *et al.*, 2003; Retallick *et al.*, 2004; Woodhams *et al.*, 2005, 2006). Sin embargo, para las especies mexicanas no existen estudios que analicen cuáles se ven más afectadas y cuáles no.

Por otro lado, al analizar altitudes mayores podemos darnos cuenta que la estacionalidad no es tan marcada, las temperaturas del día (máximas) no rebasan los 28°C, por lo que el crecimiento y la prevalencia de *B. dendrobatidis* se vería favorecido todo el año. Aunado a esto, el que las temperaturas máximas no rebasen los 28°C convierte a estas áreas en zonas donde las condiciones ambientales no permite a los anfibios combatir la infección (Kriger y Hero, 2006). Por lo tanto, las poblaciones de anfibios que habiten en estas áreas se encuentran en mayor riesgo de declinar debido a epidemias de quitridiomycosis.

Por otro lado, ¿cuáles pueden ser las consecuencias del cambio climático en relación a los brotes de quitridiomycosis? Como ya se mencionó recientemente el planeta ha estado experimentando un fenómeno de calentamiento global, ya que en los últimos 30 años el promedio global de la temperatura del aire y la superficie del océano ha aumentado significativamente (Pounds, 2001). Sin embargo este calentamiento no ha sido heterogéneo en todo el planeta. El mayor aumento de la temperatura ha tenido lugar en latitudes medias y altas de los continentes del norte; los suelos se han calentado más que los océanos y las temperaturas nocturnas más que las diurnas. De hecho, las temperaturas mínimas diarias durante la noche sobre las zonas terrestres han aumentado en 0.2°C cada década, cerca del doble del aumento que se ha registrado en las temperaturas máximas del aire durante el día (Easterling *et al.*, 2000; IPCC, 2001; Root *et al.*, 2003). Adicionalmente, el aumento del vapor de agua que se traduce en un incremento de la cobertura nubosa puede crear una retroalimentación adicional que influye en las temperaturas del aire. Al aumento de la cobertura nubosa se añade el calentamiento nocturno, ya que se reduce la pérdida de calor en la noche. Esto se debe a que la cobertura nubosa impide la radiación solar, pero puede moderar las tendencias en el día y puede incluso revertirlas (Dai *et al.*, 1999). Al aumentar la temperatura las fluctuaciones

climáticas pueden cruzar el umbral para ciertos patógenos propiciando brotes (Pounds *et al.*, 2006). Por lo tanto, como ya se señaló, en bajas altitudes las temperaturas diurnas (máximas) son muy altas para el desarrollo de *B. dendrobatidis*, mientras que las nocturnas (mínimas) se encuentran dentro del intervalo de temperaturas óptimo reportado para el crecimiento de *B. dendrobatidis*. Consecuentemente, el aumento de ambas temperaturas a estas altitudes no beneficiaría los brotes de *B. dendrobatidis*, ya que ambas temperaturas se estarían alejando del intervalo de temperaturas óptimo reportado para el crecimiento de *B. dendrobatidis*. No obstante, a mayores altitudes donde las temperaturas diurnas se encuentran dentro del intervalo de temperaturas óptimo reportado para el crecimiento de *B. dendrobatidis*, pero las nocturnas pueden ser muy frías, el aumento rápido de éstas sería benéfico para los brotes y la prevalencia de la enfermedad. Esto sucedería porque las temperaturas nocturnas se estarían moviendo hacia el intervalo de temperaturas óptimo reportado para el crecimiento de *B. dendrobatidis*. Por consiguiente a grandes altitudes el calentamiento a cualquier hora del día será benéfico para el desarrollo y la prevalencia de *B. dendrobatidis*, ya que las temperaturas nocturnas se mueven hacia el intervalo de temperaturas óptimo reportado para el crecimiento del quitridio mientras que las diurnas aun se encuentran dentro de éste intervalo. Lo anterior está relacionado con la hipótesis “*chytrid-thermal-optimum*” propuesta por Pounds y colaboradores (2006), en la que plantean que el enfriamiento en el día (local o a microescala) y el calentamiento durante la noche aceleran el desarrollo de enfermedades. Sin embargo, es necesario realizar estudios *in situ* a menor escala para corroborar estos patrones en ambientes mexicanos.

México posee un gran número de anfibios (361 especies) y además un alto número de endemismos (60% aproximadamente de los anfibios son endémicos para el país). Los resultados de la distribución por intervalos altitudinales de anfibios de México indica que aproximadamente el 20% de las especies de anfibios se distribuye en un intervalo altitudinal comprendido entre los 1001 m a 1500 m, y que aproximadamente el 75% se encuentran en un intervalo que va de los 501 m a los 2500 m (**Fig. 9**). Esto corrobora el estudio de Flores-Villela (1993) en el que menciona que la herpetofauna de México se concentra en las

zonas altas tropicales y templadas, así como en las tierras bajas tropicales. Aunado a esto, 115 especies de anfibios que habitan este intervalo altitudinal se encuentran catalogadas como en peligro o en peligro crítico, según la evaluación del GAA (IUCN, 2006). Además, es importante mencionar que el intervalo altitudinal comprendido entre 1000 m a 2000 m es el que, según este estudio teórico, presenta las condiciones de temperatura que favorecen el crecimiento del patógeno *B. dendrobatidis*. Esto puede cambiar en la medida que se cuente con mayor cantidad de estudios de *B. dendrobatidis* en campo. Sin embargo, los datos de este trabajo son de gran preocupación debido a que un alto número de anfibios se encuentran habitando zonas de alto riesgo, ya que las poblaciones podrían verse afectadas por la quitridiomycosis. Por consiguiente estas áreas deberían ser consideradas como prioritarias para el seguimiento y estudio de los anfibios mexicanos.

Los resultados de este estudio y el análisis de los reportes de la literatura nos muestran que es importante identificar los factores climáticos y geográficos asociados con la presencia de la quitridiomycosis, ya que pueden ser útiles para tomar medidas de prevención y/o control. Además, el entendimiento de estos factores puede ayudar en la predicción de regiones susceptibles a la infección (Drew *et al.*, 2006). En particular, en este estudio se utilizó la temperatura del aire como factor para modelar las regiones susceptible a la infección con el patógeno *B. dendrobatidis*. Se predijo que las zonas con elevaciones entre 1000 m y 2500 m, dependiendo del área de estudio, son regiones de riesgo para las poblaciones de anfibios que las habitan ya que las temperaturas son propicias para el desarrollo del patógeno. Sin embargo, es probable que las declinaciones de anfibios relacionadas con la quitridiomycosis sean el resultado de una compleja red de interacción, por lo que los efectos del clima pueden estar condicionados a otros factores como la densidad del hospedero, la composición de la comunidad de anfibios, la competencia microbial, entre otras (Boscho *et al.*, 2007).

Por otro lado, la temperatura ambiental también puede ser un importante cofactor del tratamiento de la enfermedad ya que influye en las funciones inmunes de los organismos y en la virulencia de los patógenos (Carey *et al.*, 1999). Aunado a esto, la temperatura ambiental y los patrones de humedad

pueden influir entre otras variables en la ecología, fisiología y el comportamiento de anfibios ya que estos deben mantener la piel húmeda para el intercambio iónico y de oxígeno (Lips *et al.*, 2005). No obstante, la habilidad de predecir la susceptibilidad a la enfermedad es también un paso importante en la conservación de los anfibios en riesgo de declinaciones asociadas a enfermedades (Woodhams *et al.*, 2006). En áreas conservadas donde los efectos negativos de la destrucción del hábitat, la sobreexplotación y las especies exóticas se pueden pensar como mínimos, las enfermedades emergentes como la quitridiomycosis ponen en alto riesgo a las especies de anfibios que las habitan. Además, las correlaciones ecológicas de la enfermedad pueden proveer indicadores valiosos de la susceptibilidad (Lips *et al.*, 2003). Si a lo anterior se combinan indicadores de la resistencia inmunológica del hospedero se crea una valiosa herramienta para definir o conocer la ecología de la enfermedad y el posible manejo de la vida silvestre (Woodhams *et al.*, 2006).

Enfermedades infecciosas emergentes de organismos en vida silvestre, como es la quitridiomycosis, representan una amenaza creciente para la biología de la conservación (Daszak *et al.*, 2000; Cleaveland *et al.*, 2001), por lo que se sugiere que los biólogos de la conservación reconozcan el papel que tienen las enfermedades infecciosas como amenaza a la biodiversidad y que las incluyan en sus protocolos de conservación (Hanselmann *et al.*, 2004). Lips y colaboradores (2005) proponen que se realicen monitoreos intensivos de los anfibios a lo largo de transectos altitudinales y latitudinales para describir la distribución geográfica del problema, identificar causas potenciales y priorizar los esfuerzos de conservación. Además, se carece de información básica del tamaño de las poblaciones, fluctuaciones y demografía de casi todas las especies neotropicales en casi todas las áreas (Lips *et al.*, 2005). Es necesario concentrar los esfuerzos en monitoreos a largo plazo de las poblaciones de anfibios, para establecer el estado en el que se encuentran, y si éstas están declinando trabajar en distinguir las causas potenciales de la declinación, para su posterior prevención y/o control. En particular, en México se necesita poner especial atención en las poblaciones que se encuentran en las zonas de riesgo predichas por el modelo teórico planteado en este estudio, ya que se encuentran en mayor riesgo. Además, para poder llevar a cabo estos

esfuerzos de monitoreo o para diseñar protocolos de monitoreo a gran escala para determinar el estado de quitridiomycosis en regiones o países (ausencia o presencia), es importante tener conocimiento de la prevalencia esperada *in situ* en poblaciones de anfibios infectadas con esta enfermedad (Speare, 2001; McDonald *et al.*, 2005). Según lo predicho por este modelo, se recomienda llevar a cabo los monitoreos en bajas altitudes en las épocas frías del año, ya que las infecciones por *B. dendrobatidis* serán más fáciles de detectar en esas épocas del año. De esta manera, al enfocar los esfuerzos de muestreo en ciertas épocas del año, los investigadores pueden disminuir el número de muestreos necesarios y a su vez disminuir el coste de éstos, sin sacrificar los buenos resultados de ellos. Sin embargo a grandes altitudes no se aconseja una temporada específica del año para llevar a cabo los estudios o evaluaciones.

Por otro lado, aun se requiere de una mayor investigación de la ecología de *B. dendrobatidis*, que incluyan aspectos fundamentales de su historia natural así como dónde sobrevive y cuánto tiempo puede persistir en el ambiente (Lips *et al.*, 2005). También es importante determinar el medio por el cual *B. dendrobatidis* se mueve entre sitios, especies e individuos (Ron, 2005). Con un mayor conocimiento y entendimiento del patógeno será mucho más fácil poder plantear mejores y más efectivas estrategias de prevención y/o de control, y por lo tanto de conservación de las poblaciones de anfibios de México y el mundo.

Por último es importante mencionar que este estudio propone un modelo teórico basado en datos en la literatura sobre el comportamiento y preferencias del patógeno *B. dendrobatidis*. Sin embargo, este modelo planteado sólo utiliza la temperatura pero se puede volver mucho más complejo al analizar otras variables ya que existe la posibilidad de que haya ciertas relaciones indirectas con el microhábitat como con el pH, la humedad, la hojarasca, la cercanía a cuerpos de agua, el tipo de vegetación e incluso la perturbación antropogénica (efectos de borde, fragmentación y pérdida de hábitat). Por lo tanto, falta realizar una fase de campo en las dos áreas de estudio para poder demostrar la hipótesis planteada, además de incluir en este nuevo estudio más variables microclimáticas para poder seguir aclarando las declinaciones de anfibios en México.

REFERENCIAS

Berger L. (2001) Diseases in Australian frogs. Ph.D thesis, James Cook University, Townsville, Queensland, Australia.

Berger L., Speare R. and Hyatt A.D. (1999) Chytrid fungi and amphibian declines: overview, implications and future directions, pp. 22-33. In: Campbell A. (ed) Declines and disappearances of Australian frogs, Environmental Australia: Canberra.

Berger L., Hyatt A.D., Speare R. and Longcore J.E. (2005) Life cycle stages of the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Diseases of Aquatic Organisms* 68:51-63.

Berger L., Speare R., Green D.E., Cunningham A.A., Goggin C.L., Slocombe R., Ragan M.A., Hyatt A.D., McDonald K.R., Hines H.B., Lips K.R., Marantelli G. and Parkes H. (1998) Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 95:9031–9036.

Berger L., Speare R., Hines H.B., Marantelli G., Hyatt A.D., McDonald K.R., Skerratt L.F., Olsen V., Clarke G., Gillespie G., Mahony M., Sheppard N., Williams C. and Tyler M.J. (2004) Effect of season and temperature on mortality in amphibians due to chytridiomycosis. *Australian Veterinary Journal* 82:434-439.

Bishop P. (2000) Chytrid fungi identified from dying frogs in New Zealand. *Froglog* 39:1-2.

Blaustein A.R., Wake D.B. and Sousa W.P. (1994) Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology* 8:60-71.

Bonaccorso E., Guayasamin J.M., Méndez J.M. and Speare R. (2003) Chytridiomycosis in a Venezuelan anuran (Bufonidae: *Atelopus cruciger*). *Herpetological Review* 34:331-334.

Boyle D.G., Boyle D.B, Olsen V., Morgan J.A.T. and Hyatt A.D. (2004) Rapid quantitative detection of Chytridiomycosis (*Batrachochytrium dendrobatidis*) in amphibian samples using real-time Taqman PCR assay. *Diseases of Aquatic Organisms* 60:141-148.

Bosch J., Martínez-Solano I. and García-París M. (2000) Evidence of a Chytrid fungus involved in the decline of the common midwife toad in protected areas of central Spain. *Froglog* 40:1.

Bosch J., Carrascal L.M., Durán L., Walter S. and Fisher C. (2007) Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a montane area of Central Spain; is there a link? *Proceedings of the Royal Society B* 274:253-260.

Bradley G.A., Rosen P.C., Sredl M.J., Jones T.R. and Longcore J.E. (2002) Chytridiomycosis in native Arizona frogs. *Journal of Wildlife Diseases* 38:206-212.

Burrowes P.A., Joglar R.L. and Green D.E. (2004) Potential causes for amphibian declines in Puerto Rico. *Herpetologica* 60:141-154.

Campbell J.A. (1999) Distribution patterns of amphibians in Middle America, pp. 111-209. In: Duellman, W.E. (ed.), *Distribution Patterns of Amphibians: A Global Perspective*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

Carey C. (2000) Infectious disease and worldwide declines of amphibian populations, with comments on emerging diseases in coral reef organisms and in humans. *Environment Health Perspective* 108:143-150.

Carey C., Coben N. and Rollins-Smith L. (1999) Amphibian declines: an immunological perspective. *Developmental & Comparative Immunology* 23:459-472.

Carey C. and Alexander M.A. (2003) Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions* 9:111-121.

Carey C., Pessier A.P. and Peace A. (2003) Pathogens, infectious disease, and immune defenses, pp. 127-136. In: Semlitsch R.D. (ed.), *Amphibian Conservation*. Smithsonian Books.

Casas-Andreu G., Méndez-de la Cruz F.R. y Camarillo J.L. (1996) Anfibios y reptiles de Oaxaca, lista, distribución y conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s) 69:1-35.

Casas-Andreu G., Méndez-de la Cruz F.R y Aguilar-Miguel X. (2004) Anfibios y reptiles, pp. 375-390. En: García-Mendoza A.J., Ordóñez M.J. y Briones-Salas (eds) *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.

Challenger A. (1998) Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, Universidad Nacional autónoma de México. Agrupación Sierra Madre S.C. México. pp. 847.

Cleaveland S., Hess G.R., Dobson A.P., Laurenson M.K., McCallum H.I., Roberts M.G. and Woodroffe (2001) The role of pathogens in biological conservation, pp. 139-150. In: Hudson P.J., Rizzoli A., Grenfell B.T., Heesterbeek H. and Dobson A.P. (eds) *The ecology of Wildlife diseases*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Collins J.P. and Storfer A. (2003) Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions* 9:89-98.

Dai A., Trenberth K.E. and Karl T.R. (1999) Effects of clouds, soil moisture, precipitation, and water vapor on diurnal temperature range. *Journal of Climate* 12: 2451-2473.

Daszak P., Cunningham A.A. and Hyatt A.D (2000) Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science* 287: 443-449.

Daszak P., Cunningham A.A. and Hyatt A.D (2003) Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity and Distributions* 9:141-150.

Daszak P., Berger L., Cunningham A.A., Hyatt A.D., Green D.E. and Speare R. (1999) Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Diseases* 5:735-748.

Daszak P., Strieby A., Cunningham A.A., Longcore J.E., Brown C.C. and Porter D. (2004) Experimental evidence that the bullfrog (*Rana catesbeiana*) is a potential carrier of chytridiomycosis, an emerging fungal disease of amphibians. *Herpetological Journal* 14:201-207.

Davidson E.W., Parris M., Collins J.P, Longcore J.E., Pessier A.P. and Brunner J. (2003) Pathogenicity and transmission of chytridiomycosis in tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*). *Copeia* 601-607.

Duellman W.E. (1999) Global distribution of amphibians: patterns, conservation, and future challenges, pp. 1-30. In: Duellman W.E. (editor). *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

Drew A., Allen E.J. and Allen L.J.S. (2006) Analysis of climatic and geographic factors affecting the presence of chytridiomycosis in Australia. *Diseases of Aquatic Organisms* 68: 245-250.

Drost C.A. and Fellers G.M. (1996) Collapse of a regional frog fauna in the Yosemite area of the California Sierra Nevada, USA. *Conservation Biology* 10:414-425.

Easterling D.R., Karl T.R., Gallo K.P., Robinson D.A., Trenberth K.A. and Dai A. (2000) Observed climate variability and change of relevance to the biosphere. *Journal of Geophysical Research* 105, 20, 101- 20, 114.

ESRI (1999) Arc View GIS Ver 3.2 Environmental System Research Inc., USA.

Flores-Villela O. (1993) Herpetofauna of Mexico: Distribution and endemism, pp. 253-280. In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York.

Flores-Villela O. and Canseco-Márquez L. (2004) Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20(2):115-144.

Hale S.F. (2001) The status of the Tarahumara frog in Sonora, Mexico. A Re-survey of selected localities and report on additional populations. *U. S. Fish and Wildlife Service* 71 pp.

Hanselmann R., Rodríguez A., Lampo M., Fajardo-Ramos, Alonso Aguirre L. A., Kilpatrick A. M., Rodríguez J. P. and Daszak P. (2004) Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in Venezuela. *Biological Conservation* 120:115-119.

Harvell C.D., Mitchell C.E., Ward J.R., Altizer S., Dobson A.P., Ostfeld R.S. and Samuel M.D. (2002) Climate warming and disease risk for terrestrial and marine biota. *Science* 296:2158-2162.

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). (2007) www.inegi.gob.mx

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2001) Cambio Climático 2001. Tercer Informe de Evaluación. La base Científica. OMM y PNUMA. pp. 94.

IUCN, Conservation International, and NatureServe. (2006) Global Amphibian Assessment. <www.globalamphibians.org>. Fecha última consulta en marzo 2006.

Johnson M. and Speare R. (2003) Survival of *Batrachochytrium dendrobatidis* in water: quarantine and disease control implications. *Emerging Infectious Diseases* 9:922-925.

Jones P.D., Osborn T.J. and Briffa K.R. (2001) The evolution of climate over the last millennium. *Science* 292:662-666.

Kiesecker J.M., Blaustein A.R. and Belden L. K. (2001) Complex causes of amphibian population declines. *Nature* 410:681-684.

Kruger K.M. and Hero J.M. (2006) Survivorship in Wild Frogs Infected with Chytridiomycosis. *EcoHealth* 3:171-177.

Kruger K.M. and Hero J.M. (2007) Large-scale seasonal variation in the prevalence and severity of chytridiomycosis. *Journal of Zoology* 271:352-359.

Lamirande E.W. and Nichols D.K. (2002) Effects of host age on susceptibility to cutaneous chytridiomycosis in blue-and yellow poison dart frogs (*Dendrobates tinctorius*). *Proceedings of the Sixth International Symposium on the Pathology of Reptiles and Amphibians*. St. Paul, Minnesota, USA.

Lips K.R. (1998) Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology* 12:106-117.

Lips K.R. (1999) Mass Mortality and Population declines of Anurans at an Unpland Site in Western Panama. *Conservation Biology* 13:117–125.

Lips K.R., Green D.E. and Papendick R. (2003) Chytridiomycosis in wild frogs from southern Costa Rica. *Journal of Herpetology* 37:215-218.

Lips K.R., Mendelson J.R., Muñoz-Alonso A., Canseco-Márquez L. and Mulcahy D.G. (2004) Amphibian population declines in montane Southern México: resurveys of historical localities. *Biological Conservation* 119:555-564.

Lips K.R., Burrowes P.A., Mendelson J.R. and Parra-Olea G. (2005) Amphibian population declines in Latin America: a synthesis. *Biotropica* 37:222-226.

Longcore, J.E. (2001) Chytridiomycota. In: *Nature Encyclopedia of Life Sciences*. London: Nature Publishing Group. <http://www.els.net/>

Longcore J.E., Pessier A.P. and Nichols D.K. (1999) *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia* 91:219-227.

Mattute B., Storey K.B., Knoop F.C. and Conlon J.M. (2000) Induction of synthesis of an antimicrobial peptide in the skin of the freeze-tolerant frog, *Rana sylvatica*, in response to environmental stimuli. *FEBS Letters* 483:135-138.

McDonald K. and Alford R.A. (1999) A review of declining frogs in northern Queensland, pp. 14-22. In: Campbell A. (ed) *Declines and Disappearances of Australian Frogs*, Environmental Australia: Canberra.

McDonald K.R., Méndez D., Müller R., Freeman A.B. and Speare R. (2005) Decline in the prevalence of chytridiomycosis in upland frog populations in North Queensland, Australia. *Pacific Conservation Biology* 11:114-120.

Meik J.M., Canseco-Marquez L., Smith E.N. and Campbell J.A. (2005) A new species of *Hyla* (Anura: Hylidae) from Cerro Las Flores, Oaxaca, México. *Zootaxa* 1046:17-27.

Mendelson J.R., Brodie Jr E.D., Malone J.H., Acevedo M.E., Baker M.A., Smatresk N.J. and Campbell J.A. (2004) Factors associated with catastrophic decline of a cloudforest frog fauna in Guatemala. *Revista de Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)* 52:991-1000.

Morehouse E.A., James T.Y., Ganley A.R.D., Vilgalys R., Berger L., Murphy P.J. and Longcore J.E. (2003). Multilocus sequence typing suggests the chytrid pathogen of amphibians is a recently emerged clone. *Molecular Ecology* 12:395-403.

Nichols D.K., Lamirande E.W., Pessier A.P. and Longcore J.E. (2001) Experimental transmission of cutaneous chytridiomycosis in dendrobatid frogs. *Journal of Wildlife Diseases* 37:1-11.

Ochoa-Ochoa L.M. y Flores-Villela O. (2006) Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. Ed. UNAM-CONABIO, México. pp. 211.

Parmesan C. and Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.

Parra-Olea G., García Paris M. and Wake D.B. (1999) Status of some populations of Mexican salamanders (Amphibia: Plethodontidae). *Revista de Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)* 47:217-223.

Pérez-Ramos E, Saldaña de la Riva L. y Uribe-Peña Z. (2000) A checklist of reptiles and amphibians of Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 71:21-40.

Pessier A.P., Nichols D.K., Longcore J.E. and Fuller M.S. (1999) Cutaneous chytridiomycosis in poison dart frogs (*Dendrobates* spp.) and White's tree frogs (*Litoria caerulea*). *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation* 11:194-199.

Piotrowski J.S, Annis S.L. y Longcore J.E. (2004) Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia* 96:9-15.

Pounds J.A. (2001) Climate and amphibian declines. *Nature* 410:639-640.

Pounds J.A. and Puschendorf R. (2004) Clouded futures. *Nature* 427:107-109.

Pounds J.A., Fogden M.P. and Campbell J.H. (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611-615.

Pounds J.A., Bustamante M.R., Coloma L.A., Consuegra J.A., Fogden M.P.L., Foster P.N., La Marca E., Masters K.L., Merino-Viteri A., Puschendorf R., Ron S.R., Sánchez-Azofeifa G.A., Still C.J. and Young B. (2006) Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439:161-167.

Puschendorf R., Bolaños F. and Chaves G. (2006) The amphibian chytrid fungus along an altitudinal transect before the first reported declines in Costa Rica. *Biological Conservation* 132:136-142.

Quintero-Díaz G., Muñoz-Alonso A., Lips K. and Naranjo-Piñera E. (2004) Frecuencia de anomalías y evidencias de infección por un hongo quítrido en larvas de anuros, en dos zonas montañosas de Chiapas. *En* División académica de ciencias biológicas universidad Juárez autónoma de Tabasco (eds.), Resúmenes VIII reunión nacional de herpetología, pp. 99. México Villahermosa: Tabasco.

Retallick R., McCallum H. and Speare R. (2004) Endemic infection of the amphibian chytrid fungus in frog community post-decline. *PLOS Biology* 2:1-7.

Rollins-Smith L.A., Reinert L.K., Miera V. and Conlon J.M. (2002) Antimicrobial peptide defenses of the Tarahumara frog, *Rana tarahumarae*. *Biochemical Biophysical Research Communications* 297:361-367.

Ron S.R. (2005) Predicting the distribution of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the New World. *Biotropica* 37:209-221.

Ron S.R. and Merino-Viteri A. (2000) Declinación de anfibios del Ecuador: información general y primer reporte de quitridiomycosis para Sudamérica. *Froglog* 42:2-3.

Ron S.R., Duellman W.E., Coloma L.A. and Bustamante M.R. (2003) Population declines of the Jambotomtoad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *Journal of Herpetology* 37:116-26.

Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C. and Pounds J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57-60.

Rzedowski J. (1978) Vegetación de México. Ed. Limusa, México. pp. 432.

Santos-Barrera G. (2004) Las enfermedades infecciosas y su papel en la declinación mundial de las poblaciones de anfibios. *Biodiversitas* 56:1-6.

Santos-Barrera G., Flores-Villela O. and Mendoza Quijano F. (1994) La declinación de las poblaciones de anfibios en el mundo. ¿Qué está sucediendo en México? *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 45:125-132.

Sparrow F.K. (1968) Ecology of fresh water fungi, pp. 41-93. In: Gainsworth G.C., Sussman A.S. (ed) *The Fungi*, Vol. 3, Academic Press, New York..

Speare R. (2001) Recommendations from Workshop on Getting the Jump on Amphibian Disease. Attachment 5, pp. 131-147. In: Speare R. and Steering Committee of Getting the Jump on Amphibian Disease (eds) *Developing Management Strategies to Control Amphibian Diseases: Decreasing the Risks Due to Communicable Diseases*. School of Public Health and Tropical Medicine, James Cook University, Townsville, Australia.

Stuart S.N., Chanson J.S., Cox N.A., Young B.E., Rodrigues A.S.L., Fischman D.L. and Waller R.W. (2004) Status and Trends of Amphibians Declines and Extinctions Worldwide. *Science* 306:1783–1786.

Trejo I. (2004) Clima pp.67-85. En: García-Mendoza A.J., Ordóñez M.J. y Briones-Salas (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.

Weldon C., du Preez L.H., Hyatt A.D., Muller R. and Spear R. (2004) Origin of the Amphibian Chytrid Fungus. *Emerging Infectious Diseases* 10(12):2100–2104.

Woodhouse C.A. and Overpeck J.T. (1998) 2000 years of drought variability in the Central United States. *Bulleting of the American Meteorological Society* 79:2693-2714.

Woodhams D.C., Alford R.A. and Marantelli G. (2003) Emerging disease of amphibians cured by elevated body temperature. *Diseases of Aquatic Organisms* 55:65-67.

Woodhams D.C. and Alford R.A. (2005) Ecology of chytridiomycosis in rainforest stream frog assemblages of tropical Queensland. *Conservation Biology* 19:1449-1459.

Woodhams D.C., Voyles J., Lips K.R., Carey C. and Roolins-Smith L.A. (2006) Predicted disease susceptibility in a Panamanian amphibian assemblage based on skin peptide defenses. *Journal of Wildlife Diseases* 42:207-218.

Young B.E., Lips K.R., Reaser J.K., Ibáñez R., Salas A.W., Cedeño J.R., Coloma L.A., Ron S., La Marca E., Meyer J.R., Muñoz A., Bolaños F., Chaves G. and Romo D. (2001) Population declines and Priorities for Amphibian Conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15:1213–1223.

Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E. and Billups, K. (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292:686-687.

APÉNDICE (1)

(a) Tabla estaciones climatológicas del sitio de estudio en Oaxaca, México

Número	Nombre de la estación climatológica	Longitud (°)	Longitud (')	Latitud (°)	Latitud (')	Altitud (msnm)
00020014	Cantón, S. Lucas Ojitlán	96	17	18	01	42
00020113	San Juan del Río	95	49	17	28	122
00020008	Bethania, S. Juan Bautista	96	02	17	58	300
00020024	San Juan B. Cuicatlán (DGE)	96	58	17	48	595
00020279	Soyalapa, Comaltepec (CFE)	96	17	17	37	850
00020012	Campamento Vista Hermosa	96	18	17	40	1000
00020112	San José Tenango, San J T	96	41	18	09	1050
00020314	Yalalag, Villa Hidalgo	96	10	17	14	1255
00020034	Guadalupe Etna, Gpe. Etna	96	48	17	10	1450
00020080	Ocotlán de Morelos	96	40	17	48	1460
00020044	Jalapa del Valle	96	52	17	03	1652
00020151	San Fco. Telixtlahuaca	96	54	17	18	1720
00020004	San Juan Atepec	96	33	17	26	1950
00020073	Santiago Nacaltepec	96	56	17	31	2000
00020040	Sta. Catarina Ixtepeji	96	33	17	16	2050
00020003	Astatla, Concepción B.	97	25	17	58	2200
00020313	Tlazolyatepec (DGE)	96	59	17	01	2400
00020150	Tejocotes, Stgo. Tenango	97	04	17	15	2500
00020023	Cuajimoloyas, S. Miguel A.	96	25	17	06	3150
00020273	Humo Chico, Comaltepec	96	30	17	35	3240

(b) Tabla estaciones climatológicas del sitio de estudio en Guerrero, México

Número	Nombre de la estación climatológica	Longitud (°)	Longitud (')	Latitud (°)	Latitud (')	Altitud (msnm)
00012222	Laguna de Tuxpan, Iguala	99	28	18	20	20
00012161	Atoyac, Atoyac (DGE)	100	02	17	12	220
00012003	Agua Salada, Acapulco	99	37	17	10	233
00012107	Ayutla, Ayutla	99	05	17	05	360
00012058	Mexcala (Tepecuacuilco)	99	35	17	56	457
00012039	El Terrero (CFE)	99	20	17	07	525
00012130	Atenango del Río	99	06	18	06	626
00012116	Iguala, Iguala (DGE)	99	33	18	20	730
00012047	Iguala, Iguala	99	32	18	20	800
00012030	Chaucingo, Huitzuco	99	07	18	17	900
00012105	Zumpango del Río (SMN)	99	31	17	39	1080
00012125	Tixtla, Tixtla	99	02	17	03	1145
00012014	Buenvista de Cuellar	99	24	18	27	1300
00012126	Tlacotepec (CFE)	99	58	17	47	1395
00012084	Teloloapan, Teloloapan	99	52	18	22	1550
00012182	Apetlanca, C. del Progreso	99	47	18	12	1650
00012018	Cirian Gde. Ixcapuzalco	99	50	18	28	1750
00012117	Ixcateopan (Cuauhtemoc)	99	47	18	30	1900
00012045	Hueycatenano, Chilapa	99	01	17	26	2083
00012150	Omiltemi, Chilpancingo	99	04	17	03	2250

APÉNDICE (2)

(a) Regresión estándar por mes para cada uno de los meses en el sitio de estudio del estado de Oaxaca, México (ver apéndice 1 para conocer las estaciones):

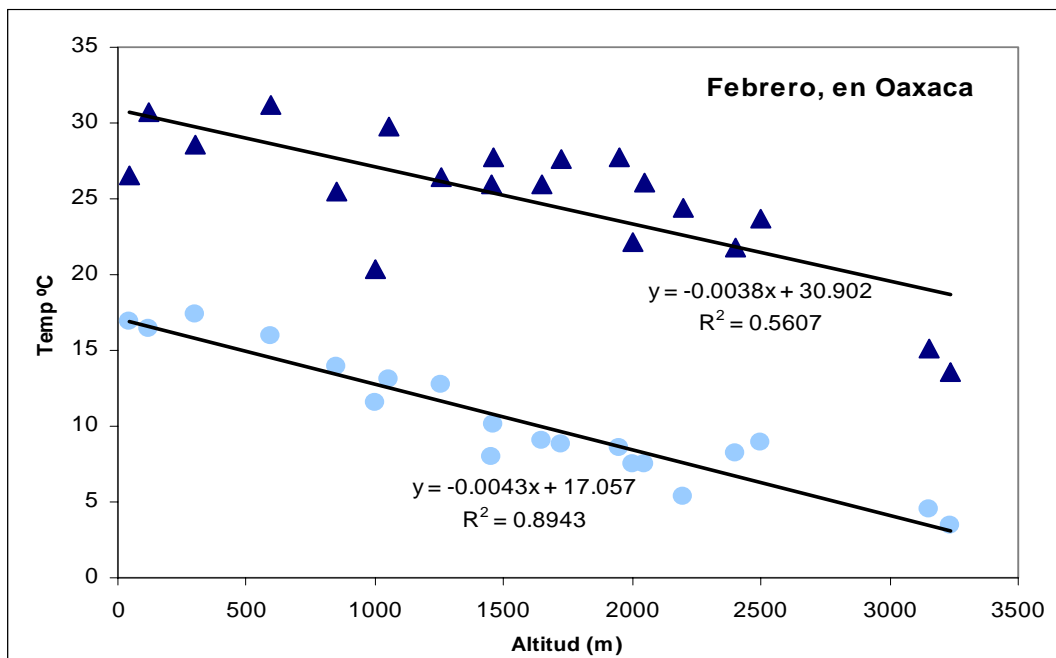


Fig. 1 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de febrero para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

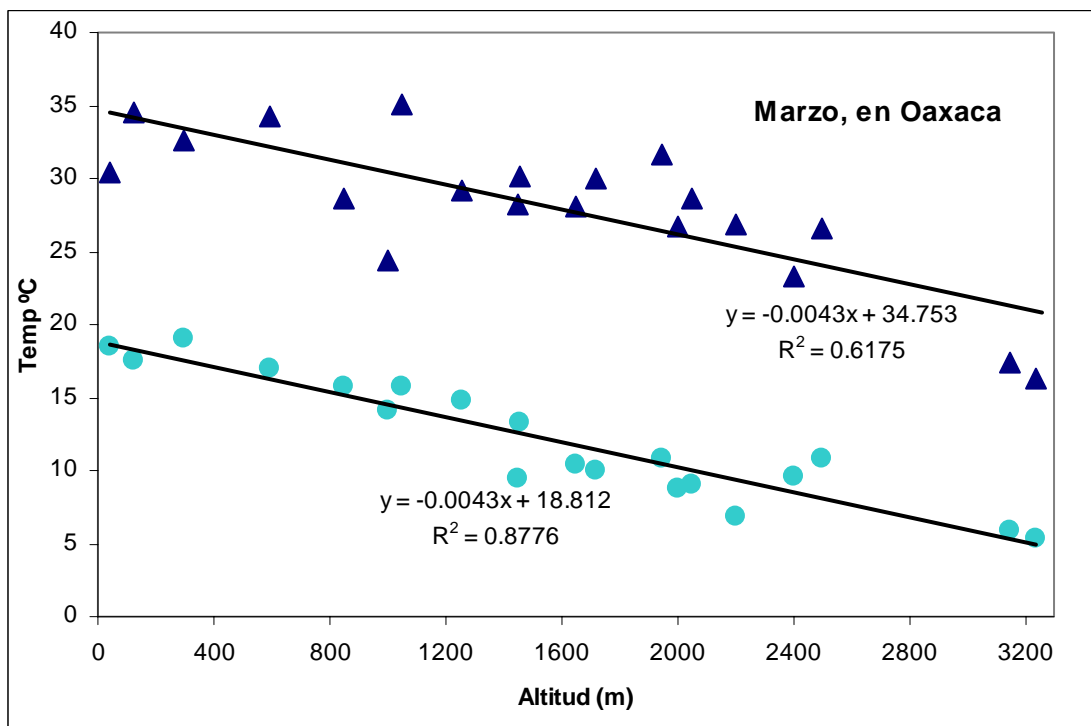


Fig. 2 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de marzo para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

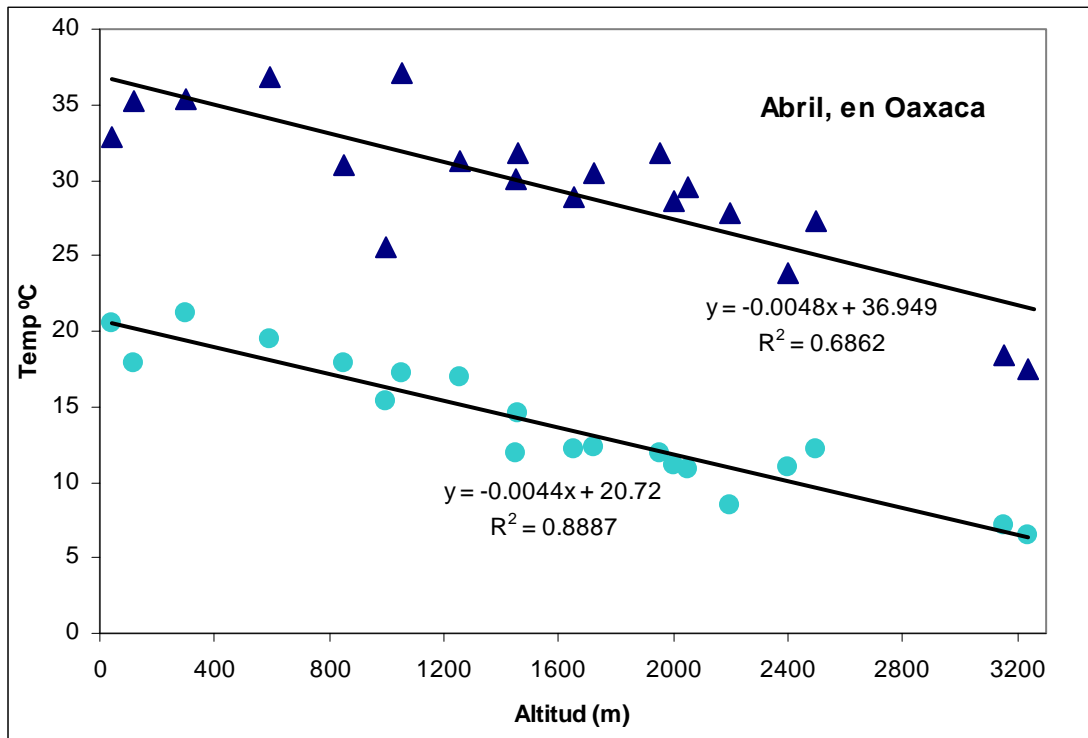


Fig. 3 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de abril para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

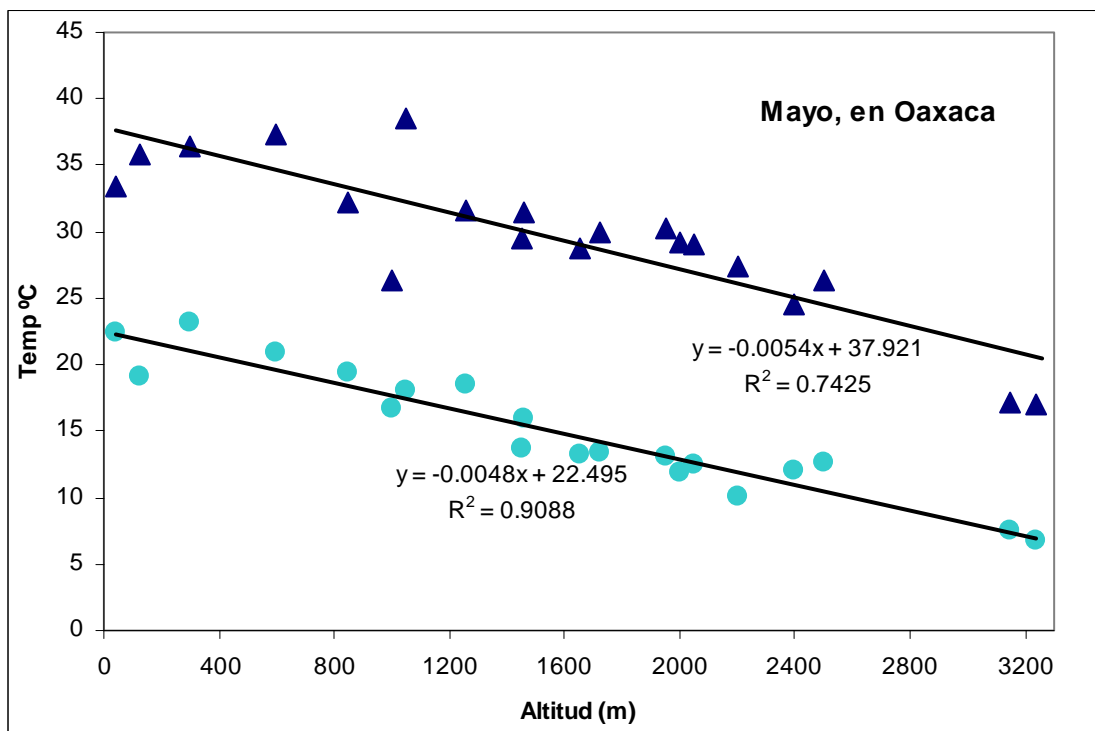


Fig. 4 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de mayo para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

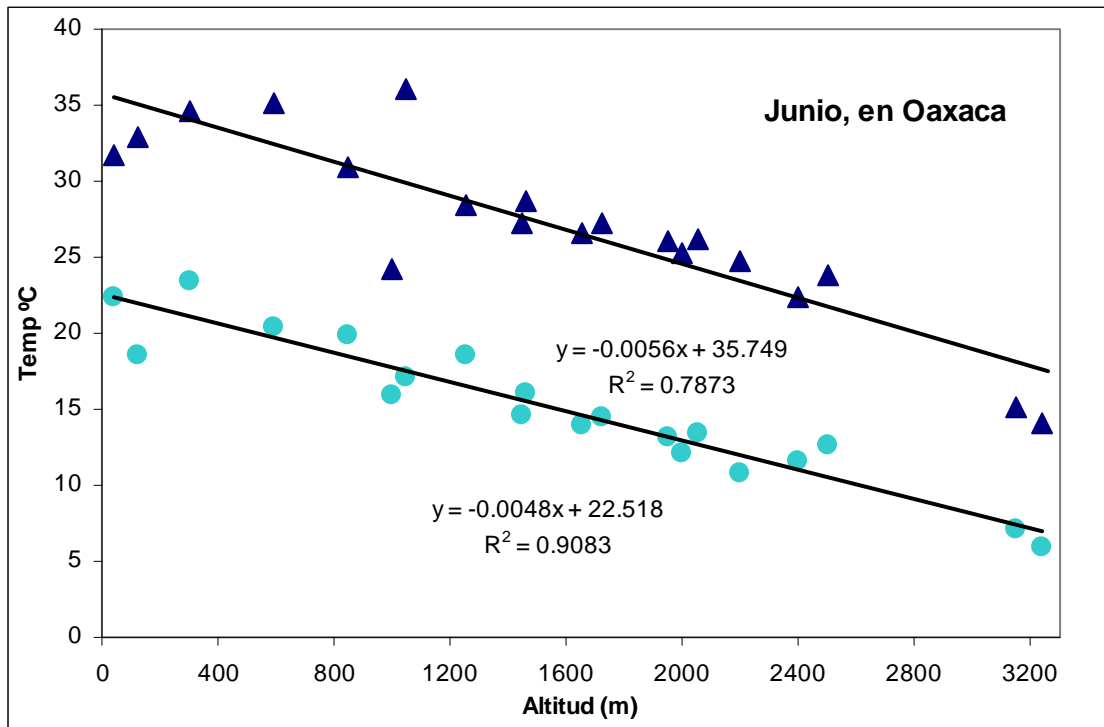


Fig. 5 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de junio para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

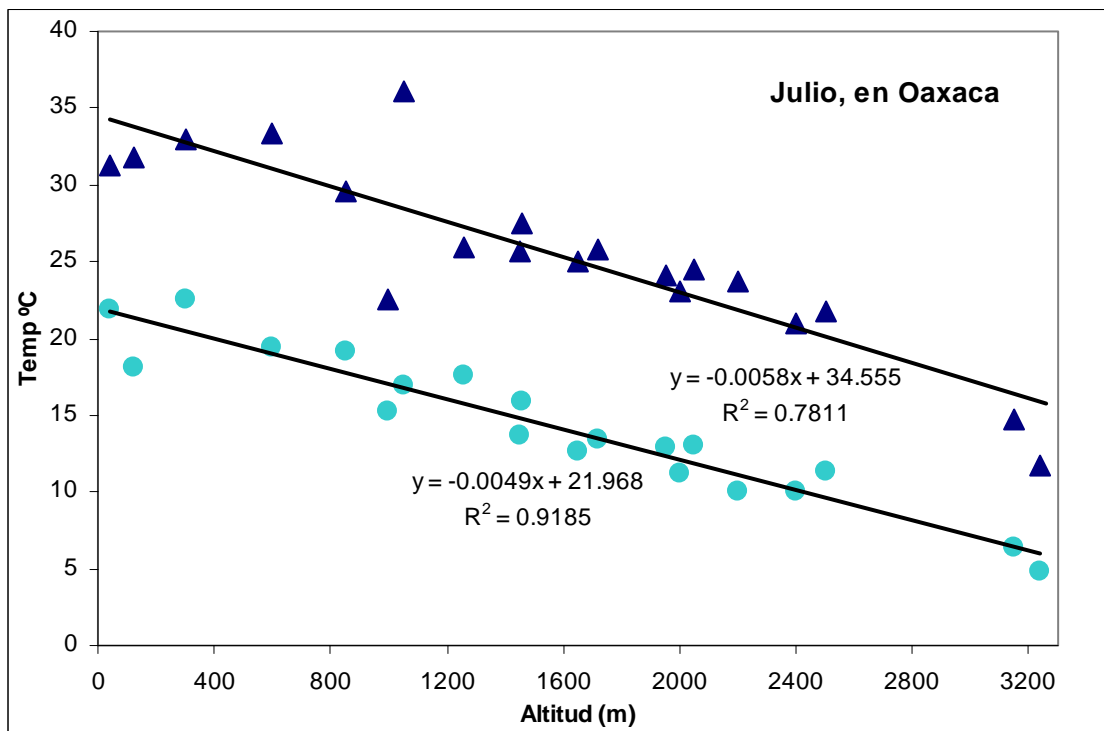


Fig. 6 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de julio para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

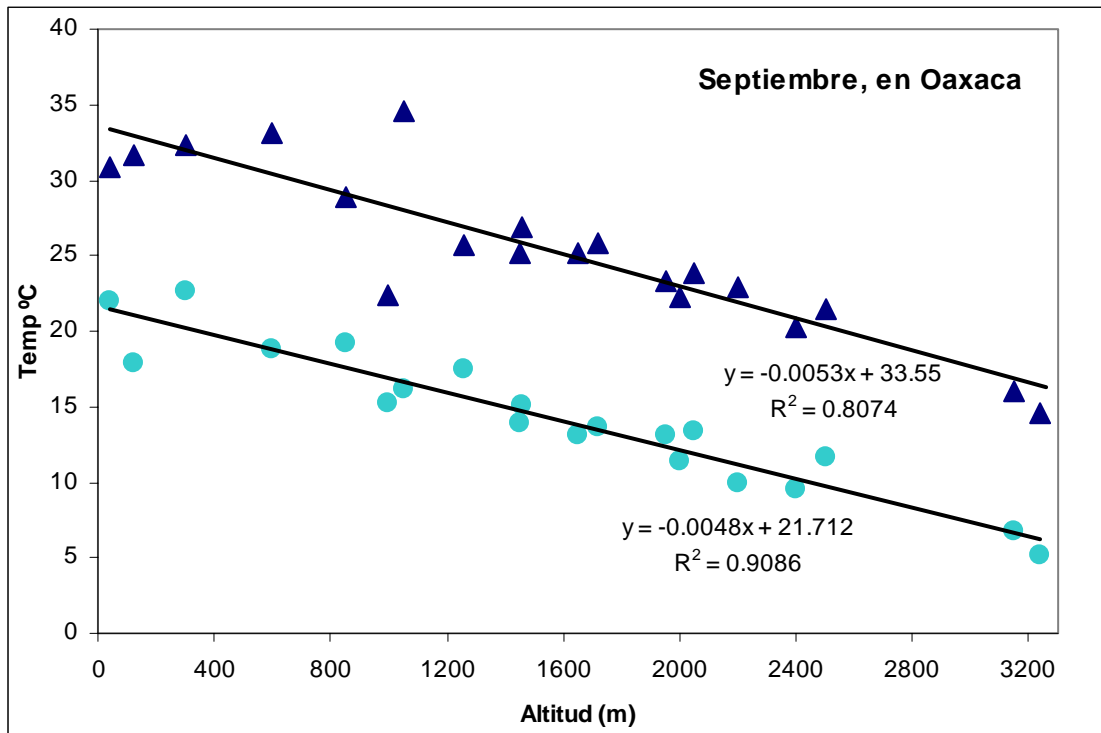


Fig. 7 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de septiembre para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

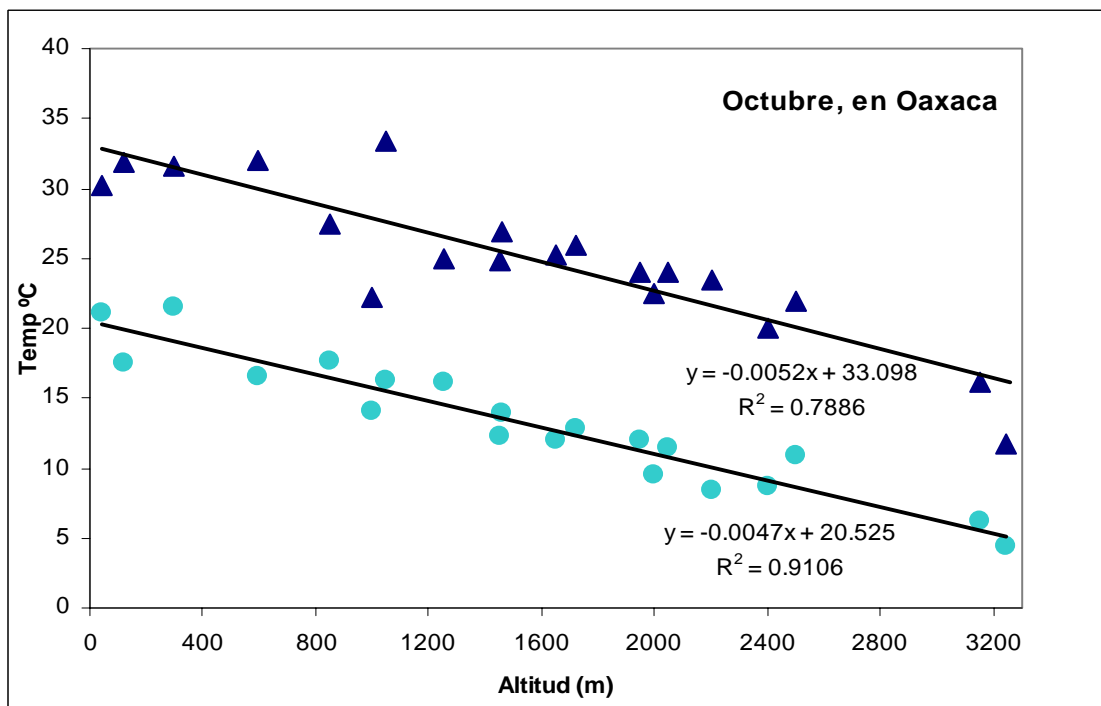


Fig. 8 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de octubre para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

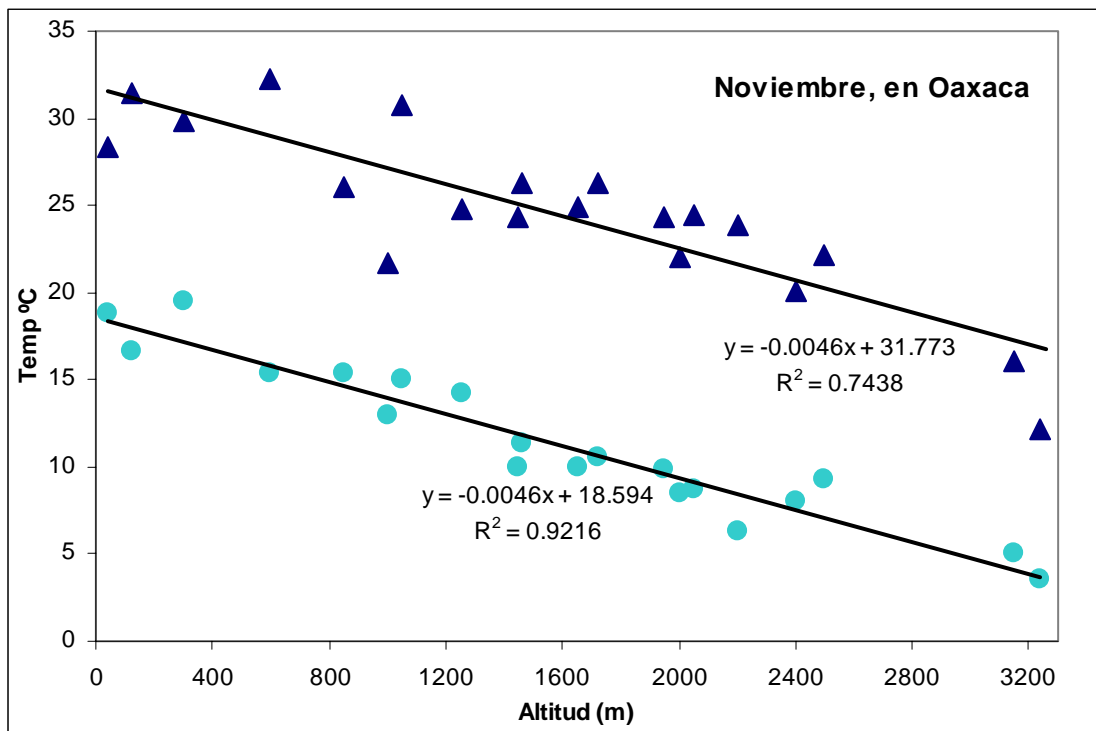


Fig. 9 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de noviembre para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

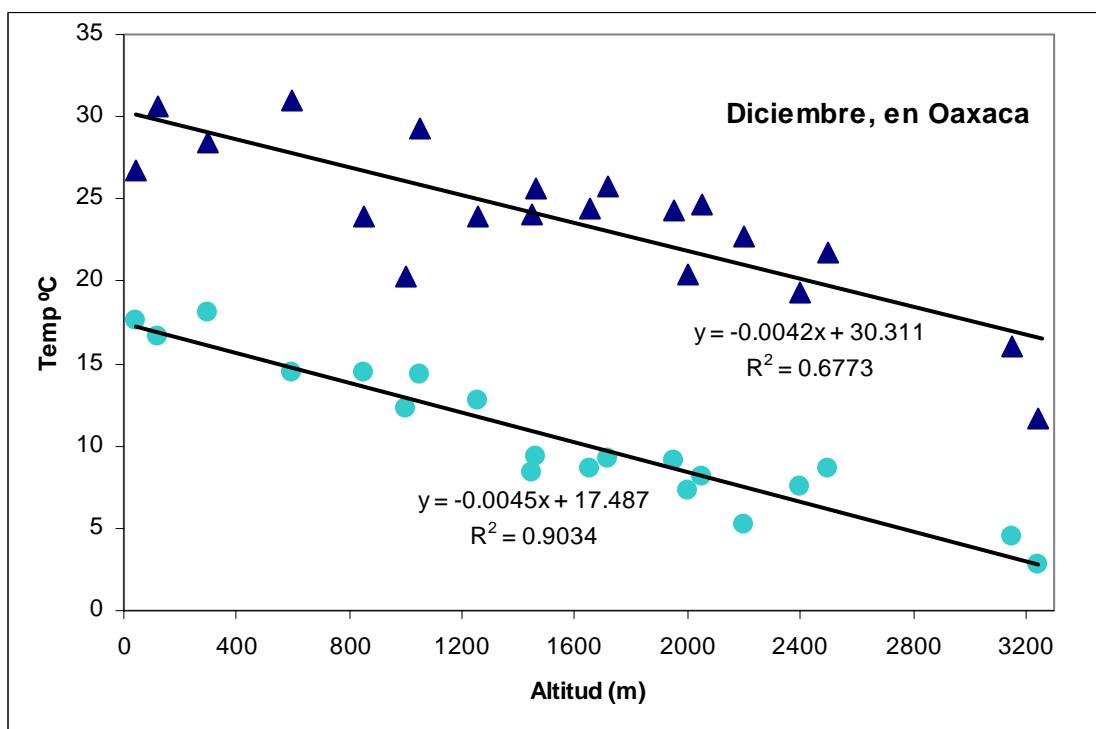


Fig. 10 Temperaturas máximas (triángulos) y mínimas (círculos) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de diciembre para el estado de Oaxaca; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

(b) Regresión estándar por mes para cada uno de los meses en el sitio de estudio del estado de Guerrero, México (ver apéndice 1 para conocer las estaciones:

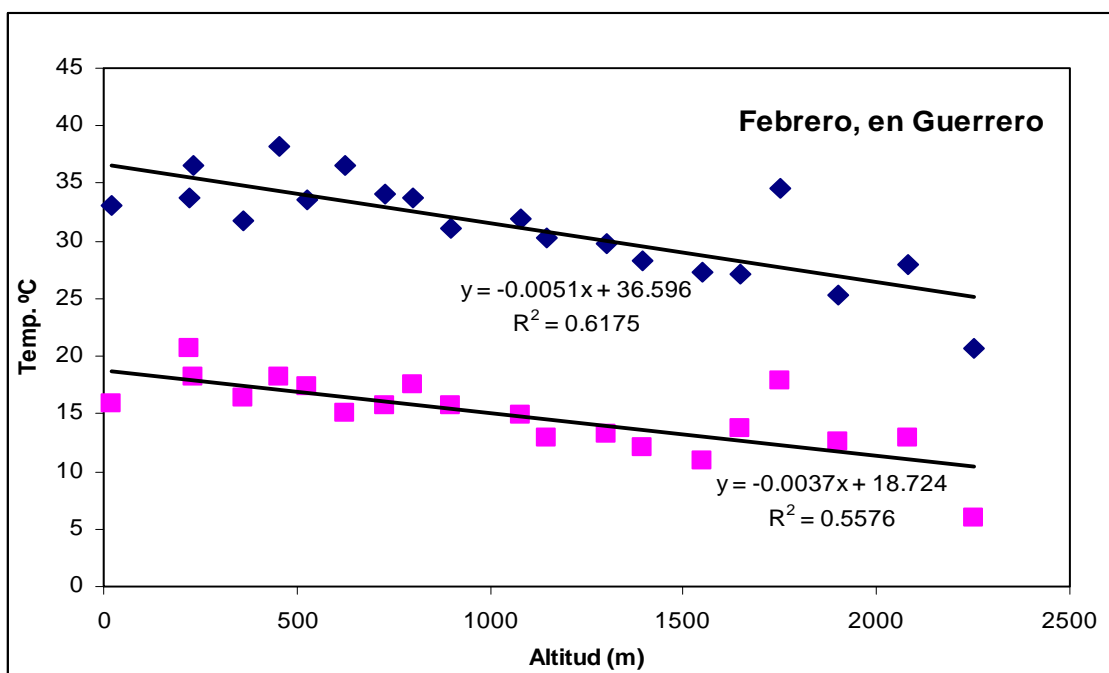


Fig. 1 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de febrero para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

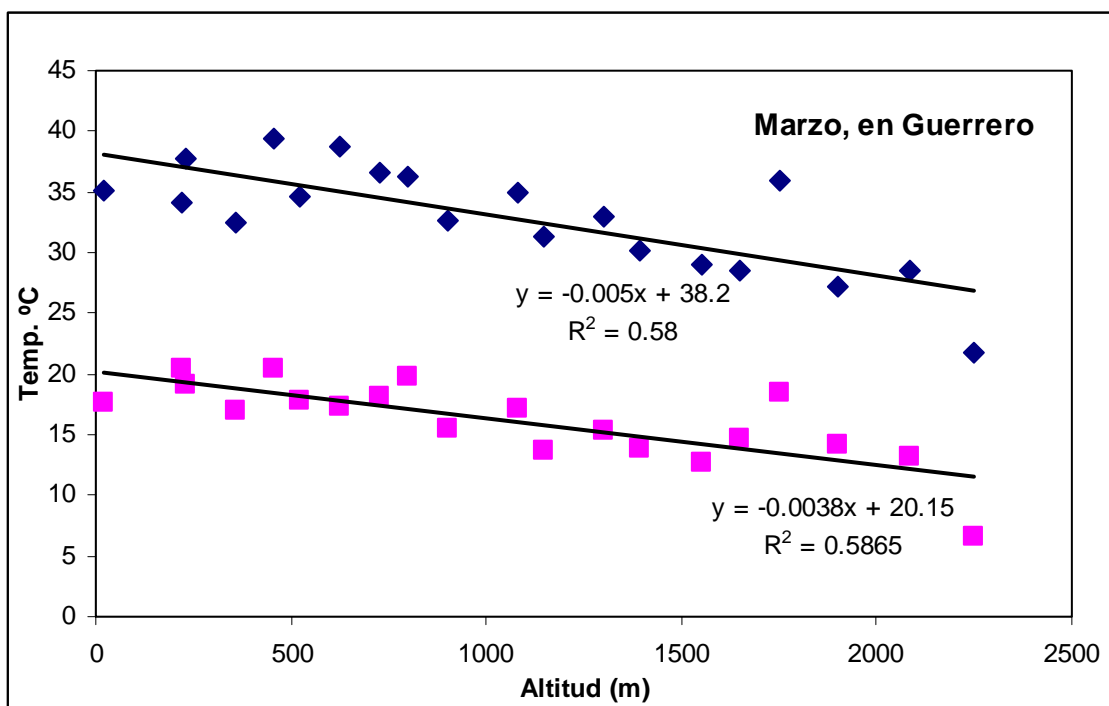


Fig. 2 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de marzo para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

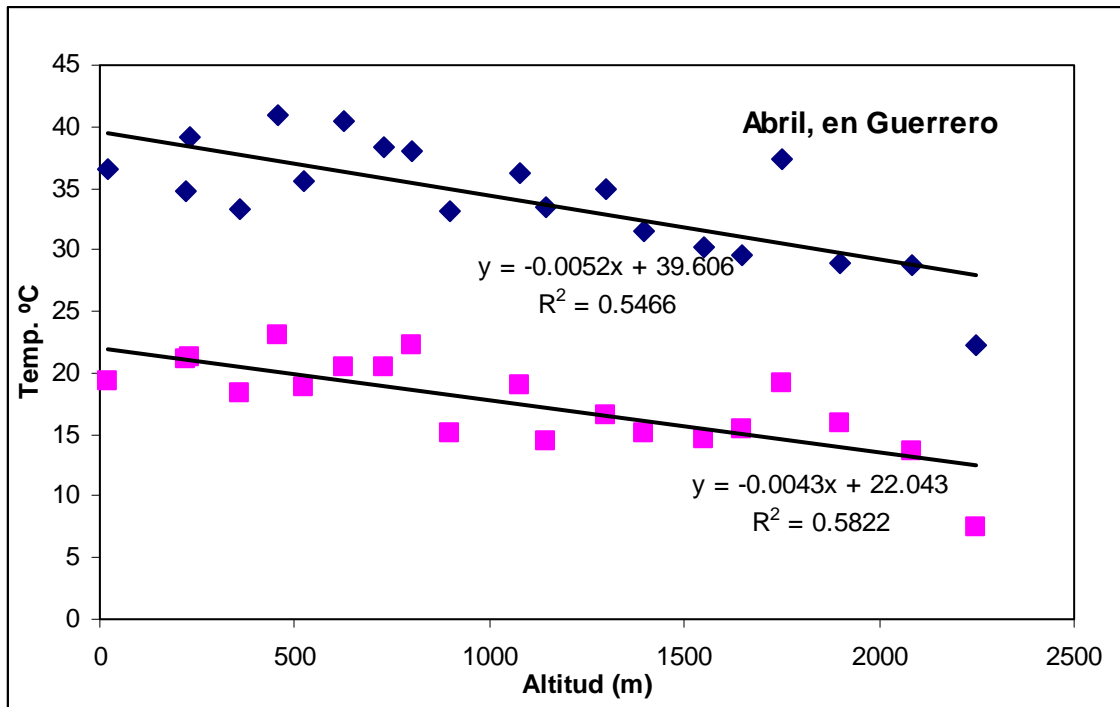


Fig. 3 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de abril para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

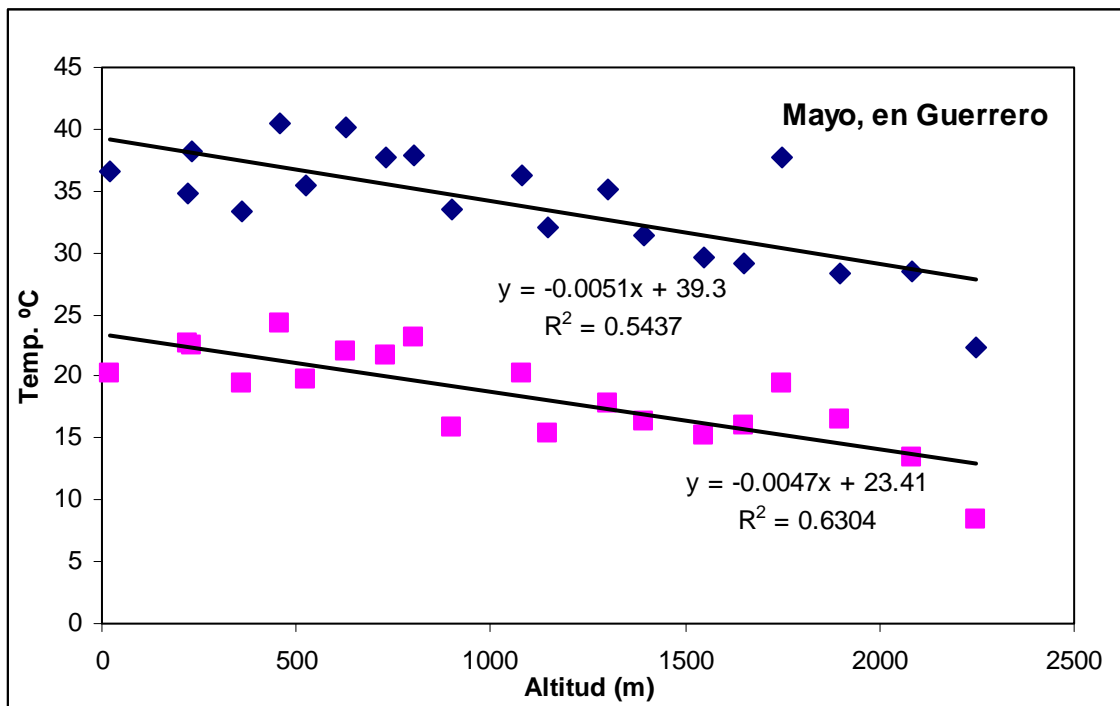


Fig. 4 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de mayo para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

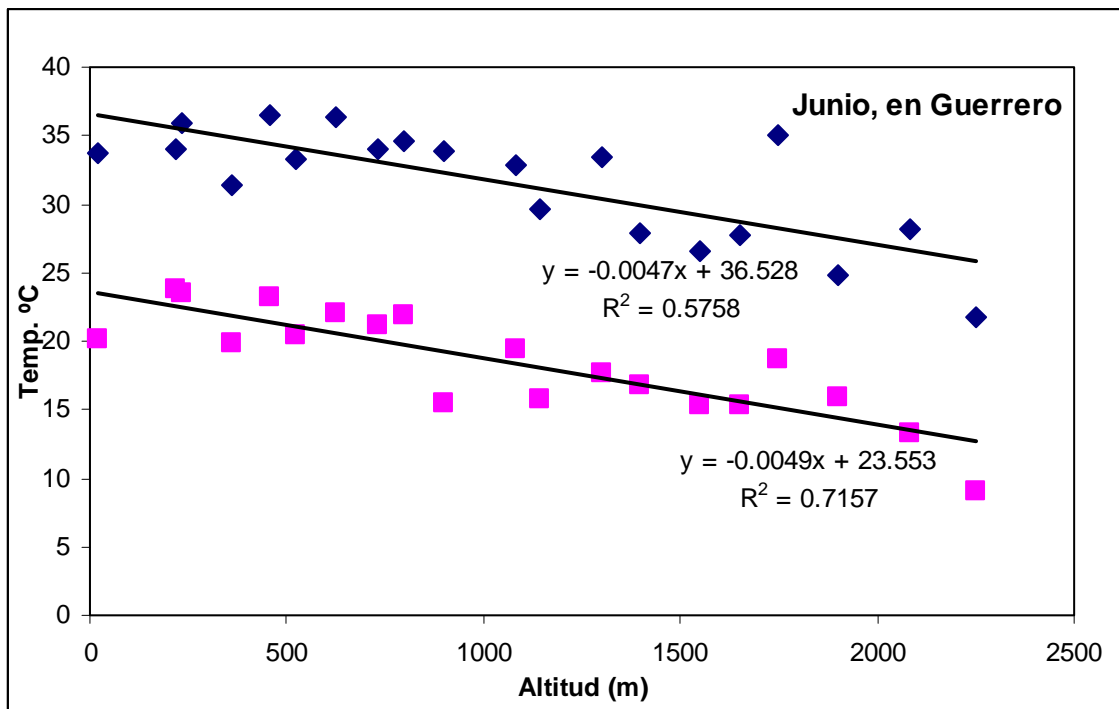


Fig. 5 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de junio para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

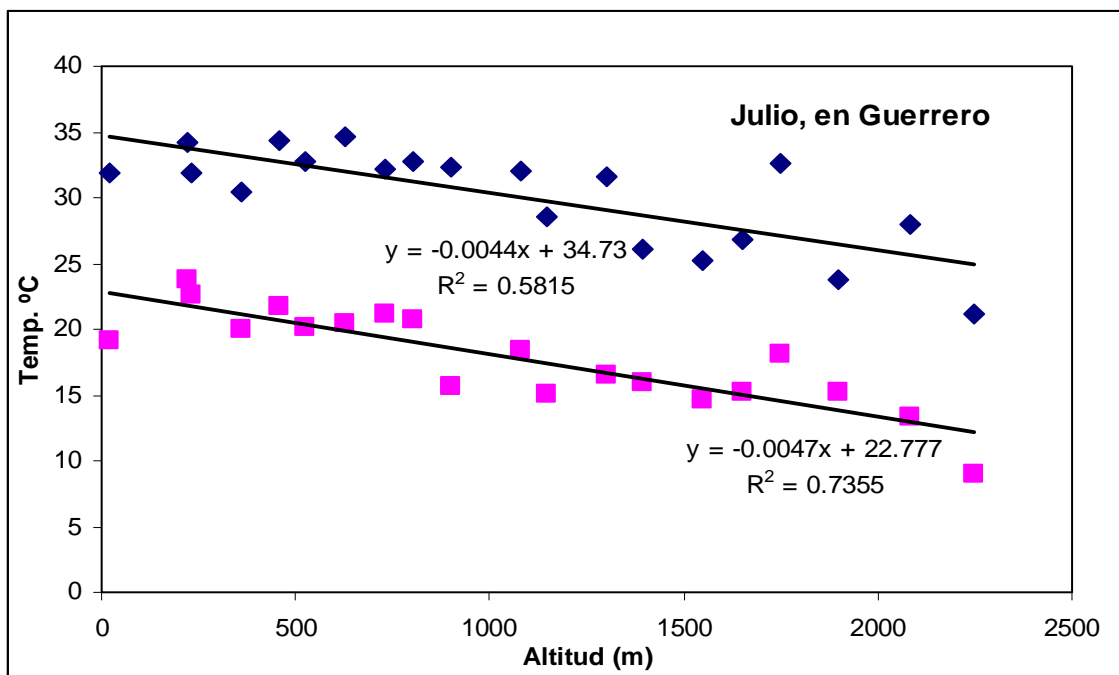


Fig. 6 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de julio para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

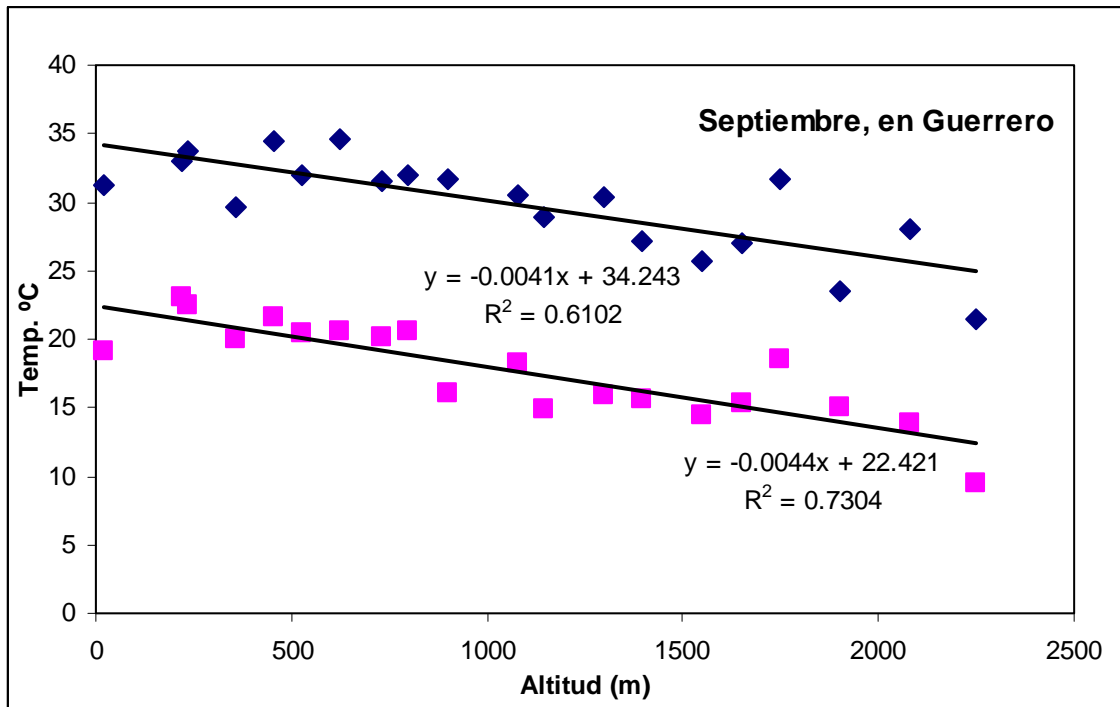


Fig. 7 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de septiembre para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

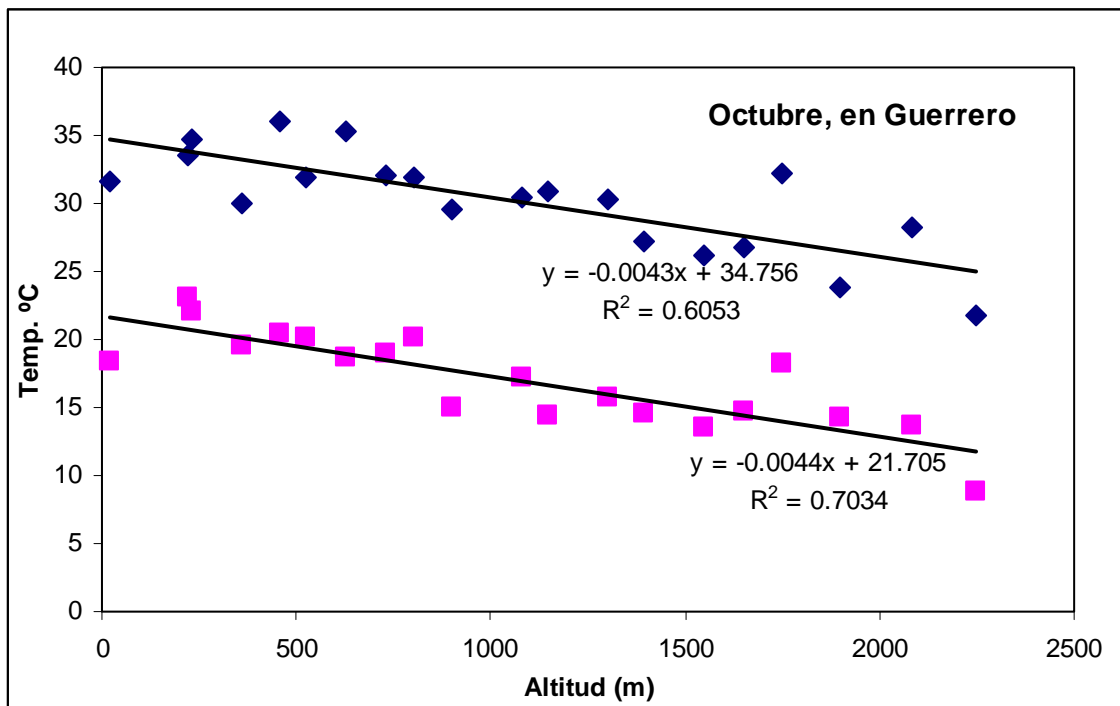


Fig. 8 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de octubre para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

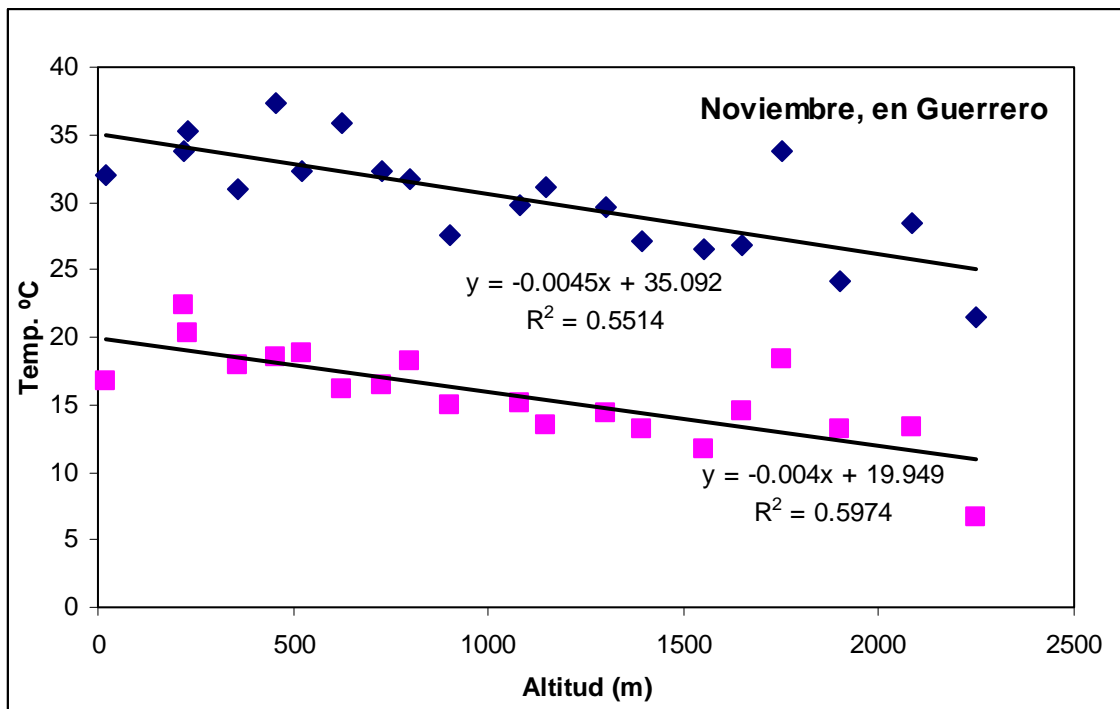


Fig. 9 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de noviembre para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.

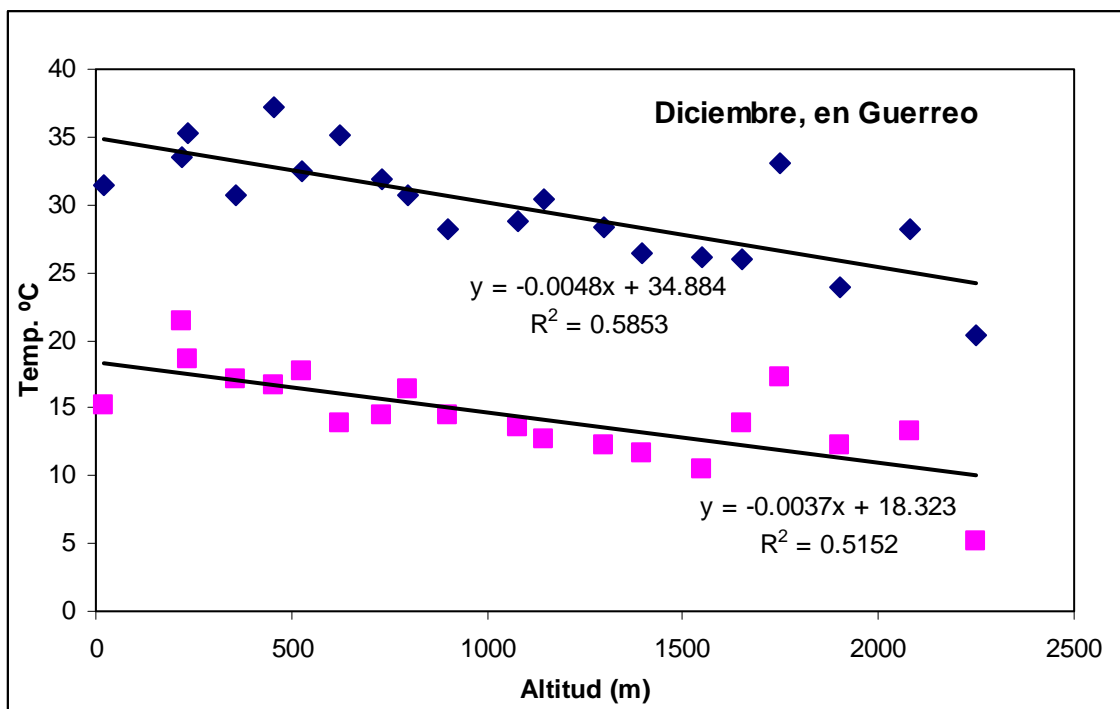


Fig. 10 Temperaturas máximas (rombos) y mínimas (cuadrados) del conjunto de 20 estaciones climatológicas en el mes de diciembre para el estado de Guerrero; se muestran las regresiones lineales y sus fórmulas correspondientes.