



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DINÁMICA POBLACIONAL DEL AJOLOTE
Ambystoma altamirani EN EL RÍO MAGDALENA, D. F.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A
P R E S E N T A:
FERNANDA RENEÉ RODRÍGUEZ REYES



DIRECTOR DE TESIS:

Dr. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

2009



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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Rodríguez
Reyes
Fernanda
Reneé
55 37 98 17
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
302070927

2. Datos del tutor

Dr.
José
Jaime
Zúñiga
Vega

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Luis
Zambrano
González

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Adrián
Nieto
Montes de Oca

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Mariana
Hernández
Apolinar

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Joan
Gastón
Zamora
Abrego

7. Datos del trabajo escrito

Dinámica poblacional del ajolote *Ambystoma altamirani* en el río Magdalena, D. F.
71 p
2009

A mis padres con todo mi amor

A mí querido hermano

A mi abuela

A Isra, el amor de mi vida

AGRADECIMIENTOS

A la UNAM por ser la institución que me abrió sus puertas.

A la Facultad de Ciencias y al Instituto de Biología por convertirse en mi segundo hogar.

Al Doctor José Jaime Zúñiga Vega por todo este tiempo de gran exigencia, paciencia y dedicación. Además por todos los regañones, comentarios, experiencias y todo aquello que me hizo crecer académicamente y como persona lo cual se puede ver reflejado en este trabajo. Gracias por aguantarme y aceptarme no solo como mi tutor, sino por convertirse en un amigo y un ejemplo a seguir.

A los miembros de jurado: Dr. Luis Zambrano González, Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, Dra. Mariana Hernández Apolinar y M. en C. Joan Gastón Zamora Abrego, por la dedicada revisión y las sugerencias que enriquecieron este trabajo.

Al proyecto: Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano, UNAM (SDEI-PTID-02) por la ayuda económica y los permisos de colecta.

A Israel Solano Zavaleta, Uri Omar García Vázquez y Christopher Duifhuis Rivera por estar conmigo en cada uno de los muestreos y ser aquellos valientes en entrar en el agua helada en la búsqueda de ambys; en serio muchachos los admiro mucho y sin ustedes no se que hubiera hecho. Gracias por esos días de charla, risas, perversiones y por enseñarme cosas nuevas. Ustedes se han convertido en personas muy queridas para mí. También agradezco a todas las demás personas que me apoyaron en algún momento con las salidas a campo y muy especialmente a mi querida amiga Letty.

A todos los profesores y alumnos que conforman el Laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias por su apoyo y convivencia. En especial, al equipo de trabajo de ecología de poblaciones animales: Claudia Molina Zuluaga, Hibraim Pérez Mendoza, Jimena Cortés Duque, Jonathan Maceda Cruz, Mariana Romano García y Yuri J. Quesnel Álvarez, muchísimas gracias por el ejemplo que han sido para mí y lo mucho que he aprendido a su lado. Además claro, por su grata y ñoña convivencia.

A mis maestros del taller de Ecología, restauración y regeneración natural de áreas del centro de México: Dr. Carlos Martorell Delgado, Dra. Ma. del Consuelo Bonfil Sanders, Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dra. María Teresa Valverde Valdés, Dr. Zenón Cano Santana y Biólogo Víctor López Gómez; por la dedicación y entrega que cada día mostraron en cada clase, y por reflejar todo aquello que hace apasionante de ser un investigador. Gracias por los regañones y exigencias, pues me hicieron crecer en muchos aspectos de mi vida.

Al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, a la Dra. Martha Calderón y al M. en C. Saúl López por recibirme y adentrarme en la investigación de la herpetofauna en el Instituto de Biología. También a Paty Frías y Noemí Matías por ayudarme en la búsqueda de información, comentarios y sugerencias respecto a mi tesis.

A mis mejores amigos que han sido como mis hermanos: Letty, Isa, Sergio y Chabe. Gracias niños por todos esos momentos de risas, locuras y tristezas que hemos compartido, además de todos los traumas que juntos vivimos. También a toda la banda del centro de operaciones por todos esos momentos gratos. Así mismo a todas aquellas personas que aún no estando aquí han formado parte fundamental de mi vida, muchas gracias a cada uno de ustedes.

A mis padres por ser las personas más importantes de mi vida, gracias por todo el amor que me han dado y se que sin ustedes este sueño nunca se hubiera realizado. Gracias pro todo el apoyo que he recibido todo este tiempo y sepan lo muy orgullosa que me hace saber que son mis padres, Gracias por su lucha interminable y por los sacrificios por los que han pasado para que esto que he logrado se hiciera realidad. También a mi hermano por ser mi mejor amigo y confidente además de estar conmigo en todo momento. Así como a mi abuelita por consentirme quererme y ser mi segunda madre.

A Israel por brindarme su amor incondicionalmente y por ser la persona que me ha mostrado lo que es el amor. Gracias por darme la oportunidad de ser parte de tu vida y el tenerme que aguantar en mis momentos de estrés y locura. Gracias por apoyarme en las buenas y en las malas; pero sobretodo, por ser aquél que me ha hecho tan feliz.

*“La ciencia no sirve sino para darnos una idea
de cuan vasta es nuestra ignorancia”*

Félicité de Lamennais

INDICE

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	3
1.1 Declive de las poblaciones de anfibios	3
1.2 Conservación en anfibios	7
a) Estudios de conservación	7
b) Historias de vida y demografía como herramientas para la conservación	8
1.3 El orden Urodela	11
a) La familia Ambystomatidae	11
b) Ambystomátidos mexicanos	13
c) <i>Ambystoma altamirani</i>	16
2. Objetivos	18
2.1 Objetivo general	18
2.2 Objetivos particulares	18
3. Hipótesis	18
4. Métodos	19
4.1 Área de estudio	19
4.2 Trabajo de campo	19
4.3 Estimación de tasas de supervivencia	20
4.4 Estimación de la tasa de fecundidad	25
4.5 Matriz de proyección poblacional	26
4.6 Análisis de perturbación prospectiva	29
4.7 Intervalo de confianza para la tasa de crecimiento poblacional	30
4.8 Simulaciones de cambios en las tasas vitales	31

5. Resultados	32
5.1 Trabajo de campo y laboratorio	32
5.2 Tasas de supervivencia	32
5.3 Matriz poblacional	36
5.4 Matriz de elasticidad	37
5.5 Simulaciones sobre las tasas vitales	39
6. Discusión	40
6.1 Tasas de fecundidad	40
6.2 Estimación de supervivencias	41
6.3 Dinámica poblacional	44
6.4 Simulaciones de extracción	47
7. Conclusiones	48
8. Literatura citada	49

Resumen

En las últimas décadas, como consecuencia de la contaminación, la pérdida de hábitat, la sobreexplotación, el calentamiento global, la introducción de especies exóticas y diversas enfermedades emergentes, muchas poblaciones de anfibios están declinando en todo el mundo. Esta situación ha incrementado la necesidad de estudiar cuantitativamente las poblaciones naturales de estos organismos, sobre todo de especies con distribución restringida. En México una gran cantidad de especies de anfibios son endémicas y con muy pocas excepciones, se desconoce el estado cuantitativo de sus poblaciones. Una de estas especies es el ajolote de montaña *Ambystoma altamirani*, que es una especie micro-endémica que se encuentra amenazada. En el presente estudio se analizó la dinámica poblacional de una población de *A. altamirani* en el río Magdalena, al sur del Distrito Federal durante el periodo comprendido entre enero de 2007 y agosto de 2008. Se llevó a cabo un procedimiento de marcaje y recaptura para estimar tasas de supervivencia por medio de métodos de máxima verosimilitud implementados en el programa MARK. Así mismo se colectaron hembras presumiblemente gestantes para estimar la tasa de fecundidad. La población fue estructurada en cuatro categorías de estadio (huevos y recién eclosionados, juveniles 1, juveniles 2 y adultos) para construir una matriz de proyección poblacional. La tasa finita de crecimiento poblacional no fue significativamente diferente de la unidad ($\lambda = 1.03 \pm 0.056$) lo que indica que potencialmente la población se encuentra estable. A través de un análisis de elasticidad se identificó que la fase del ciclo de vida que contribuyó más a la tasa de crecimiento poblacional fue la permanencia de los adultos. Al modificar las entradas de la matriz para simular futuras extracciones de individuos o declives en la supervivencia, se encontró que una disminución mínima del 10% sobre la permanencia de los adultos provocaría que la población presentara valores de la tasa de crecimiento poblacional por debajo de la unidad, implicando una disminución en esta población de *A. altamirani*. A pesar de que la tasa finita de crecimiento poblacional sugiere una estabilidad demográfica, no se sugiere una extracción de ningún tipo ya que una disminución mínima en el número de organismos afectaría considerablemente la probabilidad de permanencia de esta población. Se sugiere continuar el seguimiento de la dinámica poblacional de esta especie para entender su comportamiento demográfico a largo plazo.

Palabras clave: *Ambystoma altamirani*, análisis de elasticidad, declive de anfibios, demografía, matrices de proyección poblacional.

Abstract

In the last decades, as a consequence of pollution, habitat loss, overexploitation, global warming, the introduction of exotic species, and several emerging diseases, many populations of amphibians are declining all around the world. This situation has increased the need for quantitative studies in natural populations of these organisms, mostly in species with restricted distributions. In México, a great proportion of the amphibian species are endemic, and with very few exceptions, the quantitative status of their populations is unknown. One of such species is the mountain axolotl *Ambystoma altamirani*, which is a threatened micro-endemic species. In this study, I analyzed the population dynamics of one population of *A. altamirani* located at the Magdalena River, south of México City, during the period comprised between January 2007 and August 2008. A mark-recapture experiment was conducted to estimate survival rates by means of maximum likelihood methods implemented in the program MARK. I also collected presumably pregnant females to estimate fecundity rate. The population was structured in four stage categories (egg and hatchlings, juveniles 1, juveniles 2, and adults) in order to construct a population projection matrix. The finite rate of population increase was not significantly different than unity ($\lambda = 1.03 \pm 0.056$) which indicates a potential demographic stability. By means of an elasticity analysis I identified that the phase of the life cycle that made the greatest contribution to population growth rate was the permanence of adults. When modifying the matrix entries to simulate future extractions of individuals or decreases in the chance of survival, I found that a minimal 10% reduction in adult permanence would result in a population growth rate below unity, which would imply a decrease of this *A. altamirani* population. Even though the observed population growth rate suggests demographic stability, I do not suggest any sort of extraction because a minimal decrease in the number of actual organisms would affect the persistence probabilities of this population. I suggest the ongoing monitoring of the population dynamics of this species to understand its long-term demographic behavior.

Key words: *Ambystoma altamirani*, amphibian decline, demography, elasticity analysis, population projection matrices.

1. Introducción

1.1 Declive de las poblaciones de anfibios

Los anfibios son organismos caracterizados por tener una piel húmeda sin escamas. En general, presentan dos fases en su ciclo de vida: acuática (huevos y larvas) y terrestre (adulto transformado). En la mayoría de las especies la reproducción está asociada a cuerpos de agua. Dichos organismos se encuentran clasificados en tres órdenes: Anura (ranas y sapos), Gymnophyona (cecilias) y Urodela (salamandras; Pough *et al.* 2001).

A nivel global, los anfibios están experimentando marcados declives de sus poblaciones en las últimas décadas (Bosch 2003). Actualmente, de las 5743 especies de anfibios descritas, el 32.5% (equivalente a 1856 especies) se encuentran en peligro de extinción (Simon *et al.* 2004). Donde 427 especies de anfibios están en peligro crítico, 761 están amenazadas y 688 son vulnerables (IUCN 2006). En México existen alrededor de 361 especies (Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004), de las cuales 197 se encuentran incluidas en la Norma Oficial Mexicana vigente NOM-059-SEMARNAT-2001.

Los primeros reportes sobre el declive poblacional de anfibios se originaron a partir de anécdotas, observaciones y trabajos desarrollados en escalas de tiempo cortas (Barinaga 1990; Blaustein y Wake 1990; Wake 1991; Houlahan *et al.* 2000). Los eventos de extinción se han encontrado en diferentes regiones geográficas y en distintos tipos de ecosistemas (Pechmann *et al.* 1991; Blaustein *et al.* 1994).

Uno de los trabajos representativos acerca del declive de las poblaciones de anfibios fue realizado por Houlahan *et al.* (2000), quienes analizaron 936 poblaciones de anfibios correspondientes a 37 países y ocho regiones del mundo y agrupaba 157 especies de 21 familias. Estos autores propusieron que el declive global inició a partir de los años 50's y actualmente continúa con gran fuerza. Los factores que se han atribuido como causales de dicho proceso aún no son claros (Alford *et*

al. 2001). Sin embargo, Collins y Storfer (2003) propusieron seis hipótesis acerca de las causas más importantes que provocan el declive global de anfibios: (1) la introducción de especies, (2) el cambio de uso de suelo, (3) el cambio climático global, (4) la sobreexplotación, (5) la contaminación y (6) las enfermedades emergentes.

Con respecto a la primera hipótesis, existen varios estudios que sugieren que el declive de anfibios puede ser causado por la interacción con organismos de otras especies exóticas e invasoras debido a que estas son mejor competitivas o actúan como depredadores (Ross y Stephen 1999). Se ha registrado la pérdida en abundancia en especies como *Hyla cadaverina*, *H. regilla* y *Taricha torosa* debido a la introducción de *Procambarus clarkii*, un cangrejo de río exótico (Riley *et al.* 2005). Otro caso es el declive de los tritones paedomórficos *Triturus alpestris* y *T. helveticus* por la introducción de peces (Denoel *et al.* 2005), así como la reducción en la población de la especie *Rana iberica* por la introducción de truchas *Salvelinus fontinalis* (Bosch *et al.* 2006).

Dado que la mayoría de los anfibios se reproducen en el agua y viven la mayor parte de su vida en hábitats terrestres (Dodd y Cade 1998), el cambio de uso de suelo también ha sido uno de los principales factores del declive de muchas poblaciones. Por ejemplo, el incremento de la mancha urbana ha tenido efectos negativos sobre la distribución de áreas reproductivas del género *Rana*. Un estudio llevado a cabo por Rubbo y Kiesecker (2005) demostró que el crecimiento urbano interrumpe la migración de los adultos a los sitios de reproducción y también disminuye la supervivencia de las larvas. Por otro lado, el uso de ríos y lagos como centros de recreación reduce la supervivencia de estos organismos al igual que las vías de transporte que incrementan el riesgo de mortalidad. Existe evidencia de estos efectos negativos para los géneros *Triturus*, *Bufo* y *Rana* (Hels y Buchwald 2001).

El cambio climático global afecta negativamente a los anfibios a través del incremento en la radiación ultravioleta y del aumento global de la temperatura (Semlitsch 2001; Blaustein y Kiesecker 2005). La fenología, el crecimiento, el comportamiento, la fisiología y los patrones naturales de mortalidad

(sobre todo de estadios tempranos) de muchas especies se han visto afectadas por los cambios globales de temperatura.

La sobreexplotación de muchas especies de anfibios se ha derivado de su uso comercial, principalmente para consumo humano, fabricación de medicinas y como animales de ornato. Las ranas son anfibios que generalmente han sufrido mayor extracción como es el caso de *Telmatobius culeus* cuya explotación comercial es masiva e indiscriminada y ha causado la reducción poblacional debido a que sus ancas son servidas como platillo y utilizadas como medicina tradicional (Fontúrbel *et al.* 2003). Hay otras especies de rana que por su rareza se han comercializado como mascotas; tal es el caso de *Dendrobates azureus* por sus coloraciones aposemáticas (Hall *et al.* 2008) y *Conraua goliath* por ser la más grande del mundo (Hall *et al.* 2008). Esta última también ha reducido en número debido a su consumo (Jean-Louis 2004). Otro ejemplo de la explotación en anfibios es el ajolote *Ambystoma mexicanum*, que también es afectado por la explotación ya que es utilizado para fabricar diferentes productos medicinales así como para consumo humano (Armstrong y Malacinski 1989). Aunado a la sobre explotación, el deterioro de su hábitat han provocado un drástico declive en poblaciones de esta especie (Zambrano *et al.* 2006).

La contaminación ambiental también tiene un impacto muy severo en las poblaciones de anfibios (Blaustein y Kiesecker 2002). Esto se debe a la alta permeabilidad en la piel de los anfibios, que favorece la absorción de contaminantes hacia su organismo (Hayes *et al.* 2006). En anuros la contaminación induce malformaciones que disminuyen la supervivencia de estadios larvarios (Ankley *et al.* 2004); también incrementa la mortalidad larvaria en especies como *Desmognathus quadramaculatus*, *Eurycea wilderae*, *Bufo calamita* y *Ambystoma trigrinum* (Ross y Stephen 1999), además de alterar la oviposición de algunas especies como *Hyla chrysoscelis* (Vonesh y Buck 2007). Otros estudios han reportado que la contaminación altera el desarrollo, el crecimiento y la diferenciación sexual en especies como *Xenopus laevis* y *Rana pipiens* (Hayes *et al.* 2006). Al igual

que la contaminación, el impacto de la radiación solar ha sido estudiado en varias poblaciones y algunos estudios han registrado el impacto negativo en la supervivencia de los huevos en los géneros *Bufo* y *Rana* (Ross y Stephen 1999; Shauna y Grubb 2006).

Adicionalmente, las enfermedades han sido un agente causal muy importante del declive de diversas poblaciones, debido a una gran diversidad de patógenos tales como virus (iridovirus: TFV y FV3; He *et al.* 2002; Docherty *et al.* 2003), bacterias y hongos Oomycetes (*Saprolegnia ferax*) que aumentan la mortalidad de huevos y larvas (Kiesecker y Blaustein 1997). Entre las enfermedades que han causado una gran pérdida de poblaciones de anfibios se encuentra la Chytridyomicosis causada por *Batrachochytrium dendrobatidis* (Blaustein *et al.* 2005; Rachowicz *et al.* 2005). Esta enfermedad afecta principalmente a anuros y la evidencia actual ha sido provista por estudios enfocados principalmente en los géneros *Bufo*, *Rana* e *Hyla*. Dicha enfermedad afecta la piel de los anfibios en todos sus estadios, causando una mortalidad alta y rápida (Blaustein *et al.* 2005; Freire *et al.* 2006; Lampo *et al.* 2006; Davis *et al.* 2007; Rowley y Alford 2007).

Muchos de los trabajos enfocados a entender el declive de las poblaciones de anfibios, han sido utilizados como modelos para el estudio de problemas ecológicos; tales como los efectos adversos que tienen la pérdida de hábitat, las enfermedades y el cambio climático global sobre una gran diversidad de especies de flora y fauna (Hopkins 2007). De esta manera, los estudios que han usado a los anfibios como modelos no sólo son importantes para la conservación de este grupo en particular, sino que también generan información útil para la conservación de otras especies, hábitats y ecosistemas enteros (Hopkins 2007). Diversos autores coinciden en que el declive global de anfibios no se debe a alguna causa o causas globales, sino a la acumulación de factores que afectan negativamente las poblaciones a nivel local (Ross y Stephen 1999; Houlahan *et al.* 2000 y Alford *et al.* 2001).

En resumen, diversos factores están promoviendo la desaparición de los anfibios en distintas y diversas partes del mundo y México no es la excepción, pues existen alrededor de 198 especies que se encuentran amenazadas (NOM-059-SEMARNAT-2001). Por lo tanto, resulta imprescindible generar información cuantitativa de poblaciones de anfibios que sirva en un futuro próximo para proponer acciones de conservación, manejo sustentable y control.

1.2 Conservación en anfibios

a) Estudios de conservación

Los estudios experimentales, de inventario y monitoreo han sido las principales estrategias para documentar y entender el problema de la disminución de las poblaciones de anfibios. El seguimiento de estas poblaciones ha permitido cuantificar el número total de poblaciones por especie y el estado cuantitativo de cada población (Buckley y Beebee 2004). La mayoría de este tipo de trabajos se han realizado con anuros. Por ejemplo, en Ecuador y Madagascar se han llevado a cabo estudios de la abundancia y distribución de especies de géneros como *Eleutherodactylus*, *Hyla*, *Atelopus* y *Centrolene*, así como de especies de las familias Mantellidae y Microhylidae (Andreone *et al.* 2005; Bustamante y Ron 2005). En Chile se ha estudiado la abundancia y distribución de especies de tres familias: Bufonidae, Leptodactylidae y Rhinodermatidae (Heléndiaz-Páez y Ortiz 2003). A una menor escala, también se han estudiado cuantitativamente poblaciones de especies tales como *Rana clamitans* (Wells 1976), *Ambystoma malacatum* y *Rana sylvatica* (Campbell *et al.* 2005). Todos estos estudios han tenido como propósito principal el conocimiento de la diversidad de anfibios, su distribución y el estado cuantitativo de sus poblaciones para proponer áreas prioritarias para la conservación.

Muchos de los anfibios requieren hábitats tanto acuáticos como terrestres para completar su ciclo de vida, lo cual los hace muy susceptibles a la degradación de hábitats (Semlitsch 2000). En algunos estudios se ha demostrado que el mantenimiento de hábitats terrestres adyacentes a humedales

es fundamental para la conservación de muchas especies (Semlitsch 1998, de Maynadier y Hunter 1999; Vesely y McComb 2002). El conocimiento de la diversidad de historias de vida de los anfibios y de sus hábitats asociados (tanto terrestres como acuáticos) debe ser una de las bases para proponer las áreas que deben ser preservadas (Crawford y Semlitsch 2007). Por ejemplo, en el caso de los sistemas fluviales debe conservarse no sólo el cuerpo de agua sino también la zona de amortiguamiento terrestre a su alrededor. Otros esfuerzos de conservación se han basado en la reproducción in vitro, como en el caso de especies del género *Xenopus* (Browne y Zippel 2007).

b) Historias de vida y demografía como herramientas para la conservación

La historia de vida de una especie se define como la forma en que lleva a cabo su ciclo de vida (crecimiento, supervivencia, desarrollo y reproducción; Stearns 1992; Roff 2002). Éstas pueden variar geográficamente dependiendo de la influencia de factores locales como la temperatura, la lluvia, la disponibilidad de recursos, la depredación y la competencia (Morrison y Hero 2003). Las historias de vida de anfibios son muy variables en diferentes niveles: espacialmente, temporalmente, entre individuos, entre poblaciones de una misma especie y entre especies (Hamer y Mahony 2007). Por ejemplo, se ha visto que los anfibios de altas altitudes-latitudes presentan cortos periodos de actividad, largos periodos larvarios, maduración reproductiva en edades avanzadas y bajas tasas de producción de huevos. En bajas altitudes-latitudes, por el contrario, existe un corto periodo larvario, un tamaño corporal mayor y además los individuos parecen alcanzar la talla a la madurez en menor tiempo (Morrison y Hero 2003).

Numerosos estudios han caracterizado la historia de vida de diversas especies de anfibios (Goin *et al.* 1968; Emerson 1986; Miaud *et al.* 1999; Laurila *et al.* 2004). Esta información, que incluye la descripción de ciclos reproductivos (Donnelly y Guyer 1994; Paton y Crouch 2002), la estimación de tasas de supervivencia (Rowe y Dunson 1995) y la descripción del patrón de crecimiento corporal (Rodwe y Ludwin 1991), ha sido derivada de estudios demográficos y el

resultado general es un conocimiento relativamente amplio de la variabilidad en los ciclos de vida de estos organismos. Ejemplos muy variados de este tipo de trabajos pueden mencionarse. Entre éstos, algunos estudios demográficos con anfibios se han enfocado en estimar la edad a la primera reproducción, la supervivencia de los adultos y los costos de la reproducción como en el caso de *Pseudacris ornata*, *P. negrita* y *P. triseriata* (Cardwell 1987; Smith 1987). Otros trabajos describen los ciclos reproductivos anuales, cuantificando el número de huevos por hembra (fecundidad per cápita), como en el caso de *Rana clamitans*, especie que presenta dos eventos reproductores al año (Wells 1976).

Los ejemplos anteriores demuestran que la demografía permite caracterizar a una historia de vida, puesto que proporciona medidas promedio de las tasas de crecimiento, supervivencia y reproducción de los seres vivos en sus poblaciones (Stearns 1992; Lemos-Espinal *et al.* 2005). Esta información cuantitativa es fundamental para evaluar el estado de las poblaciones, ya sea para su conservación, manejo y/o control (Caswell 2001; Lemos-Espinal *et al.* 2005; Zúñiga-Vega *et al.* 2007). Además a través de estos datos empíricos, es posible conocer si la población crece, se reduce o se mantiene constante (Marsh 2001; Lemos-Espinal *et al.* 2005). De esta manera, las herramientas demográficas, aunadas al conocimiento de las historias de vida permiten estimar las fases del ciclo de vida que tienen un mayor impacto sobre la persistencia de las poblaciones (de Kroon *et al.* 1986, 2000; van Groenendael *et al.* 1988). De este modo, se puede identificar objetivos precisos de manejo (como la supervivencia de los juveniles, la fecundidad de los adultos más viejos, etc.), los cuales comúnmente tendrían un fuerte impacto sobre el comportamiento demográfico y por lo tanto, sobre la persistencia de las poblaciones.

Por ejemplo, para el caso de especies plaga, el conocimiento conjunto de la dinámica poblacional y de la historia de vida puede señalar hacia donde centrar las acciones que tengan un mayor beneficio en términos de la disminución eventual de las poblaciones problema. A este respecto, los estudios demográficos de Govindarajulu *et al.* (2005), sobre la rana toro (*Rana catesbeiana*), cuya

introducción en América del Norte ha disminuido las poblaciones de anfibios nativos, indicaron que la estrategia de manejo que podría tener mejores resultados en el control de esta plaga es la reducción de la supervivencia de los estadios metamórficos.

En el caso de especies de anfibios con problemas de conservación, las acciones específicas también deben estar basadas en el conocimiento profundo de un ciclo de vida y de aquellas fases que contribuyen al crecimiento poblacional. Particularmente, se ha demostrado que en muchas especies los estadios larvarios son aquellos en los que debe ponerse más atención y cuidado para la preservación de la especie (o de las especies; Berven 1990). En *Geocrina alba*, *G. vitellina* (Conroy y Brook 2003), *Bufo boreas* y *Ambystoma malacatum* (Vanesh y de la Cruz 2002) se ha demostrado que la supervivencia de estadios juveniles tiene un fuerte impacto sobre la persistencia de las poblaciones; por lo tanto, se ha sugerido a esta fase del ciclo de vida como aquella en la que deben centrarse las acciones de manejo para mantener a las poblaciones estables. En contraste, en otras especies la supervivencia de los estadios postmetamórficos ha sido la fase del ciclo de vida con el mayor impacto sobre la tasa de crecimiento poblacional y, por lo tanto, el foco principal para su conservación. Este es el caso de especies como *Bufo boreas*, *Rana aurora*, *R. temporaria* y *Salamandra salamandra* (Biek *et al.* 2002; Schmidt *et al.* 2005; Hamer y Mahony 2007). Rustigian *et al.* (2004) argumentan que, debido a que la mayoría de los anfibios tienen fases acuáticas y terrestres en su ciclo de vida, la conservación de ambas es crucial para su conservación.

1.3 El orden Urodela

El orden Urodela, que incluye a todas las salamandras, está constituido por nueve familias (*Ambystomatidae*, *Plethodontidae*, *Sirenidae*, *Salamandridae*, *Amphiumidae*, *Proteidae*, *Dicamptodontidae*, *Rhyacotritonidae*, *Cryptobranchidae*). Su distribución es holártica y cuenta con alrededor de 530 especies (Duellman y Trueb 1994). En estos anfibios existen diferentes formas de vida; algunas son terrestres y otras de vida acuática (Pough *et al.* 2001). Dentro de este orden se presentan dos principales tipos de ciclos de vida: 1) los metamórficos, en los que ocurre la pérdida de los atributos asociados a la vida acuática (por ejemplo las branquias) al momento de pasar a hábitats terrestres; y 2) los paedomórficos (o neoténicos), en los que existe la retención de características juveniles durante el estadio adulto (Shaffer 1984). La paedomorfosis o neotenia se ha definido como una forma derivada de desarrollo en la cual hay ausencia de metamorfosis manteniendo rasgos larvarios (branquias y aperturas branquiales) en la etapa adulta y se considera como una adaptación a un ciclo de vida enteramente acuático (Voss y Shaffer 1997; Denoël 2003). Este último tipo de ciclo de vida se presenta en familias acuáticas como *Sirenidae*, *Cryptobranchidae*, *Proteidae* y en algunas especies de las familias *Amphiumidae*, *Plethodontidae* y *Ambystomatidae* (Pough *et al.* 2001).

a) La familia Ambystomatidae

Esta familia cuenta con dos géneros: *Dicamptodon* con 4 especies (*Dicamptodon aterrimus*, *D. copei*, *D. ensatus* y *D. tenebrosus*) distribuidas en las costas del Pacífico de Canadá y Estados Unidos (Frost 2008) y *Ambystoma*, el cual está conformado por aproximadamente 33 especies descritas (Pough *et al.* 2001; Frost 2008). Este último género se distribuye en Norteamérica, desde el suroeste de Alaska y sur de Canadá hasta el altiplano mexicano (Duellman y Trueb 1994; Huacuz 2001; Pough *et al.* 2001). Los hábitos reproductivos de los miembros de este género son enteramente acuáticos (Duellman y Trueb 1994; Travis y Semlitsch 1998).

La familia Ambystomatidae posee algunas especies con metamorfosis obligada; otras son paedomórficas obligadas y algunas presentan paedomorfosis facultativa. Esta última puede ocurrir en algunas poblaciones de una misma especie y depende de las condiciones ambientales (Duellman y Trueb 1994; Travis y Semlitsch 1998; Pough *et al.* 2001). Por lo general, en las especies metamórficas la fase larvaria termina cuando se pierden los caracteres asociados a la vida acuática (*e.g.*, pérdida de branquias). Inmediatamente después los individuos maduran, pasan a habitar ambientes terrestres y regresan a hábitats acuáticos estacionalmente para reproducirse (Travis y Semlitsch 1998). Una de las especies representativas de este tipo de ciclo de vida, con metamorfosis obligada, es *Ambystoma tigrinum*. Esta especie ha sido empleada para entender el origen de la paedomorfosis dentro del género y la evidencia actual sugiere que esta última es un carácter derivado que evolucionó a partir de la metamorfosis (Shaffer y McNight 1996; Voss y Shaffer 1997; Voss y Smith 2005).

En algunas especies del género que presentan metamorfosis se han realizado diversos estudios que se han enfocado en aspectos ecológicos (*e.g.*, historias de vida, dinámica de poblaciones, competencia intra e interespecífica, etc.; Anderson 1972; Licht y Bogart 1989; Palis 1997). Por ejemplo, se ha demostrado que *Ambystoma opacum* y *A. maculatum* compiten por recursos, lo que ha resultado en diferenciación de sus nichos (Scott *et al.* 2002). En estas mismas especies también se ha demostrado que la fragmentación del hábitat impacta de manera negativa la supervivencia de los estadios juveniles (Rothermel y Semlitsch 2006). En *A. opacum*, también se ha demostrado que existen efectos denso-dependientes sobre la supervivencia de las larvas (Taylor y Scott 1997). A su vez, se han realizado estudios metapoblacionales y de la estructura genética de esta última especie, en los que se argumenta que su capacidad de dispersión y reclutamiento pueden ser clave para su conservación ante la amenaza de fragmentación de su hábitat (Zamudio y Wiczorek 2007).

Ambystoma macrodactylum es una de las pocas especies que se han estudiado demográficamente. Vanesh y de la Cruz (2002), por medio de análisis de elasticidad, mostraron que los estadios juveniles son muy importantes para la persistencia de las poblaciones. Por lo tanto, estos

autores sugieren enfocar los esfuerzos de conservación en este estadio. Algunos estudios en *Ambystoma californiense* sugieren que la conservación de la especie debe basarse en el cuidado de los estanques (*i.e.*, Pyke 2005.), mientras que otros (basados en estudios demográficos detallados) señalan que los estadios adultos y sub-adultos contribuyen más al crecimiento del tamaño poblacional, por lo que deben ser los principales focos de conservación (Trenham y Shaffer 2005). Trenham *et al.* (2001) y Cook *et al.* (2006) estudiaron en *A. californiense* los patrones de migración y dispersión y el impacto que sobre ellos ejerce la urbanización. Al parecer, la probabilidad de extinción es rara debido a su gran capacidad de dispersión (Trenham *et al.* 2001).

Sin embargo, existe muy poca información sobre especies que presentan paedomorfosis facultativa. Existen estudios en *Ambystoma talpoideum* (Travis y Semlitsch 1998) acerca de su edad y talla a la metamorfosis (Semlitsch *et al.* 1988). Para la especie *Ambystoma tigrinum nebulosum* se tiene información sobre su talla a la madurez y tasa de crecimiento corporal (Whittema *et al.* 1996).

b) Ambystomátidos mexicanos

México cuenta con alrededor de 17 especies del género *Ambystoma* distribuidas en el noreste y centro de México (Armstrong y Malacinski 1989; Matías-Ferrer 2006). De éstas, la mayoría son endémicas (15 especies). Algunas de ellas presentan metamorfosis (*Ambystoma granulorum*, *A. flavipiperatum*, *A. bombypellum* y *A. shimidti*), otras exhiben paedomorfosis facultativa (*A. amblycephalum*, *A. lermaensis*, *A. ordinarium*, *A. rosaceum*, y *A. velacsi*) y otras son paedomórficas obligadas (*A. andersoni*, *A. dumerilli*, *A. mexicanum* y *A. taylori*; Armstrong y Malacinski 1989; Reilly y Brandon 1994).

La especie representativa de la paedomorfosis obligada es *Ambystoma mexicanum*. Diversos estudios con esta especie han tratado de demostrar que la paedomorfosis representa una adaptación de un ciclo de vida enteramente acuático (Voss y Shaffer 1997; Voss y Smith 2005). *Ambystoma mexicanum* ha sido objeto de estudios evolutivos y filogenéticos (Shaffer y McNnight 1996; Voss y

Shaffer 1997; Voss y Smith 2005). Esta especie se encuentra amenazada por el gran deterioro de su hábitat natural (Zambrano *et al.* 2007). Con base en un análisis demográfico se ha sugerido enfocar los esfuerzos de conservación en estadios tempranos de desarrollo, puesto que son los que más contribuyen a la tasa de crecimiento poblacional (Zambrano *et al.* 2007).

Cuatro especies del género se encuentran restringidas al eje Neovolcánico Transversal (*Ambystoma altamirani*, *A. leorae*, *A. rivulare*, y *A. zempoalense*), particularmente a los estados de México, Morelos, Guerrero, Michoacán y el Distrito Federal (Matías-Ferrer 2006). Estas cuatro especies conformaban el género *Ryacosiredon* hasta 1994, año en el que se sinonimizó a este género con *Ambystoma* (Really y Brandon 1994; Matías-Ferrer 2006). Todas ellas habitan en corrientes frías y se conocen como ajolotes de montaña (Armstrong y Malacinski 1989; Matías-Ferrer 2006). La distribución restringida de estas cuatro especies las hace muy vulnerables y las coloca bajo un fuerte riesgo de extinción (Vega-López y Álvarez-Solórzano 1993). Tradicionalmente se considera que estas especies son metamórficas; sin embargo, se ha llegado a considerar a *A. altamirani* como paedomórfico facultativo (Armstrong y Malacinski 1989). En general los estudios en estas especies en el contexto de su conservación y ecología son escasos. La Tabla 1 presenta un resumen de los estudios correspondientes a la NOM-059-SEMARNAT-2001 que hasta cierto punto se han enfocado en aspectos relacionados con la conservación de ambystomátidos mexicanos y su correspondiente categorización de conservación.

Tabla 1. Resumen de los estudios realizados acerca de algún aspecto relacionado con la conservación de especies del género *Ambystoma* que habitan en México. Las categorías de conservación corresponden a la NOM-059-SEMARNAT-2001 de la siguiente manera: Pr = Bajo protección especial, A = amenazada.

Especie	Categoría de conservación	Trabajo	Autor
<i>Ambystoma amblycephalum</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma andersoni</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma bombypellum</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma dumerili</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma flavipiperatum</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma granulorum</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma lermaense</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma leorae</i>	A	Ficha NOM-059	Lemos - Espinal 2003
<i>Ambystoma mexicanum</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma ordinarium</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma rivularis</i>	A	Ficha NOM-059	Lemos - Espinal 2003
<i>Ambystoma roceasum</i>	Pr	Ficha NOM-059	Lemos - Espinal 2003
<i>Ambystoma taylori</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma tigrinum</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma velasci</i>	Pr	Ficha NOM-059	Aguilar-Miguel 2005
<i>Ambystoma zempoalensis</i>	A	Ficha NOM-059	Lemos - Espinal 2003

c) *Ambystoma altamirani*

Ambystoma altamirani es un ajolote endémico de la región central de México (Vega-López y Álvarez-Solórzano 1993). Originalmente esta especie fue descrita por Dugès (1896) de la Sierra de las Cruces, México, D. F. Posteriormente, Maldonado-Koerdell en 1947 registró a la especie en un arroyo de la quinta Laguna de Zempoala y también en canales de la zona de la Marquesa (Campbell y Simmons 1962). Su distribución actual abarca las partes altas de la Sierra de las Cruces, la quinta Laguna de Zempoala y la Cuenca del río Lerma (Campbell y Simmons 1962; Really y Brandom 1994.). El conocimiento sobre esta especie es muy escaso, limitado sólo a trabajos que se enfocan en su descripción y distribución (Vega-López y Álvarez-Solórzano 1993, Lemos-Espinal 2003). También se han realizado estudios moleculares de esta especie para la reconstrucción de las relaciones filogenéticas entre las especies del género (Shaffer 1984; Matías-Ferrer 2006).

Ambystoma altamirani ha sido considerada como una especie paedomórfica facultativa (Armstrong y Malacinski 1989); sin embargo, no se cuenta con registros de su reproducción que sostengan dicha afirmación. Dentro de la literatura en torno a la reproducción de esta especie únicamente se cuenta con observaciones del número de huevos que se pueden encontrar a lo largo de los ríos (700 a 1000 huevos) en racimos de 4 a 20 (Uribe- Peña *et al.* 1999); y del diámetro de los huevos (2.5 mm; Campbell y Simmons 1962). También existen observaciones de la talla a la eclosión (aproximadamente 10 mm de longitud hocico-cloaca y 17 mm de longitud total; Brandon y Altig 1973). Las tallas a las que puede ocurrir la transformación van desde 48 hasta 65 mm de longitud hocico-cloaca (LHC; Campbell y Simmons 1962; Brandon y Altig 1973). Esta especie habita en bosques de coníferas (pino o pino-oyamel; Lemos-Espinal 2003) en ambientes sombríos y húmedos y ocupa pequeños cuerpos de agua. A los transformados se les puede encontrar debajo de troncos u hojarasca pero siempre cerca de corrientes fluviales. Su ciclo reproductivo inicia en invierno y las larvas se pueden observar entre finales de marzo y abril (Uribe-Peña *et al.* 1999).

Ambystoma altamirani, según la NOM-059-SEMARNAT-2001, se encuentra como amenazada debido al deterioro y modificación de su hábitat natural. En la lista roja de especies amenazadas de la IUCN (International Union for Conservation of Nature) aparece también bajo la categoría “amenazada” debido a los diferentes riesgos en los que se encuentra por su distribución restringida a una zona de alto riesgo como son los alrededores de la Ciudad de México. Entre las amenazas a las que se enfrenta *A. altamirani* destaca la posible presencia del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd), el cambio de uso de suelo, el crecimiento urbano, la contaminación y la posible introducción de carpa o trucha. Estos últimos factores han modificado drásticamente su hábitat natural incrementando la mortalidad de los diferentes estadios en esta población (IUCN 2006).

2. Objetivos

2.1 Objetivo general

Este trabajo pretende analizar la dinámica poblacional de *Ambystoma altamirani* en una población de del río Magdalena, D. F.

2.2 Objetivos particulares

- Estimar las tasas de supervivencia y fecundidad de los diferentes estadios.
- Estimar la tasa de crecimiento de la población.
- Identificar las fases del ciclo de vida que contribuyan más al crecimiento poblacional.
- Simular el cambio en la tasa finita de crecimiento a partir de disminuciones en las entradas de la matriz.

3. Hipótesis

Debido al deterioro ambiental que rodea a la Ciudad de México, se espera que la población de estudio en el río Magdalena exhiba bajos valores en la tasa finita de crecimiento poblacional ($\lambda < 1$), lo que indicaría que la población se encuentra potencialmente en declive.

4. Métodos

4.1 Área de estudio

La zona de estudio se localiza en el cuarto dinamo del río Magdalena. Este último se encuentra en la Sierra de las Cruces (Figura 1) a una altitud de 3088 msnm y con las siguientes coordenadas geográficas: N 19°15'55.4'' y O 99°16'40.6''. Esta zona se caracteriza por un clima templado-subhúmedo con lluvias en verano C (w). La precipitación anual es de 800 mm y la temperatura media anual oscila entre 12 y 18 °C (Lemos-Espinal 2003). El tipo de vegetación predominante es el bosque de oyamel (*Abies religiosa*).

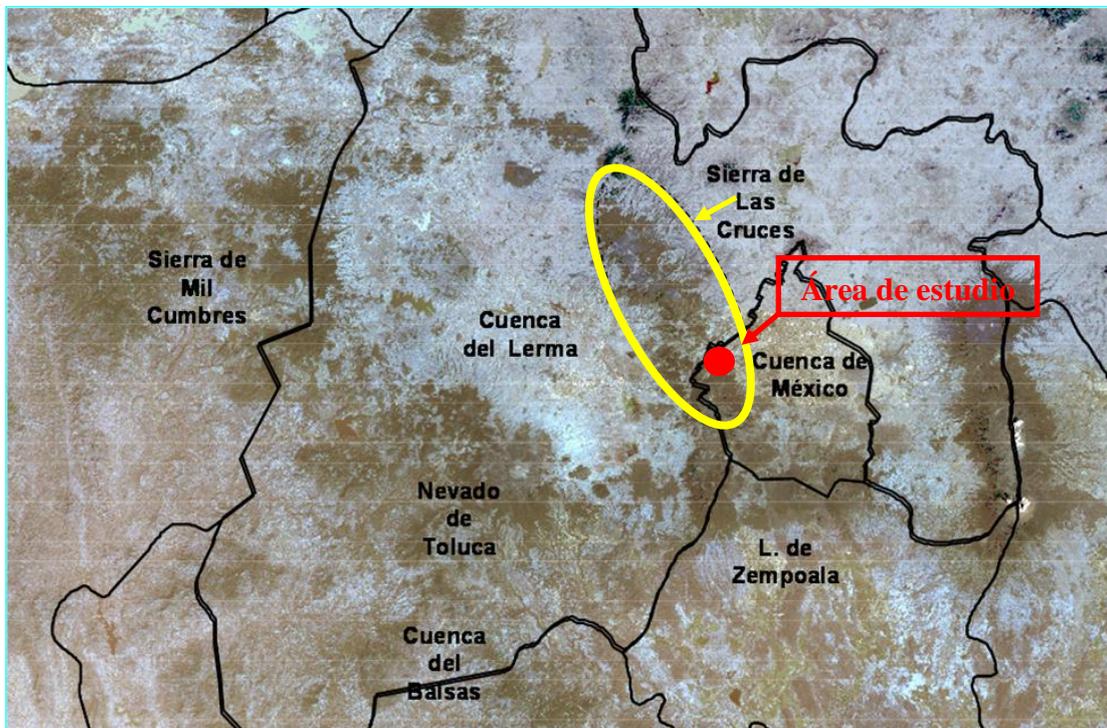


Figura 1. Distribución de *Ambystoma altamirani* y área de estudio.

4.2 Trabajo de campo

En enero de 2007 se delimitó un transecto de 1 km de largo y de 2m de ancho a lo largo del cauce del río Magdalena, localizado en la zona llamada el Potrero, el cual fue visitado cada cuarenta días

durante un periodo total de 20 meses (enero 2007- agosto 2008). Las estimaciones demográficas se obtuvieron mediante un procedimiento de marcaje y recaptura. Los individuos capturados de *Ambystoma altamirani* fueron marcados individualmente mediante ectomización de falanges (Lemos-Espinal *et al.* 2005). De cada organismo marcado (fuese primera vez o recaptura) se obtuvieron los siguientes datos: peso, longitud hocico-cloaca (LHC), longitud total (LT) y sexo.

4.3 Estimación de tasas de supervivencia

Las tasas de supervivencia se estimaron a partir de los datos de marcaje y recaptura y mediante el uso del programa MARK (White y Burnham 1999) para cada una de las siguientes categorías de estadio: juveniles 1, juveniles 2 y adultos (Tabla 2). Este análisis de supervivencia se basa en el hecho de que el observar o no a un organismo marcado en una ocasión de muestreo particular depende de dos parámetros: de la probabilidad de recapturarlo y de la probabilidad de que haya sobrevivido. MARK calcula las probabilidades de recaptura (p) y supervivencia (ϕ) para cada ocasión de muestreo a partir de métodos de máxima verosimilitud (Lebreton *et al.* 1992). En síntesis, la máxima verosimilitud se refiere a la estimación del valor de los parámetros que con el mayor nivel de confianza arrojan el arreglo de datos observados, que en el caso de esta investigación son los registros de presencia y ausencia de los organismos marcados durante el curso de trabajo de campo (Aldrich 1997).

Tabla 2. Descripción de categorías de estadio definidos para la población de *Ambystoma altamirani*.

Categoría	Características
Huevos y recién eclosionados	Huevos y larvas menores a 3 mm de LHC
Juveniles 1	Presencia de branquias, coloración amarilla y LHC entre 3.0 y 5.6 mm
Juveniles 2	Coloración oscura, branquias y LHC > 5.6. Incluye individuos de talla relativamente grande que no han perdido aún los caracteres larvarios
Adultos	Sin branquias (individuos que han experimentado metamorfosis), coloración oscura. Independiente de su talla

Las probabilidades p y ϕ pueden ser estimadas a partir de diferentes modelos que representan distintas hipótesis acerca de la variación o constancia de estos parámetros (Lebreton *et al.* 1992). Es decir, tanto p como ϕ pueden variar través del tiempo (t = entre cada ocasión de muestreo), entre categorías (g = entre juveniles 1, juveniles 2 y adultos), pueden ser constantes a lo largo del periodo de muestreo (c) o pueden variar entre combinaciones particulares de categorías y ocasiones de muestreo ($g \times t$ = la interacción entre categorías y tiempo). Estas distintas combinaciones de p y ϕ dan origen a 16 modelos (Tabla 3) que se probaron con los datos de esta población.

Para determinar el modelo con el mejor ajuste en los datos obtenidos, se utilizó el Criterio de Información de Akaike (*AIC*; Burnham y Anderson 2002; Ecuación 1), el cual es una medida de la verosimilitud de los modelos. En síntesis, el modelo más verosímil y que mejor se ajusta a los datos con el menor número de parámetros es indicado por el valor más bajo del *AIC*. El *AIC* no sólo

considera el soporte de cada modelo en los datos, sino que también penaliza a aquellos modelos que estiman una gran cantidad de parámetros (Akaike 1973; Burnham y Anderson 2002; Johnson y Omland 2004). Por lo tanto, el *AIC* es una medida que se basa en la parsimonia (lo más simple es lo que es biológicamente más factible) y la fórmula para calcularlo es la siguiente:

$$AIC = -2\ln L + 2K \quad \text{Ec. 1}$$

donde L = es la verosimilitud del modelo y K = es el número de parámetros estimados.

Cuando una diferencia entre los valores de *AIC* de dos modelos (ΔAIC) es menor a 2, resulta razonable concluir que ambos modelos tienen aproximadamente el mismo ajuste en los datos. Si esta diferencia (ΔAIC) es mayor a 2, entonces existe apoyo considerable de una diferencia real entre ambos modelos (Burnham y Anderson 2002; Johnson y Omland 2004).

MARK también calcula medidas de la plausibilidad relativa (*i.e.*, la verosimilitud) de cada modelo a través del peso normalizado de cada *AIC* (w_i ; Ecuación 2) de la siguiente manera:

$$w_i = \frac{\exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)}{\sum \left\{ \exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right) \right\}} \quad \text{Ec. 2}$$

Estos pesos normalizados indican el peso (apoyo relativo) que tiene cada modelo en los datos y ayudan a comparar entre ellos. Por ejemplo, un modelo con $w_i = 0.64$ tiene aproximadamente dos veces más apoyo que otro modelo con $w_i = 0.29$, dado que $0.64/0.29 = 2.21$. MARK utiliza estos pesos normalizados para calcular promedios ponderados tanto de la probabilidad de supervivencia como de la probabilidad de captura utilizando como referencia la verosimilitud y soporte de todos los modelos que son ajustados. De esta manera, estos promedios ponderados son más robustos que si se calcularan p y ϕ a partir de un solo modelo, debido a que toman en cuenta la incertidumbre inherente a un proceso de selección de modelos biológicos (White y Burnham 1999; Burnham y Anderson 2002).

Para la población estudiada de *A. altamirani* se calcularon promedios ponderados (a partir de los 16 modelos ajustados) para la tasa de supervivencia de cada categoría (juveniles 1, juveniles 2 y adultos; Tabla 3). Utilizando estas tasas de supervivencia se construyó también una curva de supervivencia por estadio a través del cálculo de la probabilidad de sobrevivir a lo largo del ciclo de vida a partir del momento en el que las hembras ponen los huevos (l_x ; Gotelli 2008).

Tabla 3. Modelos que fueron ajustados a los datos de marca y recaptura para estimar las tasas de supervivencia en la población de *Ambystoma altamirani* a través del programa MARK. Los modelos ajustados en MARK consideran que tanto ϕ (probabilidad de supervivencia) como p (probabilidad de captura) pueden ser constantes (c), variables a través del tiempo (t), diferente entre categorías (g) o diferente entre categorías y a través del tiempo ($g \times t$).

Modelo	Descripción
$\phi(c) p(c)$	Probabilidad de supervivencia y captura constantes.
$\phi(c) p(t)$	Probabilidad de supervivencia constante y probabilidad de captura distinta entre ocasiones de muestreo.
$\phi(c) p(g)$	Probabilidad de supervivencia constante y probabilidad de captura distinta entre categorías.
$\phi(c) p(g \times t)$	Probabilidad de supervivencia constante y probabilidad de captura diferente entre categorías y a través del tiempo.
$\phi(t) p(c)$	Probabilidad de supervivencia distinta entre ocasiones de muestreo y probabilidad de captura constante.
$\phi(t) p(t)$	Probabilidad de supervivencia distinta entre ocasiones de muestreo y probabilidad de captura distinta entre ocasiones de muestreo.

$\varphi(t) p(g)$	Probabilidad de supervivencia distinta entre ocasiones de muestreo y probabilidad de captura distinta entre categorías.
$\varphi(t) p(g \times t)$	Probabilidad de supervivencia distinta entre ocasiones de muestreo y probabilidad de captura diferente entre categorías y a través del tiempo.
$\varphi(g) p(c)$	Probabilidad de supervivencia distinta entre categorías y probabilidad de captura constantes.
$\varphi(g) p(t)$	Probabilidad de supervivencia distinta entre categorías y probabilidad de captura distinta entre ocasiones de muestreo.
$\varphi(g) p(g)$	Probabilidad de supervivencia distinta entre categorías y probabilidad de captura distinta entre categorías.
$\varphi(g) p(g \times t)$	Probabilidad de supervivencia distinta entre categorías y probabilidad de captura diferente entre categorías y a través del tiempo.
$\varphi(g \times t) p(.)$	Probabilidad de supervivencia diferente entre categorías y a través del tiempo y probabilidad de captura constante.
$\varphi(g \times t) p(t)$	Probabilidad de supervivencia diferente entre categorías y a través del tiempo y probabilidad de captura distinta entre ocasiones de muestreo.
$\varphi(g \times t) p(g)$	Probabilidad de supervivencia diferente entre categorías y a través del tiempo y probabilidad de captura distinta entre categorías.
$\varphi(g \times t) p(g \times t)$	Probabilidad de supervivencia diferente entre categorías y a través del tiempo y probabilidad de captura diferente entre categorías y a través del tiempo.

4.4 Estimación de la tasa de fecundidad

El ciclo reproductivo de *A. altamirani* esta reportado para la época de invierno (Uribe-Peña *et al.* 1999), sin embargo también se observaron puestas en el mes de agosto. Esta especie se ha reportado como paedomórfica facultativa (Armstrong y Malacinski 1989); es decir, se consideraba que los organismos podían reproducirse cuando aún poseen características larvianas (*i. e.*, sin haber sufrido metamorfosis). La tasa de fecundidad se estimó a partir de la colecta de hembras con branquias y transformadas con tallas > 6.7 mm LHC). Las hembras se colectaron en diciembre de 2007 y se colocaron en recipientes plásticos con agua a temperaturas entre los 13 y los 15 °C simulando las condiciones térmicas del agua registradas al momento de ser capturadas. Estas hembras se mantuvieron en el laboratorio hasta su puesta. Durante dicho periodo su dieta consistió en lombrices de agua y artemias. Una vez finalizada la puesta las hembras fueron liberadas en los sitios de captura.

A partir de las puestas obtenidas se estimó el número promedio de huevos por hembra, que a su vez es una estimación de la fecundidad per cápita durante cada puesta. Esta fecundidad promedio por hembra se utilizó para estimar la supervivencia del estadio de huevos y recién eclosionados (Ecuación 3).

$$\varphi \text{ Huevos y recién eclosionados} = \frac{\text{No. de juveniles observados en 2008}}{\text{No. total de huevos producidos en 2007}}$$

donde:

Ec. 3

No. total de huevos producidos en 2007

$$= (\text{Hembras presentes en 2007}) [(\text{Fecundidad per cápita promedio} \times \varphi \text{ agosto}) + (\text{Fecundidad per cápita promedio} \times \varphi \text{ diciembre})]$$

Primero fue necesario calcular el número promedio de huevos que produce una hembra a lo largo de un año, tomando en cuenta que *A. altamirani* en el río Magdalena tiene dos puestas anuales.

Esto se logró a través de la suma de dos productos: 1) la fecundidad per cápita de la primera puesta (agosto) multiplicada por la probabilidad que experimentan las hembras de sobrevivir hasta agosto (obtenida a través de MARK), y 2) la fecundidad per cápita de la segunda puesta (diciembre) por la probabilidad de sobrevivir hasta diciembre (obtenida a través de MARK). Se asumió que la fecundidad promedio de diciembre es igual a la de agosto. La suma de estos dos productos es una estimación del número promedio de huevos producidos por cada hembra presente en la población a lo largo de un año. Posteriormente, esta fecundidad promedio anual se multiplicó por el número de hembras adultas (transformadas) observadas al inicio del estudio (enero-marzo de 2007). De este modo se obtuvo un cálculo del total de huevos producidos por las hembras presentes en la población en los primeros meses del 2007. El cociente resultante del número de juveniles observados un año después (primeros meses de 2008) entre el total estimado de huevos producidos por las hembras de la población que estaban vivas a inicios del 2007, se consideró un estimador de la supervivencia anual de los huevos y recién eclosionados.

4.5 Matriz de proyección poblacional

Un gráfico del ciclo de vida representa las transiciones y contribuciones (representadas por flechas) que ocurren entre las diferentes fases que lo componen (representadas por círculos; Caswell 2001; Lemos-Espinal *et al.* 2005). Los organismos que están presentes en una categoría j al tiempo t , pueden: 1) transitar a otra categoría i (crecimiento = c_{ij}), permanecer en la misma categoría j (estasis o permanencia = p_{ij}) o contribuir mediante la producción de crías a la primera categoría (fecundidad = f_{ij}) durante la transición entre el tiempo t y el $t + 1$. En el caso de *A. altamirani*, el gráfico del ciclo de vida está compuesto por las cuatro categorías definidas anteriormente (huevos y recién eclosionados, juveniles 1, juveniles 2 y adultos; Figura 2).

f_{ij}

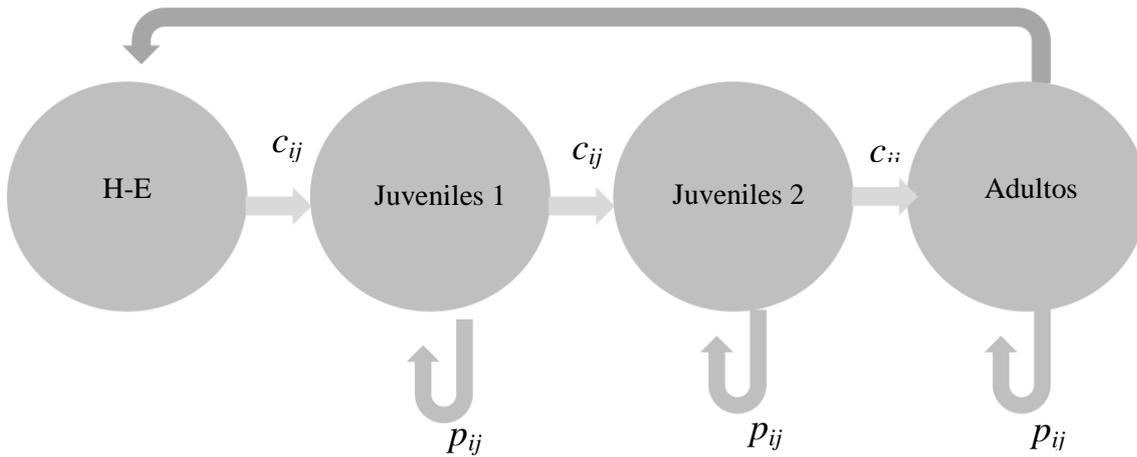


Figura 2. Gráfico del ciclo de vida de *Ambystoma altamirani*. H-E = huevos y recién eclosionados. Las flechas p_{ij} representan la permanencia en un estadio de desarrollo, las c_{ij} crecimiento y f_{ij} la fecundidad de los adultos.

Los gráficos de ciclos de vida pueden ser representados cuantitativamente a partir de matrices de proyección poblacional que incorporan las tasas de supervivencia, fecundidad y crecimiento específicas para cada categoría (Caswell 2001). A partir de éstas se pueden estimar, entre otros parámetros, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), los cambios en el tamaño poblacional a través del tiempo y la contribución que hacen las distintas fases del ciclo de vida a la tasa finita de crecimiento (de Kroon *et al.* 1987, 2000; Caswell 2001). Dichas matrices son un arreglo matemático de datos en columnas y renglones, cuyas entradas (denotadas como a_{ij} : i -renglones, j -columnas; Tabla 4) representan las diferentes tasas vitales (transiciones y contribuciones) que experimentan los individuos de cada categoría de estadio.

Los individuos de *A. altamirani* que se encuentran en la categoría j (columnas) al tiempo t (en un determinado año) pueden al siguiente año (al tiempo $t + 1$; i -renglones), pasar a otra categoría i (crecimiento = c_{ij}), permanecer en la misma categoría (estasis o permanencia = p_{ij}) o contribuir a la clase de huevos y recién eclosionados (categoría 1 = renglón 1) a través de la producción de huevos (fecundidad = f_{ij}). Por lo tanto, las fecundidades se representan en el primer renglón de la matriz

(entradas $1j$), las permanencias en la diagonal principal ($i = j$) y los crecimientos en las subdiagonales ($i > j$; Tabla 4; Caswell 2001; Lemos-Espinal *et al.* 2005).

Tabla 4. Representación matricial del ciclo de vida en *Ambystoma altamirani* donde H-E = huevos y recién eclosionados, J1 = juveniles 1, J2 = juveniles 2, A = adultos. p_{ij} = representa las entradas correspondientes a la permanencia, c_{ij} = crecimiento y f_{ij} = la entrada de la fecundidad de los adultos.

	H-E	J1	J2	A
H-E	0	0	0	f_{ij}
J1	c_{ij}	p_{ij}	0	0
J2	0	c_{ij}	p_{ij}	0
A	0	0	c_{ij}	p_{ij}

Para este trabajo se construyó una matriz de transición anual de 4×4 para el periodo comprendido entre enero de 2007 a agosto de 2008. La dimensión de esta matriz (4×4) está determinada por las cuatro categorías de talla en las que la población fue estructurada (huevos y recién eclosionados, juveniles 1, juveniles 2 y adultos). Para cada una de las entradas de la matriz poblacional se usaron las tasas de supervivencia obtenidas del programa MARK así como la tasa de supervivencia calculada para huevos y recién eclosionados. Las tasas de supervivencia calculadas a partir de MARK para cada categoría de estadio se dividieron de acuerdo con las proporciones observadas de individuos que sobrevivieron y pasaron a la siguiente categoría y aquellos que sobrevivieron y permanecieron en la misma categoría. De este modo se obtuvieron las entradas de crecimiento y permanencia, respectivamente (Zúñiga-Vega *et al.* 2008). Para la entrada que representa la fecundidad de los adultos (entrada f_{14}) se utilizó la fecundidad per cápita anual que fue estimada como se indicó anteriormente.

El valor propio (eigenvalor) dominante de la matriz de proyección poblacional representa la tasa finita de crecimiento (λ). Ésta indica un declive potencial en la población cuando toma valores < 1 , indica estabilidad poblacional cuando es igual a 1 y sugiere potencial de crecimiento de la población cuando toma valores > 1 . El vector propio (eigenvector) derecho (w) asociado al valor propio dominante estima a la estructura estable por estadios, que es la proporción de individuos que se observaría bajo estabilidad poblacional. El vector propio izquierdo (v) asociado también al valor propio dominante de la matriz estima el valor reproductivo por categoría de estadio, es decir el número de prole esperada de un individuo promedio de cada categoría (Caswell 2001; Lemos-Espinal *et al.* 2005). La estructura estable por estadios (vector propio w) se comparó con la estructura poblacional observada a través de una prueba de χ^2 .

4.6 Análisis de perturbación prospectiva

Los análisis de perturbación prospectiva (análisis de sensibilidad y elasticidad) evalúan el impacto de cambios en las tasas de crecimiento, reproducción y supervivencia (tasas vitales) sobre la tasa finita de crecimiento poblacional (Caswell 1978; de Kroon *et al.* 1986, 2000; Wisdom *et al.* 2000; Caswell 2001; Lemos-Espinal *et al.* 2005). De este modo se puede predecir la magnitud del impacto en λ producido por cambios en las entradas de la matriz de proyección poblacional. Específicamente, se llevó a cabo un análisis de elasticidad que estima el cambio proporcional en λ que se produciría como producto de un cambio proporcional en las tasas vitales (de Kroon *et al.* 1986, 2000). El cálculo de las elasticidades (e_{ij}) se obtiene a partir de la siguiente ecuación (Ecuación 4):

$$e_{ij} = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda} \right) s_{ij}$$

Ec. 4

donde a_{ij} representa las entradas de la matriz de proyección poblacional y s_{ij} representa las sensibilidades. Éstas últimas miden el cambio absoluto en λ que se produciría debido a cambios

absolutos en cada una de las entradas de la matriz de proyección poblacional. Por lo tanto, las elasticidades no son otra cosa que sensibilidades estandarizadas y consecuentemente la suma de las entradas de una matriz de elasticidad da un total de 1 (Mesterton-Gibbons 1993). Este análisis se utiliza para identificar las tasas vitales que realizan la mayor contribución relativa a la tasa de crecimiento poblacional (de Kroon *et al.* 2000) y, por lo tanto, han sido ampliamente utilizadas con fines de conservación y manejo puesto que identifican las fases del ciclo de vida que son “más importantes” para la permanencia de las poblaciones (*e.g.*, Crouse *et al.* 1987, Hernández-Apolinar *et al.* 2006). Las elasticidades también pueden sumarse a través de regiones particulares de la matriz, de tal manera que es posible estimar la importancia relativa de cada proceso demográfico (crecimiento, permanencia y fecundidad) y de cada categoría (huevos y recién eclosionados, juveniles 1, juveniles 2 y adultos) simplemente sumando las elasticidades que corresponden a cada proceso y/o a cada categoría (Silvertown *et al.* 1993).

4.7 Intervalo de confianza para la tasa de crecimiento poblacional

Se calcularon los intervalos de confianza (95%) para λ mediante el cálculo de su varianza $V(\lambda)$ (Ecuación 5)

$$V(\lambda) = \sum_{ij} (s_{ij})^2 \times V(a_{ij}) \quad \text{Ec. 5}$$

donde $V(a_{ij})$ representa a la varianza de las entradas de la matriz. Para las probabilidades de crecimiento y estasis (Ecuación 6) $V(a_{ij})$ se estimó como:

$$V(a_{ij}) = a_{ij} \times \frac{1-a_{ij}}{N} \quad \text{Ec. 6}$$

donde N representa al número de individuos con el cual se calculó la entrada correspondiente.

Para la entrada de la matriz correspondiente a la tasa de fecundidad, la varianza se obtuvo usando la información obtenida en laboratorio (varianza del número de huevos puestos por hembra).

El error estándar (σ) se calculó como la raíz cuadrada de la varianza de lambda, mientras que el intervalo de confianza se obtuvo como $\lambda \pm 2 \sigma$.

4.8 Simulaciones de cambios en las tasas vitales

Como parte de esta investigación también se trató de explorar de qué manera impactarían la tasa de crecimiento poblacional las disminuciones potenciales en las tasas vitales. En este caso se simuló disminuciones de las entradas de la matriz (*i.e.*, de las tasas vitales) para conocer el comportamiento de la tasa finita de crecimiento poblacional ante posibles decrementos de las tasas de supervivencia. A través de este tipo de simulaciones se ha podido identificar en diversos estudios demográficos aquellas tasas vitales que tendrían más impacto sobre la tasa finita de incremento en función de diferentes porcentajes de extracción o mortalidad (Crowder *et al.* 1994; Contreras y Valverde 2002; Hernández-Apolinar *et al.* 2006; Zambrano *et al.* 2007).

En este trabajo se simuló la disminución de entre 10 y 90% con el valor de cada una de las tasas vitales (*i.e.*, de cada una de las entradas de la matriz) con respecto a su valor originalmente observado. De este modo se intentó determinar la tasa vital cuya disminución generaría el efecto negativo más drástico sobre λ . Adicionalmente, se llevó a cabo una simulación en la que se disminuyó el valor de todas las tasas vitales de manera simultánea, puesto que en la realidad un disturbio del ambiente afectaría a toda la población en conjunto.

5. Resultados

5.1 Trabajo de campo y de laboratorio

Se marcaron un total de 500 individuos durante el periodo comprendido entre enero de 2007 y agosto de 2008; 154 correspondieron al estadio de juveniles 1, 259 a juveniles 2 y 87 al estadio adulto (42 hembras y 39 machos). A diferencia de lo reportado en la literatura (Uribe-Peña *et al.* 199), se registraron dos periodos reproductivos al observarse dos puestas al año: una en agosto y otra en diciembre. De las hembras colectadas en el mes de diciembre de 2007 ($n = 16$) se determinó que únicamente aquellas que habían sufrido metamorfosis (pérdida de branquias; $n = 8$) presentaron actividad reproductiva (puesta de huevos). Este resultado sugiere la ausencia de paedomorfosis facultativa.

A partir de los datos en laboratorio se estimó que una hembra de la población de *Ambystoma altamirani* en promedio puede poner 10.4 huevos en cada puesta. Al calcular la fecundidad anual, que considera dos puestas anuales y la probabilidad de supervivencia de las hembras de llegar a producirlas (ver Métodos), se estimó que la tasa de fecundidad per cápita anual es de 9.26 huevos al año. Esta fecundidad es la que se utilizó en el análisis matricial.

5.2 Tasas de supervivencia

De acuerdo con los valores del *AIC* el modelo más verosímil fue aquel en el que la probabilidad de supervivencia fue diferente entre categorías (la mortalidad fue distinta entre juveniles 1, juveniles 2 y adultos) y la probabilidad de recaptura varió con el tiempo ($\phi(g) p(t)$; Tabla 5). Este modelo tuvo un apoyo del 75% en los datos ($w = 0.752$).

En el siguiente modelo más verosímil también la supervivencia varió entre grupos al igual que la tasa de recaptura ($\phi(g) p(g)$). Sin embargo, el ΔAIC de este modelo con respecto al anterior fue de 3.36, lo cuál indica que hay una diferencia real entre ambos modelos. Además, el primer modelo

tiene cinco veces más apoyo en los datos que el segundo ($[w_{\text{modelo } 1} = 0.752] / [w_{\text{modelo } 2} = 0.140] = 5.371$). Todos los demás modelos no tuvieron un apoyo considerable en los datos ($w \leq 0.10$; Tabla 5).

La tasa de supervivencia anual de los huevos y recién eclosionados fue de 0.078. A partir de los promedios ponderados del programa MARK se reconoció que la supervivencia anual fue mayor conforme se avanza en la etapa del ciclo de vida (Tablas 6 y 7). La curva de supervivencia resultante es de tipo III (Gotelli 2008) en la que la mayor mortalidad se observa en las fases tempranas del ciclo de vida y la mayor supervivencia en los adultos (Figura 3). Estas estimaciones se usaron para calcular las entradas de la matriz de proyección poblacional correspondientes a las probabilidades de permanecer o transitar entre categorías.

Tabla 5. Resultados de los 16 modelos ajustados en el programa MARK para los datos de marca y recaptura de la población de *Ambystoma altamirani*. Se presenta para cada modelo: 1) el criterio de información de Akaike (*AIC*), 2) la diferencia entre valores de *AIC* y el modelo con el menor *AIC* (ΔAIC) y 3) el peso (plausibilidad relativa) de cada modelo (*wAIC*). Tanto ϕ (probabilidad de supervivencia) como p (probabilidad de captura) pueden ser constantes (*c*), variables a través del tiempo (*t*), diferente entre categorías (*g*) o diferente entre categorías y a través del tiempo ($g \times t$).

Modelo	<i>AIC</i>	ΔAIC	<i>wAIC</i>
$\phi(g) p(t)$	598.5	0	0.752
$\phi(g) p(g)$	601.9	3.3	0.140
$\phi(g) p(c)$	602.5	3.9	0.103
$\phi(c) p(g)$	608.7	10.2	0.005
$\phi(t) p(g)$	614.0	15.5	0.00032
$\phi(c) p(t)$	616.0	17.5	0.00012
$\phi(g) p(g^*t)$	620.3	21.8	0.00001
$\phi(c) p(c)$	620.6	22.0	0.00001
$\phi(c) p(g^*t)$	624.8	26.3	<0.00001
$\phi(t) p(c)$	629.0	30.5	<0.00001
$\phi(t) p(t)$	633.0	34.4	<0.00001
$\phi(t) p(g^*t)$	642.3	43.8	<0.00001
$\phi(g^*t) p(g)$	656.3	57.8	<0.00001
$\phi(g^*t) p(c)$	657.3	58.8	<0.00001
$\phi(g^*t) p(t)$	664.9	66.4	<0.00001
$\phi(g^*t) p(g^*t)$	689.9	91.3	<0.00001

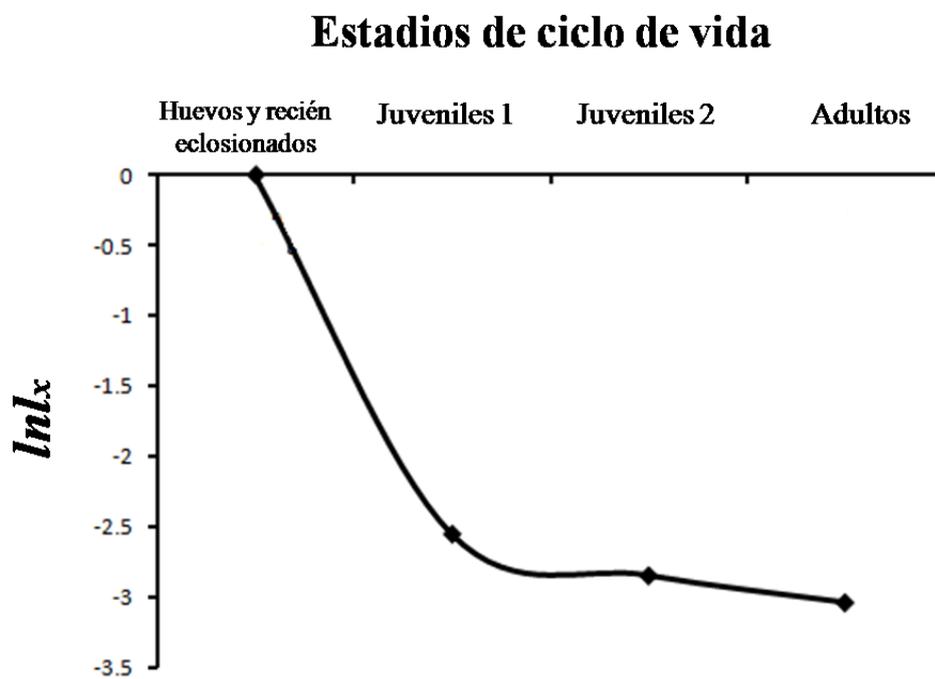
Tabla 6. Tasas de supervivencia estimadas a partir de los promedios ponderados que arroja el programa MARK para los diferentes estadios de *Ambystoma altamirani*. La tasa de supervivencia de los huevos y recién eclosionados que fue estimada a partir de las observaciones en campo y laboratorio.

Estadio	Supervivencia	EE
Huevos y recién eclosionados	0.078	-
Juveniles 1	0.744	0.061
Juveniles 2	0.825	0.054
Adultos	0.986	0.0398

Tabla 7. Datos de supervivencia por estadio (p_x) y a partir del momento en que las hembras ponen los huevos (l_x) para la población estudiada de *Ambystoma altamirani*. El logaritmo natural de l_x se utilizó para construir la curva de supervivencia.

Estadio	No. de huevos	Supervivencia al siguiente estadio (p_x)	No. de sobrevivientes	l_x	$\ln l_x$
Huevos y recién eclosionados	1000	0.078	78	1	0
Juveniles 1	78	0.744	58.032	0.078	-2.550
Juveniles 2	58.032	0.825	47.88	0.0580	-2.846
Adultos	47.88	0.986	47.21	0.0478	-3.039

Figura 3. Representación del comportamiento de las supervivencias (en escala logarítmica) a través del ciclo de vida de *A. altamirani* (l_x).



5.3 Matriz poblacional

Se construyó una matriz de transición poblacional para el periodo de enero de 2007 a agosto de 2008 (Tabla 8) A partir de la cual se obtuvo una tasa finita de crecimiento poblacional (λ) igual a 1.033 con un intervalo de confianza del 95% de entre 0.978 y 1.089. Este resultado indica que aparentemente la población de *Ambystoma altamirani* en el río Magdalena se encuentra estable puesto que este valor no es significativamente diferente de la unidad.

Tabla 8. Matriz de proyección poblacional de una poblacional de *Ambystoma altamirani* del periodo de enero de 2007 a agosto de 2008. H-E = huevos y recién eclosionados, J1 = juveniles 1, J2 = juveniles 2, A = adultos.

	H-E	J1	J2	A
H-E	0	0	0	9.266
J1	0.0776	0.651	0	0
J2	0	0.093	0.744	0
A	0	0	0.081	0.986

Además de estimar el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional, se obtuvo el valor reproductivo para cada categoría (v = vector propio izquierdo). La categoría de adultos es la que tuvo el mayor valor reproductivo, muy por encima de las otras tres categorías (Tabla 9). El vector propio derecho de la matriz estimó la estructura estable por estadios (w = vector propio derecho; Tabla 9), la cual presentó una diferencia significativa con la estructura observada de la población ($\chi^2_3 = 82.25, P < 0.0001$).

Tabla 9. Valor reproductivo (v) y estructura estable por estadios (w) estimados a partir de la matriz de proyección poblacional de *Ambystoma altamirani*. Se muestra también la estructura poblacional (EP) observada (en proporciones).

v	w	EP observada (en proporciones)
0.004	0.725	0.831
0.050	0.147	0.067
0.207	0.047	0.057
0.739	0.081	0.045

5.4 Análisis de elasticidad

A partir de la matriz de proyección poblacional se calcularon las elasticidades para cada una de las entradas de la matriz. A partir de este análisis se determinó que la permanencia de los adultos ($e_{44} = 0.716$; Tabla 10) contribuyó en mayor proporción al crecimiento poblacional. Al ser analizadas por proceso demográfico y por categoría de estadio, las elasticidades revelaron que la permanencia (supervivencia sin progresión) fue el proceso demográfico con la mayor importancia relativa para λ (permanencia = 0.862), mientras que los adultos fueron la fase del ciclo de vida que contribuyeron más a la tendencia demográfica observada de la población de *A. altamirani* (elasticidad de λ a los adultos = 0.750; Tabla 11). En otras palabras, la permanencia de los adultos contribuyó en un 71.6% al valor de λ , así mismo la permanencia como proceso demográfico contribuyó en un 86.2% y los adultos contribuyeron en un 75% al valor de λ .

Tabla 10. Matriz de elasticidades para la población de *Ambystoma altamirani*.

	H-E	J1	J2	A
H-E	0	0	0	0.034
J1	0.034	0.058	0	0
J2	0	0.034	0.088	0
A	0	0	0.034	0.716

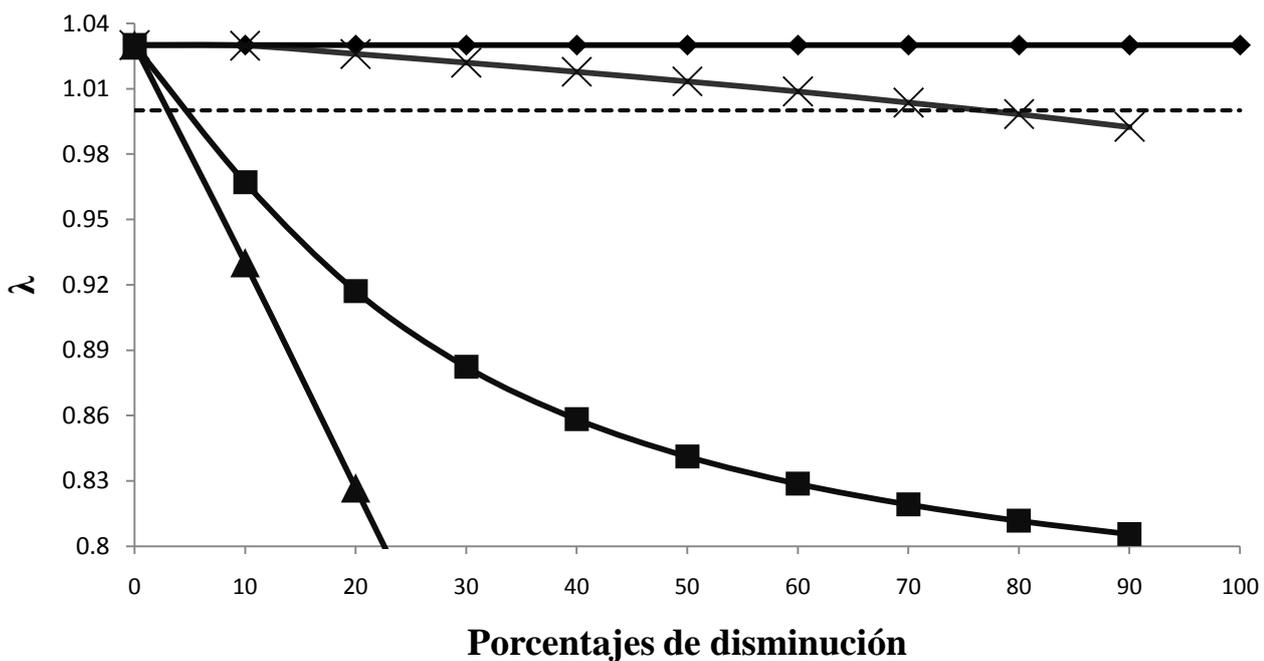
Tabla 11. Valores de elasticidades por proceso demográfico y categoría de desarrollo para la población estudiada de *Ambystoma altamirani*.

Proceso demográfico		Categoría	
Fecundidad	0.034	Huevos y recién eclosionados	0.034
Crecimiento	0.103	Juveniles 1	0.093
Permanencia	0.862	Juveniles 2	0.123
–	–	Adultos	0.750

5.5 Simulaciones sobre las tasas vitales

En los ejercicios de simulación en los que las tasas vitales (permanencia, crecimiento y fecundidad por categoría de estadio) fueron disminuidas en diferentes porcentajes (decrementos consecutivos de 10% hasta 90%), se observó que la única fase del ciclo de vida cuyo decremento tendría un impacto drástico en λ es la permanencia de los adultos (Figura 4). Una simple disminución del 10% en este proceso demográfico provocaría que la λ disminuyera por debajo de la unidad ($\lambda = 0.967$). En contraste, para obtener una tasa de crecimiento poblacional < 1 ($\lambda = 0.998$) sería necesario disminuir en 80% los valores de las otras tasas vitales. Cuando se disminuyen todas las tasas vitales simultáneamente, un pequeño decremento del 10% resulta en una $\lambda = 0.93$. De hecho, este último escenario resulta en la disminución más notoria de la tasa finita de crecimiento poblacional (Figura 4).

Figura 4. Simulaciones de extracción en las tasas vitales en la población de *Ambystoma altamirani*. Donde: $\diamond = \lambda$ observada = 1.033, \blacktriangle = tasas vitales en conjunto, \blacksquare = permanencia de adultos, \times = todas las tasas vitales restantes. La línea punteada representa a $\lambda = 1$.



6. Discusión

6.1 Tasas de fecundidad

Los resultados del trabajo de campo con la población de *A. altamirani* en el río Magdalena, muestran la presencia de dos eventos reproductivos (en agosto y diciembre). Este dato es novedoso, puesto que de acuerdo con lo anteriormente reportado para esta especie, su ciclo de vida sólo presentaba un evento reproductivo durante el mes de diciembre (Uribe-Peña *et al.* 1999).

Por otro lado, el hecho de que se observaron eventos reproductivos (*i.e.*, oviposición) únicamente en hembras transformadas podría ser un indicativo de que la especie presenta un ciclo reproductivo que se completa con la presencia de metamorfosis. En otras palabras, es probable que las hembras que no han perdido los caracteres larvarios no sean fisiológicamente capaces de reproducirse aún. La anterior clasificación de esta especie como paedomórfica facultativa (Armstrong y Malacinski 1989) estuvo basada sólo en la observación de puestas y sin algún registro directo de eventos reproductivos en organismos con caracteres larvarios. Sin embargo, el tamaño de muestra en este trabajo ($n = 16$ hembras de las cuáles sólo 8 que habían sufrido metamorfosis produjeron huevos) es reducido para concluir que no existe paedomorfosis facultativa en *A. altamirani*; por lo que no podemos descartar que simplemente no se capturaron hembras ya reproductivas y que aún conservaran las características larvarias o bien que se encontraran bajo estrés. Es recomendable realizar estudios posteriores acerca de la reproducción de esta especie para comprobar de manera más rigurosa (el resultado obtenido de que estos organismos sólo se reproducen una vez que han completado la metamorfosis) en contraste con otras especies relacionadas como *A. mexicanum* que exhibe una clara paedomorfosis (Armstrong y Maenlacinski 1989; Voss y Shaffer 1997).

El tamaño de puesta promedio encontrado en el laboratorio (promedio de huevos por hembra = 10.4) es un dato nuevo sobre la historia natural de *Ambystoma altamirani*, puesto que dicho valor no ha sido reportado con anterioridad. Por otro lado se puede observar que el tamaño de puesta de *A.*

altamirani es contrastante con el de especies como *A. leorae* ajolote que produce puestas de aproximadamente 40 huevos (Vega-López y Álvarez-Solórzano 1993) o *A. mexicanum* que exhibe un tamaño de puesta de alrededor de 500 a 1000 huevos (Marín-Martínez 2007). Esto se puede deber a que *A. mexicanum* tiene una talla promedio mayor que *A. altamirani* y en anfibios como en reptiles puede existir una relación positiva entre el tamaño de la hembras y el número de huevos o crías que producen (Blueweiss 1978; Ford y Seigel 1989; Wiebe y Bortolotti 1995; Clobert *et al.* 1998; Marín-Martínez 2007). En otras palabras, las puestas grandes de *A. mexicanum* en comparación con la de *A. altamirani* pueden explicarse simplemente por su diferencia de tamaños. Además, los anfibios de altas latitudes-altitudes tienden a tener baja producción de huevos y talla a la madurez pequeña (Morrison y Hero 2003) lo cual parece observarse en *A. altamirani* en el río Magdalena en contraste con *A. mexicanum* el cual se encuentra a más bajas latitudes-altitudes con un tamaño corporal mayor y alta producción de huevos. Por otro lado el hábitat donde habita *A. altamirani* podría tener poca disponibilidad de recursos, depredación reducida y una mayor competencia en comparación con el ambiente en el que habita *A. mexicanum*. Todos estos factores favorecerían menos huevos en *A. altamirani* (Stearns 1992).

6.2 Estimaciones de supervivencias

La tasa de supervivencia es diferente entre juveniles 1, juveniles 2 y adultos. Al igual que en otros organismos, existe una menor supervivencia en los estadios más jóvenes de *A. altamirani* (Tablas 6 y 7; Spinage 1972; Magrath 1997; Marcella 1998). De hecho, cuando son huevos y larvas recién eclosionadas, su probabilidad de sobrevivir es muy pequeña ($\phi_{\text{huevos y recién eclosionados}} = 0.078$) y va incrementándose conforme aumentan de tamaño. La alta mortalidad en fases tempranas del ciclo de vida puede deberse a que estas categorías se encuentran más indefensas ante los depredadores, a que son más susceptibles a cambios en el ambiente y/o a que son más vulnerables a las enfermedades (Cortwright y Nelson 1990; Tyler *et al.* 1998, Blaustein y Kiesecker 2005). Por otro lado, como también se ha documentado en otros anfibios, la denso-dependencia en estos estadios podría estar

afectando directamente su supervivencia (Scott 1994; Boone 2005; Govindarajulu *et al.* 2005). Cabe señalar, que otra fuente de mortalidad en las larvas podría ser el canibalismo, puesto que en el campo se observó a un adulto comiéndose un par de larvas.

En comparación con los estadios juveniles, los adultos pueden llegar a experimentar tasas de supervivencia mayores debido a una mejor capacidad para evitar la depredación. También, es posible que los individuos adultos tengan la capacidad de responder ante un cambio en el ambiente a partir de salidas del ambiente acuático al terrestre principalmente para la obtención de alimento. Además, los estadios reproductivos pueden tener mejores posibilidades de resistir cambios en el ambiente (incluidas amenazas por infecciones) y una mayor capacidad para adquirir recursos (Ricklefs 2000; Willemsen y Hailey 2001). De hecho, la tasa de supervivencia anual de los adultos ($\phi = 0.986$) es notablemente alta en comparación con la de los adultos de otras especies del género *Ambystoma*. Por ejemplo, *A. californiense* experimenta supervivencias promedio de 0.5 y 0.6 en adultos hembras y machos, respectivamente (Trenham *et al.* 2000). Otros casos importantes en los cuales las supervivencias de los adultos tienen valores menores que las observadas en *A. tigrinum* cuya probabilidad de supervivencia anual es de 0.80 (Trenham y Shaffer 2005) y *A. mexicanum*, con 0.0526 (Zambrano *et al.* 2007), el cual es drásticamente más bajo que en *A. altamirani*. Las tasas de supervivencia altas observadas en la población estudiada de *A. altamirani* podrían estar explicadas por la ausencia de otros organismos en la parte alta del río Magdalena, al no registrarse otras especies de anfibios o peces (Anónimo, 2008) con los cuales compitan ya sea por recursos o por espacio. Adicionalmente, es posible que el número de depredadores potenciales para estos ajolotes sea relativamente bajo en este bosque templado de alta elevación (3300 msnm) puesto que, por lo general, se observa una disminución de la biodiversidad (y aquí se incluyen posibles depredadores de anfibios) conforme aumenta la altitud y/o latitud (Pianka 1966; Wake 1987; Pough *et al.* 2001).

Cabe señalar que las diferencias en la tasa de supervivencia adulta entre *A. altamirani* y *A. mexicanum* (0.986 y 0.0526; respectivamente) podrían explicar, al menos potencialmente, las

diferencias en la fecundidad. Especies o poblaciones que experimentan alta mortalidad, como *A. mexicanum* tiende a evolucionar altas fecundidades para compensar la mortalidad. Por otro lado, especies o poblaciones que experimentan baja mortalidad, como *A. altamirani*, tienden a evolucionar baja fecundidad (Prowislowy y Harvey 1990; Charnov 1990. 1991).

Entre los modelos que fueron puestos a prueba con el programa MARK, aquel con un efecto de la temporalidad sobre las tasas de supervivencia ($\phi(t) p(g)$) tuvo un apoyo insignificante en los datos de marcaje y recaptura ($w = 0.00032$). Este resultado sugiere que no hay diferencias entre los diferentes meses que comprendió el periodo de estudio en la probabilidad de sobrevivir de estos organismos. Esto se puede deber a que la zona de estudio es un río permanente, cuya temperatura tiende a ser constante, y por ende permite que algunas de las condiciones más relevantes en este microambiente no sufran cambios temporales drásticos. En anfibios, la supervivencia se puede ver afectada no sólo por el estadio en el que se encuentren sino también por los ambientes tan heterogéneos en los que se desarrollan. Por ejemplo, muchos anfibios se desarrollan en ambientes donde el periodo de lluvias se reduce a escasos meses y la supervivencia durante este periodo es muy distinta a la que experimentan en los meses secos (Altwegg y Heinz-Urlich 2003; Provenzano y Boone 2009). En este sentido, la intensidad de mortalidad anual parece ser drásticamente diferente entre ambientes estacionales y temporales en comparación con ambientes permanentes (Berven 1990; Gould y Nichols 1998; Altwegg y Reyer 2003; Provenzano y Boon 2009). *Ambystoma altamirani* en el río Magdalena habita un ambiente relativamente permanente en el que durante todo el año el afluente de agua es constante. Es probable también que la disponibilidad de recursos no varíe notablemente durante el año y además no existe emigración de estos animales, lo cual implica menor gasto de energía y menor riesgo de depredación en comparación con anfibios con alta movilidad (Gould y Nichols 1998; Altwegg y Reyer 2003).

6.3 Dinámica poblacional

Considerando las amenazas potenciales sobre la población de *Ambystoma altamirani* en el río Magdalena, las cuales incluyen el crecimiento de la mancha urbana, la contaminación, el cambio de uso de suelo y la potencial presencia del hongo Bd en esta población (Longcore *et al.* 1999; Lips *et al.* 2006; Anónimo 2008), se esperaba que la dinámica de esta población tuviera una tendencia hacia el declive con valores de la tasa finita de crecimiento poblacional por debajo de la unidad. Sin embargo, a partir del análisis demográfico para el periodo de enero de 2007 a agosto de 2008, aparentemente la población presenta una dinámica poblacional estable con una tasa finita de crecimiento que no es significativamente diferente de la unidad ($\lambda = 1.03 \pm 0.056$). Esto podría sugerir que estos factores de riesgo aún no han perturbado la zona de estudio y, por lo tanto, no han afectado aún a *A. altamirani*. Posiblemente entonces el microambiente en el que se encuentran estos ajolotes, en términos de la calidad del agua del río Magdalena (Ezcurra *et al.* 2006), es lo suficiente saludable para mantener la dinámica poblacional estable. Esto contrasta mucho con otro ajolote de alta importancia cultural para nuestro país: *A. mexicanum*, cuyo hábitat ha sido deteriorado por la contaminación y la introducción de especies y que actualmente exhibe tendencias poblacionales negativas (Zambrano *et al.* 2007). Debido a que los anfibios han demostrado ser buenos indicadores de la calidad del ambiente (Hecnar y M'Closkey 1996; Hartwell y Olliver 1998; Niemi y MacDonald 2004), la aparente estabilidad demográfica de *A. altamirani* en el río Magdalena sugiere que este sistema fluvial, al menos en sus partes altas, se encuentra aún en buen estado de conservación (Anónimo 2008).

Sin embargo, estos resultados indican una potencial estabilidad poblacional en el comportamiento de la población de *A. altamirani* para el periodo comprendido entre enero de 2007 y agosto de 2008; por lo que puede existir la probabilidad de que el presente estudio haya coincidido con un periodo favorable, donde las condiciones ambientales fueron lo suficientemente benéficas como para encontrar tasas relativamente altas de fecundidad y supervivencia. Es probable que la población experimente condiciones variables entre años, lo cual genera fluctuaciones demográficas.

De hecho, la diferencia significativa que se encontró entre la estructura poblacional observada y aquella proyectada por el modelo matricial ($\chi^2_3 = 82.25$, $P < 0.0001$) sugiere que la población experimenta fluctuaciones numéricas año con año (Caswell 2001; Zúñiga-Vega *et al.*, 2007, 2008). Se ha documentado en una gran diversidad de taxa, que el comportamiento demográfico es considerablemente variable a lo largo del tiempo, como respuesta a variaciones en diversos factores bióticos y abióticos (Tuljapurkar 1990; Inchausti y Halley 2003; Boyce *et al.* 2006). Cabe entonces la posibilidad de que en otros años la dinámica de la población estudiada de *A. altamirani* presente valores de la tasa de crecimiento poblacional por debajo de la unidad. Se ha argumentado que muchas especies distribuidas en zonas de altas altitudes experimentan diversos procesos de extinción; aparentemente entre las especies más vulnerables se encuentran aquellas que están asociadas a arroyos, como es el caso de *A. altamirani* (Lips 1999; Young *et al.* 2001). Por lo tanto, para tener una visión más completa de la dinámica poblacional a largo plazo de *A. altamirani* es indispensable su monitoreo en una mayor escala temporal.

Los factores de riesgo que amenazan la población de *Ambystoma altamirani* en el río Magdalena pueden crecer o hacerse presentes. Particularmente el Bd, que es una enfermedad que puede acabar rápidamente con las poblaciones de anfibios (Berger *et al.* 1999; Lips *et al.* 2006), por lo que es un peligro que no puede descartarse y debe monitorearse o estudiarse. Se han encontrado individuos de *A. altamirani* localizados en la reserva ecológica de la mariposa monarca infectados con este hongo (Frías-Álvarez *et al.* 2008). Además, el Bd se ha registrado en muchas especies de anfibios de otros estados de la República Mexicana, como es el caso de Oaxaca, Puebla y Chiapas (Santos-Barrera 2004; Lips *et al.* 2004; Frías-Álvarez 2008). De esta manera existen altas probabilidades de que este hongo pueda llegar a presentarse en la localidad de estudio.

El análisis de elasticidad mostró que la fase del ciclo de vida que realizó la mayor contribución al crecimiento poblacional en esta población de *A. altamirani* fue la permanencia del estadio adulto. Este tipo de patrón, en el que la mayor contribución relativa a la persistencia

demográfica se centra en la supervivencia (sin crecimiento) de los organismos más grandes y/o más viejos, se ha relacionado con poblaciones con tendencias negativas y en las que existe estabilidad demográfica (Doak *et al.* 1994; Contreras y Valverde 2002; Schaub *et al.* 2006) como es el caso de *A. altamirani* en el río Magdalena ($\lambda = 1.033$).

Debido a que las elasticidades permiten estimar el impacto de cambios en las tasas vitales sobre λ , permiten entonces identificar las fases del ciclo de vida en las cuales deberían centrarse los esfuerzos de conservación (Caswell 2000). Es decir, las entradas de la matriz de transición poblacional con altas elasticidades, son tasas vitales con un alto efecto sobre λ . Los resultados que se obtuvieron aquí indican que cualquier acción que asegure la supervivencia de los adultos en el río Magdalena (que fue la tasa vital con mayor elasticidad; Tabla 9) tendrá un impacto significativamente mayor en comparación con la protección de los otros estadios del ciclo de vida. Este resultado tiene un alto sentido intuitivo, puesto que son los adultos quienes experimentan alta probabilidad de sobrevivir y además producen huevos.

El resultado anterior de ninguna manera significa que se deba descartar el cuidado de las demás fases del ciclo de vida (huevos y recién eclosionados, juveniles 1 y 2) ya que también juegan un papel importante dentro de la dinámica poblacional de *A. altamirani*. La falta o la disminución numérica en estas fases del ciclo de vida afectaría significativamente la capacidad de reclutamiento hacia la fase adulta (Caswell 2000; de Kroon *et al.*, 2000). El análisis de elasticidad simplemente sugiere que cualquier acción que incremente la permanencia de los adultos aumentará de manera más rápida la tasa de crecimiento poblacional en comparación con acciones enfocadas en otras fases del ciclo de vida.

6.4 Simulaciones de extracción

La tasa finita de crecimiento poblacional de *Ambystoma altamirani* en el río Magdalena, sugiere que su dinámica poblacional es estable. Sin embargo, las simulaciones de disminución sobre las tasas vitales muestran que bajo escenarios que incluyen una posible escasez de recursos, pérdida de hábitat, la presencia del hongo Bd, etc., una mínima disminución en la permanencia de los adultos del 10% es suficiente para que la población muestre tendencias de declive de acuerdo con valores de $\lambda < 1$ (Figura 4). Lo anterior demuestra que la población puede llegar a presentar procesos de disminución con un pequeño disturbio en esta tasa vital; por ejemplo, la introducción de especies exóticas como la trucha o la perturbación de su microhábitat. Esta disminución en λ se acentúa aún más cuando se simula una disminución conjunta del 10% de todas las tasas. Este escenario resulta en un declive poblacional muy marcado (Figura 4). De hecho, este escenario representa un poco más a la realidad puesto que de haber un cambio en las condiciones bióticas o abióticas, afectaría a todos los estadios del ciclo de vida de *A. altamirani* y no sólo a los adultos. En síntesis, una $\lambda = 1.03$ no asegura que la población se encontrará estable en los siguientes años, y menos aún cuando el incremento de la mancha urbana, el cambio de uso de suelo, la contaminación del agua y la posible presencia de Bd, podrían ocurrir en un futuro inmediato.

7. Conclusiones

- La tasa de supervivencia es muy baja en los huevos y recién eclosionados, aumenta en los estadios juveniles y llega a un máximo de alrededor de 0.986 ± 0.0398 en el estadio reproductivo.
- La población aparentemente presenta una estabilidad en su tasa de crecimiento ($\lambda = 1.03 \pm 0.056$) que puede deberse al buen estado de conservación de la parte alta del río Magdalena.
- Como primer paso en la conservación de esta población, se sugiere el cuidado del estadio adulto, pues es el que más contribuye a la permanencia de la población. Sin embargo, esto no implica que los otros estadios deban descuidarse.
- Puesto que disminuir la supervivencia en sólo un 10% resultaría en una tasa de crecimiento poblacional menor a la unidad, no se sugiere la extracción de ningún tipo (por ejemplo para consumo humano o para mascotas),
- Se sugieren el seguimiento demográfico de la población a mediano y largo plazo para un mejor entendimiento de su dinámica.
- Se propone que la población estudiada de *A. altamirani* en el río Magdalena que aparentemente se encuentra demográficamente estable, sea considerada como un foco de conservación para la especie.

8. Lectura citada

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma amblycephalum*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma andersoni*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México. Bases de datos SNIBCONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma bombypellum*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma dumerilii*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México. Bases de datos SNIBCONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma flavipiperatum*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma granulorum*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de

Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México.
Bases de datos SNIBCONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma lermaense*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México.
Bases de datos SNIBCONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma ordinarium*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México.
Bases de datos SNIBCONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma taylori*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México.
Bases de datos SNIBCONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma tigrinum*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México.
Bases de datos SNIBCONABIO. Proyecto W035. México. D. F.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma velasci*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México.
Bases de datos SNIBCONABIO. Proyecto W035. México, D. F.

Akaike, H. 1973, Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in: B.N. Petrov and F. Csaki, eds., 2nd international symposium on information theory (Akademiai Kiado, Budapest).

Aldrich, J. 1997. R. A. Fisher and the making of maximum likelihood. *Statistical Science* 12: 162-176.

Alford, R. A., P. M. Dixon y Pechmann, J. H. 2001. Global amphibian population declines. *Nature* 412: 499-500.

Altwegg, R y R. Heinz-Urlich 2003. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution* 57: 872-882.

Anderson, J. D. 1972. Embryonic temperature tolerance and rate of development in some salamanders of the genus *Ambystoma*. *Herpetologica* 28: 126-130.

Andreone, F., J. E. Cadle, N. Cox, F. Glaw, R. A. Nussbaum, C. J. Raxworthy, S. N. Stuart, D. Vallan y M. Vences 2005. Species review of amphibian extinction risks in Madagascar: Conclusions from the global amphibian assessment. *Conservation Biology* 19: 1790-1802.

Ankley, G. T., S. J. Degitz, S. A. Diamond y J. E. Tietge 2004. Assessment of environmental stressors potentially responsible for malformations in North American anuran amphibians. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 58:7-16.

Armstrong, J. B. y G. M. Malacinski 1989. *Developmental biology of the axolotl*. Oxford University Press.

Barinaga, M. 1990. Where have all the froggies gone? *Science* 2: 1033-1034.

Beneski, Jr. J. T., E. J. Zalisko y J. H. Larsen, Jr. 1986. Demography and migratory patterns of the eastern long-toed salamander, *Ambystoma macrodactylum columbianum*. *Copeia* 1986: 398-408.

Berger, L., R. Speare, P. Daszak, D. E. Green, A. A. Cunningham, C. L. Goggin 1998. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 9031-9036.

Berven, K. A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the Wood Frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71: 1599-1608.

Biek, R., W. C. Funk, B. A. Maxell y L. S. Mills 2002. What is missing in amphibian decline research: Insights from ecological sensitivity analysis. *Conservation Biology* 16: 728-734.

Blaustein, A. R. y D. B. Wake 1990. Declining amphibian populations: A global phenomenon? *Trends in Ecology y Evolution* 5: 203-204.

Blaustein, A. R. y J. Kiesecker 2005. Complexity in conservation: Lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters* 5: 597-608.

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

Blaustein, A. R., J. M. Romansic, E. A. Scheessele, B. A. Han, A. P. Pessier, y J. E. Longcore 2005. Interspecific variation in susceptibility of frog tadpoles to the pathogenic fungus *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Conservation Biology* 19: 1460-1468.

Blaustein, A. R. y J. M. Kiesecker 2002. Complexity in conservation: Lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters* 5: 597-608.

Blueweiss, L., H. Fox, V. Kudzma, D. Nakashima, R. Peters, y S. Sams 1978. Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia* 37: 257-272.

Boone, M. D. 2005. Juvenile frogs compensate for small metamorph size with terrestrial growth: Overcoming the effects of larval density and insecticide exposure. *Journal of Herpetology* 39: 416-423.

Bosch, J. 2003. Nuevas amenazas para los anfibios: enfermedades emergentes. *MUNIBE* 16: 55-71.

Bosch, J., P. A. Rincón, L. Boyero y I. Martínez-Solano 2006. Effects of introduced salmonids on a montane population of Iberian frogs. *Conservation Biology* 20:180-189.

Boyce, M. S., C. V. Haridas y C. T. Lee 2006. Demography in an increasingly variable world. *Trends in Ecology y Evolution* 21: 141-148.

Brandon, R. A. y R. G. Alting 1973. Eggs and small larvae of two species of *Ryacosiredon*. *Herpetologica* 29: 349-351.

Browne, R. K. y K. Zippel 2007. Reproduction and larval rearing of amphibians. *Institute for Laboratory Animal Research Journal* 48: 214-34.

Buckley, J. y T. J. C. Beebee 2004. Monitoring the conservation status of an endangered amphibian: The natterjack toad *Bufo calamita* in Britain. *Animal Conservation* 7: 221-228.

Burnham, K. P. y D. R. Anderson 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach 2da ed. Springer-Verlag, New York.

Bustamante, M. R. y S. R. Ron 2005. Cambios en la diversidad en siete comunidades de anuros en los andes de Ecuador. *Biotropica* 37: 180-189.

Cambell, H. W. y R. S. Simmons 1962. Notes on the eggs and larvae of *Rhyacoseridon altamirani* (Dugès). *Herpetologica* 18: 131-133.

Campbell E. H., R. E. Jung, J. D. Nichols y J. E. Hines 2005. Double-observer approach to estimating egg mass abundance of pool-breeding amphibians. *Wetlands Ecology and Management* 13: 305-320.

Cardwell, J. P. 1987. Demography and life history of two species of chorus frogs (Anura: Hylidae) in South Carolina. *Copeia* 1: 114-127.

Caswell, H. 1978. A general formula of the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14: 215-230.

Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology. *Ecology* 81:619-627.

Caswell, H. 2001. Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation. 2a edición. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Charnov, E. L. 1990. On evolution of age at maturity and the adult lifespan. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 139-144.

Charnov, E. L. 1991. Evolution of life history variation among female mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88: 1134-1137.

Clobert, J., T. Garland y R. Barbault 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: A test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolution Biology* 11: 329-364.

Collins, J. y A. Storfer 2003. Global amphibian declines: Sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions* 9:89-98.

Conroy, S. D. y B. W. Brook 2003. Demographic sensitivity and persistence of the threatened
wie-and orange-bellied frog of Western Australia Population Ecology 45:105-114.

Contreras, C. y T. Valverde 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus
(*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. Journal of Arid
Environments 51: 89-102.

Cook, D. G., P. C. Trenham, P. T., Northen 2006. Demography and breeding phenology of the
California tiger salamander (*Ambystoma californiense*) in an urban landscape. Northwestern Naturalist
87: 215-224.

Cortwright, S. A. y C. E. Nelson 1990. An examination of multiple factors affecting
community structure in an aquatic amphibian community. Oecologia 83: 123-131.

Crawford, J. A. y R. D. Semlitsch 2007. Estimation of core terrestrial habitat for stream-
breeding salamanders and delineation of riparian buffers for protection of biodiversity. Conservation
Biology 21: 152-158.

Crowder, L. B., D. T. Crouse, S. S. Heppell y T. H. Martin 1994. Predicting the impact of
turtle excluder devices on loggerhead sea turtle populations. Ecological Applications 4: 437-445.

Davis, A. K., M. J. Yabsley, M. K. Keel y J. C. Maerz 2007. Discovery of a novel alveolate
pathogen affecting southern leopard frogs in Georgia: Description of the disease and host effects.
EcoHealth 4: 310-317.

de Kroon, H., A. Plaisier, and J. van Groenendael 1987. Density-dependent simulation of the
population dynamics of a perennial grassland species, *Hypochaeris radicata*. Oikos 50: 3-12.

de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael y H. Caswell 1986. Elasticity; the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.

de Kroon, H., J. van Groenendael y J. Ehrle'n 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.

de Maynadier, P. G., M. L. Hunter Jr. 1999. Forest canopy closure and juvenile emigration by pool-breeding amphibians in Maine. *The Journal of Wildlife Management* 63: 441-450.

Denoël, M. 2003. Effect of rival males on the courtship of paedomorphic and metamorphic *Triturus alpestris* (Amphibia: Salamandridae). *Copeia* 2003: 618-623.

Denoel, M., G. Dzukic y M. L. Kalezic 2005. Effects of widespread fish introductions on paedomorphic newts in Europe. *Conservation Biology* 19:162-170.

Díaz-Páez, H. y J. C. Ortiz 2003. Evaluación del estado de conservación de los anfibios en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 509-525.

Doak, D., P. Kareiva, y B. Klepetka 1994. Modeling population viability for the desert tortoise in the Western Mojave Desert. *Ecological Applications* 4: 446-460.

Docherty, D. E., C. U. Meteyer, J. Wang, J. Mao, S. T. Case y V. G. Chinchar 2003. Diagnostic and molecular evaluation of three iridovirus-associated salamander mortality events. *Journal of Wildlife Diseases* 39: 556-566.

Dodd, C. K. Jr. y B. S. Cade 1998. Movement patterns and the conservation of amphibians breeding in small, temporary wetlands. *Conservation Biology* 12: 331-339.

Donnelly, M. A. y C. Guyer 1994. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. *Oecología* 98: 291-302.

Duellman, W. y L. Trueb 1994. *Biology of amphibians*. Johns Hopkins, University Press. London.

Dugès, A. 1896. *Amblystoma altamirani*, A. Dug. *La Naturaleza* 2: 459-461.

Emerson, S. B. 1986. Heterochrony and frogs: The relationship of a life history trait to morphological form. *The American Naturalist* 127:16.

Ezcurra, E., M. Mazari, I. Pizanty y A. G. Aguilar 2006. La cuenca de México: Aspectos ambientales críticos y sustentables. Fondo de Cultura Económica: México.

Facultad de Ciencias-UNAM. "Propuesta de línea de acción para el Plan Maestro de la cuenca del río Magdalena: 1.1.6 Protección de flora y fauna." En *Plan Maestro de Manejo Integral y Aprovechamiento Sustentable de la Cuenca del río Magdalena*. SMA-GDF, UNAM, 2008, 58-60.

Flores-Villela; O. y L. Canseco-Márquez 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 30-31.

Fontúrbel, F., G. García, N. Brun, M. Ferrufino y R. Rocha 2003. Propuesta de producción sostenible de *Telmatobius culeus* (Anura: Leptodactylidae) en el lago Titikaka, mediante la implementación conjunta de un sistema de control de calidad ambiental. *Publicaciones Integrales*, La Paz 19-52.

Ford, N. B. y R. A. Seigel 1989. Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. *Herpetologica* 45: 75-83.

Freire, D., C. Fernández y F. Nogales 2006. Analysis of the presence of the fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* Bd. in the amphibian populations of 8 localities in the southern Ecuadorian Andes. *Lyonia* 9:7-18.

Frías-Álvarez, P., V. T. Vredenburg, M. Familiar-López, J. E. Longcore, E. González, G. Santos-Barrera, L. Zambrano, G. Parra-Olea 2008. Chytridiomycosis survey in wild and captive Mexican amphibians. *EcoHealth* 5:18-26.

Frost, D. R. 2008. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.2 (15 July, 2008). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, EUA.

Goin, O. B., C. J. Goin y K. Bachmann 1968. DNA and amphibian life history. *Copeia* 1968: 532-540.

Gotelli, N. J. 2008. *A Primer of Ecology* 4ed. Sinauer Associates, Inc. EUA.

Gould, W. R. y J. D. Nichols 1998. Estimation of temporal variability of survival in animal populations. *Ecology* 79: 2531-2538.

Govindarajulu, P., R. Altwegg y B. R. Anholt 2005. Matrix model investigation of invasive species control: Bullfrogs on Vancouver Island. *Ecological Applications* 15: 2161-2170.

Hall, R. J., E. J. Milner-Gulland y F. Courchamp 2008. Endangering the endangered: The effects of perceived rarity on species exploitation. *Conservation Letters* 1: 75-81.

Hamer, A. J. y M. J. Mahony 2007. Life history of an endangered amphibian challenges the declining species paradigm. *Australian Journal of Zoology* 55: 79-88.

Hartwell, H. W. y L. M. Olliver 1998. Stream amphibians as indicators of ecosystem stress: A case study from California's redwoods. *Ecological Applications* 8: 1118-1132.

Hayes, T. B., P. Case, S. Chui, D. Chung, C. Haeffele, K. Haston, M. Lee, V. P. Mai, Y. Marjua, J. Parker y M. Tsui 2006. Pesticide mixtures, endocrine disruption, and amphibian declines: Are we underestimating the impact? *Environmental Health Perspectives* 114: 40-50.

He, J. G., L. Lü, M. Deng, H. H. He, S. P. Weng, X. H. Wang, S. Y. Zhou, Q. X. Long, X. Z. Wang y S. M. Chan 2002. Sequence Analysis of the complete genome of an iridovirus isolated from the tiger frog. *Virology* 292: 185-197.

Hecnar, S. J. y R. T. M'Closkey 1996. Regional Dynamics and the Status of Amphibians. *Ecology* 77: 2091-2097.

Hels, T. y E. Buchwald 2001. The effect of road kills on amphibian populations. *Biological Conservation* 99: 331-340

Hernández-Apolinar, M., T. Valverde y S. Purata 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern México: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223: 139-151.

Hopkins, W. A. 2007. Amphibians as models for studying environmental change. *Institute for Laboratory Animal Research Journal* 48: 270-277.

Houlahan, J. E., C. S. Findlay, B. R. Schmidt, A. H. Meyer y S. L. Kuzmin 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404: 752-755.

Huacúz-Elías, D. C. 2001. Estado de conservación del género *Ambystoma* en Michoacán, México. Universidad Michoacán de San Nicolás Hidalgo, Universidad Nacional Autónoma de México, SEMARNAT. Morelia, Michoacán.

Inchausti, P. y J. Halley 2003. On the relation between temporal variability and persistence time in animal populations. *Journal of Animal Ecology* 72: 899-908.

IUCN 2006. 2006 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>. Bajado el 20 de agosto de 2006

Jean-Louis, A. 2004. *Conraua goliath*. In: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>. Bajado el 28 enero de 2009.

Johnson, J. B. y K. S. Omland 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.

Kelly, M. J., M. Karen Laurenson, C. D. FitzGibbon, D. A. Collins, S. M. Durant, G. W. Frame, B. C. R. Bertram y T. M. Caro 1998. Demography of the Serengeti cheetah (*Acinonyx jubatus*) population: the first 25 years. *Journal of Zoology* 244: 473-488.

Kiesecker, J. y A. Blaustein 1997. Influences of egg laying behavior on pathogenic infection on amphibian eggs. *Conservation Biology* 11: 214-220.

Lampo, M., C. Barrio-Amorós y B. Han 2006. *Batrachochytrium dendrobatidis* infection in the recently rediscovered *Atelopus mucubajiensis* (Anura, Bufonidae), a critically endangered frog from the Venezuelan Andes. *EcoHealth* 3: 299-302.

Laurila, A., S. Karttunen y J. Merilä 2002. Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations. *Evolution* 56: 617-627.

Lebreton, J. D., K. P. Burnham y J. Clobert y D. R. Anderson 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: A unified approach whit case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118.

Lemos-Espinal, J. A. 2003. *Ambystoma rosaceum*. Fichas diagnósticas para 10 especies de anfibios y reptiles mexicanos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W002. México. D.F.

Lemos-Espinal, J. A. 2003. *Rhyacosideron altamiranoi*. Fichas diagnosticas para 10 especies de anfibios y reptiles mexicanos. Facultad de estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Base de datos SNBI-CONABIO. Proyecto W002. México D. F.

Lemos-Espinal, J. A. 2003. *Rhyacosiredon leorae*. Fichas diagnósticas para 10 especies de anfibios y reptiles mexicanos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W002. México. D.F.

Lemos-Espinal, J. A. 2003. *Rhyacosiredon rivularis*. Fichas diagnósticas para 10 especies de anfibios y reptiles mexicanos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W002. México. D.F.

Lemos-Espinal, J. A. 2003. *Rhyacosiredon zempoalensis*. Fichas diagnósticas para 10 especies de anfibios y reptiles mexicanos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W002. México. D.F.

Lemos-Espinal, J. A., R. I. Rojas-González y J. J. Zúñiga-Vega 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. CONABIO. México

Lemos-Espinal, J.A., G. R. Smith, R. E. Ballinger, y A. Ramírez-Bautista 1999. Status of protected endemic salamanders (*Ambystoma* : Ambystomatidae: Caudata) in the transvolcanic belt of México. British Herpetological Society Bulletin 68: 1-4.

Licht, L. E. y J. P. Bogart 1989. Growth and sexual maturation in diploid and polyploid salamanders (genus *Ambystoma*). Canadian Journal of Zoology 67: 812-818.

Lips, K. R. 1999. Mass mortality of the anuran fauna at an upland site in Panamá. *Conservation Biology* 13:117-125.

Lips, K. R., F. Brem, R. Brenes, J. D. Reeve, R. A. Alford, J. Voyles, C. Carey, L. Livo, A. P. Pessier y J. P. Collins 2006. Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *PNAS* 103: 3165-3170.

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

Longcore, J. E., A. P. Pessier y D. K. Nichols 1999. *Batrachochytrium Dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycological Society of America* 91: 219-227.

Magrath, R. D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the lackbird, *Turdus merula*. *The Journal of Animal Ecology* 60: 335-351.

Maldonado-Koerdell, M. 1947. Notas anfibiologicas. Observaciones sobre algunos anfibios de la Cuenca de México. *Revista de la sociedad Mexicana de Historia Natural* 8: 229-242.

Marín-Martínez, A. I. 2007. Preferencia de plantas para la oviposición del ajolote *Ambystoma mexicanum* en condiciones de laboratorio. Tesis Licenciatura, UNAM. Facultad de Ciencias. México.

Marsh, D. M. 2001. Fluctuations in amphibian populations: A meta-analysis. *Biological Conservation* 101: 327-335.

Matías-Ferrer, N. 2006. Diferenciación genética y sistemática de las especies *Ambystoma altamiranoi*, *A. leorae*, *A. rivulare* y *A. zempoalense*. Tesis de Maestría, UNAM. Instituto de Biología México.

Mesterton-Gibbons, M. 1993. Why demographic elasticities sum to one: A postscript to de Kroon *et al.* *Ecology* 74: 2467-2468.

Miaud, C., R. Guyétant y J. Elmberg 1999. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): A literature review and new data from the French Alps. *Journal of Zoology* 249: 61-73.

Morrison, C. y H. Jean-Marc 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: A review. *Journal of Animal Ecology* 72: 270-279.

Niemi, G. J. y M. E. McDonald 2004. Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35:89-111.

Palis, J. G. 1997. Breeding migration of *Ambystoma cingulatum* in Florida. *Journal of Herpetology* 31: 71-78.

Paton, P. W. C. y W. B. Crouch 2002. Using the phenology of pond-breeding amphibians to develop conservation strategies. *Conservation Biology* 16: 194-204.

Pechmann, J. H., D. E. Scott, R. D. Semlitsch, J. P. Caldwell y J. W. Gibbons 1991. Declining amphibian populations: The problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science* 253: 892-895.

Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *The American Naturalist* 100: 33-46.

Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky, and K. D. Wells 2001. *Herpetology* 2da. Ed. Prentice Hall: New Jersey.

Promislow, D. E. L. y P. H. Harvey 1990. Living fast and dying young: A comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220: 417-437.

Provenzano, S. E. y M. D. Boone 2009. Effects of density on metamorphosis of bullfrogs in a single season. *Journal of Herpetology* 43: 49-54.

Pyke, C. 2005. Assessing suitability for conservation action: Prioritizing interpond linkages for the California tiger salamander. *Conservation Biology* 19: 492-503.

Rachowicz, L. J., J. M. Hero, R. A. Alford, J. W. Taylor, J. A. T. Morgan, V. T. Vredenburg, J. P. Collins y C. J. Briggs 2005. The novel and endemic pathogen hypotheses: Competing explanations for the origin of emerging infectious diseases of wildlife. *Conservation Biology* 19:1441-1448.

Really, S. M. y R. A. Brandom 1994. Partial paedomorphosis in the Mexican stream ambystomatids and the taxonomic status of the genus *Ryacosiredon* Dunn. *Copeia* 1994: 656-662.

Ricklefs, R. E. 2000. Intrinsic aging-related mortality in birds. *Journal of Avian Biology* 31: 103-111.

Riley, S. P. D., G. T. Busteed, L. B. Kats, T. L. Vandergon, L. F. S. Lee, R. G. Dagit, J. L. Kerby, R. N. Ficher y R. M. Sauvajot 2005. Effects of urbanization on the distribution and abundance of amphibians and invasive species in southern California streams. *Conservation Biology* 19: 1894-1907.

Roff, D. A. 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associate, Inc., Sunderland, Mass.

Ross, A. A. y J. Stephen 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 133-165.

Rothermel, B. B. y R. D. Semlitsch 2006. Consequences of forest fragmentation for juvenile survival in spotted (*Ambystoma maculatum*) and marbled (*Ambystoma opacum*) salamanders. Canadian Journal of Zoology 84: 797-807.

Rowe, C. L. y W. A. Dunson 1994. Impacts of hydroperiod on growth and survival of larval amphibians in temporary ponds of Central Pennsylvania, USA. Oecología 102: 397-403.

Rowe, L. y D. Ludwig 1991. Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: Time constraints and variation. Ecology 72: 413-427.

Rowley, J. J. y R. A. Alford 2007. Behaviour of Australian rainforest stream frogs may affect the transmission of chytridiomycosis. Dis Aquat Organ 13:1-9.

Rubbo, M. J y J. M. Kiesecker 2005. Amphibian breeding distribution in an urbanized landscape. Conservation Biology 19: 504-511.

Rustigian, H. L., M. V. Santelmann y N. H. Schumake 2004. Assessing the potential impacts of alternative landscape designs on amphibian population dynamics. Landscape Ecology 18: 65-81.

Santos-Barrera, G. 2004. Enfermedades infecciosas en poblaciones de anfibios. Biodiversitas 56: 1-6.

Schaub, M., B. Ullrich, G. Knotzsch, P. Albrecht y C. Meisser 2006. Local population dynamics and the impact of scale and isolation: A study on different little owl populations. Oikos 115: 389-400.

Schmidt, B. R., R. Feldmann y M. Schaub 2005. Demographic processes underlying population growth and decline in *Salamandra salamandra*. Conservation Biology 19: 1149-1156.

Scott D. S., M. J. Rubio, V. R. Townsed, Jr. y C. C. Swart 2002. Intra-and interespecific characterizations of burrow use and defence by juvenile *Ambystomatid* salamander. *Herpetologica* 58: 422- 429.

Scott, D. E. 1994. The effect of larval density on adult demographic traits in *Ambystoma opacum*. *Ecology* 75: 1383-1396.

Semlitsch, R. D. 1998. Biological delineation of terrestrial buffer zones for pond-breeding salamanders. *Conservation Biology* 12: 1113-1119.

Semlitsch, R. D. 2000. Principles for management of aquatic-breeding amphibians *The Journal of Wildlife Management* 64: 615-631.

Semlitsch, R. D. 2001. Critical Elements for biologically based of recovery plans of aquatic-breeding amphibians. *Conservation Biology* 166: 19-629.

Semlitsch, R. D., D. E. Scott y J. H. K. Pechmann 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 69: 184-192.

Semlitsch, R. D., T. J. Ryan, K. Hamed, M. Chatfields, B. Drehman, N. Pekarek, M. Spath, A. Watlands 2007. Salamander abundance along road edges and within abandoned logging roads in appalachian forests. *Conservation Biology* 21:159-167.

Shaffer, H. B. 1984. Evolution in a paedomorphic lineage I. An electrophoretic analysis of the Mexican *Ambystomatid* salamanders. *Evolution* 38: 1194-1206.

Shaffer, H. B. y M. L. McKnight 1996. The Polytypic species revisited: Genetic differentiation and molecular phylogenetics of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum* (Amphibia: Caudata) complex. *Evolution* 50: 417-433.

Shauna, J. y T. Grubb Jr. 2006. Effects of the interaction between genetic diversity and UV-B radiation on wood frog fitness. *Conservation Biology* 20: 802-810.

Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, A. Mendoza 1993. Comparative plant demography relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *The Journal of Ecology* 81: 465-476.

Simon N. S., J. S. Chanson, N. A. Cox, B. E. Young, A. S.L. Rodriguez, D. L., Fischman y R. W. Waller 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.

Smith, D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68: 344-350.

Spinage, C. A. 1972. African ungulate life tables. *Ecology* 53: 645-652.

Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.

Taylor, B. E. y D. E. Scott 1997. Effects of larval density dependence on population dynamics of *Ambystoma opacum*. *Herpetologica* 53: 132-145.

Travis, J. R. y R. D. Semlitsch 1998. Intraespecific heterochony and life history evolution: Decoupling somatic and sexual development in a facultatively paedomorphic salamander. *Evolution* 95: 5643-5648.

Trenham, M. C. y H. B. Shaffer 2005. Amphibian upland habitat use and its consequences for population viability. *Ecological applications* 15: 1158-1168.

Trenham, P. C. y H. B. Shaffer 2005. Amphibian upland habitat use and its consequences for population viability. *Ecological applications* 15: 1158-1168.

Trenham, P. C., H. B. Shaffer, W. D. Koenig y M. R. Stromberg 2000. Life history and demographic variation in the California tiger salamander (*Ambystoma californiense*). *Copeia* 365-377.

Trenham, P. C., W. D. Koenig y H. B. Shaffer, 2001. Spatially autocorrelated demography and interpond dispersal in the salamander *Ambystoma californiense*. *Ecology* 82: 3519-3530.

Tuljapurkar, S. 1990. Population dynamics in variable environments, lecture notes in biomathematics. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.

Tyler, T. J., W. J. Liss, R. L. Hoffman y L. M. Ganio 1998. Experimental analysis of trout effects on survival, growth, and habitat use of two species of Ambystomatid salamanders. *Journal of Herpetology* 32: 345-349.

Uribe-Peña, Z., A. Ramírez-Bautista y G. Casas-Andreu 1999. Anfibios y reptiles de la Serranía del Distrito Federal, México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cuadernos 32: 19.

Van Devender, T. R. 1973. Populations of *Ambystoma tigrinum* and *A. rosaceum* in Chihuahua, México. *Journal of Arizona Academy of Science* 8: 1.

Van Devender, T. R. y C. H. Lowe 1977. Amphibians and Reptiles of Yepómera, Chihuahua, México. *Journal of Herpetology* 11: 1.

van Groenendael, J., H. de Kroon, and H. Caswell 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and evolution* 3: 264-269.

Vanesh, J. R. y O. de la Cruz 2002. Complex life cycles density dependence: Assessing the contribution of egg mortality to amphibian declines. *Oecologia* 133: 325-333.

Vega-López, A. A. y T. Álvarez- Solórzano 1993. Apuntes sobre la variación, biología y poblaciones de ajolote de montaña *Rhyacosideron leorae* (Amphibia: Ambystomatidae) de Río Frío, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México 38: 129-137.

Vesely, D.G. y W. C. McComb 2002. Salamander abundance and amphibian species richness in riparian buffer strips in the Oregon Coast Range Source. Forest Science 48: 291-297

Vonesh, J. R. y J. C. Buck 2007. Pesticide alters oviposition site selection in gray treefrogs. Oecologia 154: 219-26.

Voss, R. S. y H. B. Shaffer 1997. Adaptive evolution via a major gene effect: Paedomorphosis in the Mexican axolotl. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 94: 14185-14189.

Voss, S. R. y J. J. Smith 2005. A major-effect quantitative trait locus contributes to discrete and continuous variation for metamorphic timing. Genetics 170: 275-281.

Wake, D. B. 1987. Adaptive radiation of salamanders in Middle American cloud forests. Annals of the Missouri Botanical Garden 74: 242-264.

Wake, D. B. 1991. Declining amphibian populations. Science 253: 860.

Wells, K. D. 1976. Multiple egg clutches in the green frog (*Rana clamitans*). Herpetologica 32: 85-87.

White, G. C. y K. P. Burnham 1999. Program MARK survival estimation from populations of marked animals. Bird study 46: 120-138.

Whiteman H., S. Wissinger y W. Brown 1996. Growth and foraging consequences of facultative paedomorphosis in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum nebulosum*. Evolutionary Ecology 10: 433-446.

Wiebe, K. L. y G. R. Bortolotti 1995. Egg size and clutch size in the reproductive investment of american kestrels. *Journal of Zoology* 237: 285-301.

Willemsen, R. E. y A. Hailey 2001. Variation in adult survival rate of the tortoise *Testudo hermanni* in Greece: Implications for evolution of body size. *Journal of Zoology* 255: 43-53.

Wisdom, M. J., L. S. Mills y D. F. Doak 2000. Life stage simulation analysis: Estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology* 81: 628-64.

Young, B. E., K. R. Lips, J. K. Reaser, R. Ibáñez, A. W. Salas, J. R. Cedeño, L. A. Coloma, S. Ron, E. la Marca, J. R. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chaves y D. Romo 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15: 1213-1223.

Zambrano, L., E. Vega, L. G. Herrera M., E. Prado y V. H. Reynos 2007. A population matrix model and population viability analysis to predict the fate of endangered species in highly managed water systems. *Animal Conservation* 10: 297-303.

Zambrano, L., P. Mosig Reidl, J. McKay, R. Griffiths, B. Shaffer, O. Flores-Villela, G. Parra-Olea y D. Wake 2006. *Ambystoma mexicanum*. In: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>. Bajado el 28 de enero de 2009.

Zamudio, K. R. y A. M. Wieczorek 2007. Fine-scale spatial genetic structure and dispersal among spotted salamander (*Ambystoma maculatum*) breeding populations. *Molecular Ecology* 16: 257-274.

Zúñiga-Vega, J. J., F. R. Méndez-de la Cruz y O. Cuellar 2008. Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: Exploring temporal variation in population dynamics. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1397-1409.

Zúñiga-Vega, J. J., T. Valverde, R. I. Rojas-González y J. A. Lemos-Espinal 2007. Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* 2: 324-335.