

Ensayo

## Análisis de la categoría de riesgo de los ajolotes de arroyos de alta montaña (Caudata: *Ambystoma*)

## Analysis of risk category of high mountain stream's mole salamanders (Caudata: *Ambystoma*)

 <sup>1\*</sup>ROSA LAURA HEREDIA-BOBADILLA,  <sup>2</sup>ARMANDO SUNNY

<sup>1</sup>Instituto de Ciencias Agrarias y Rurales, Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto literario # 100, Colonia Centro, 50000. Toluca, Estado de México, México.

<sup>2</sup>Centro de Investigación en Ciencias Biológicas Aplicadas, Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto literario # 100, Colonia Centro, 50000. Toluca, Estado de México, México.

**Editor responsable:** J. Rogelio Cedeño-Vázquez



OPEN ACCESS

**\*Autor corresponsal:**

 Rosa Laura Heredia-Bobadilla  
rlauhb@yahoo.com.mx

**Cita:**

Heredia-Bobadilla, R. L., Sunny, A. (2021) Análisis de la categoría de riesgo de los ajolotes de arroyos de alta montaña (Caudata: *Ambystoma*). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 37, 1–19.  
10.21829/azm.2021.3712315  
elocation-id: e3712315

**Recibido:** 06 agosto 2020

**Aceptado:** 14 octubre 2021

**Publicado:** 10 noviembre 2021

**RESUMEN.** Los ajolotes de arroyos de alta montaña (*Ambystoma*), forman parte de especies vulnerables debido a la naturaleza de su distribución, la cual se restringe a pequeños arroyos permanentes en las montañas de la Faja Volcánica Transmexicana; estas especies, además, se conforman por poblaciones pequeñas y aisladas, lo cual incrementa su vulnerabilidad. En este trabajo se analizan las amenazas potenciales para *Ambystoma rivulare*, *A. altamirani* y *A. leorae*, y con base en los criterios propuestos por la SEMARNAT y el Puntaje de Vulnerabilidad Ambiental desarrollado por Wilson y McCranie (2003), se argumenta que el estado de conservación de estas especies puede cambiarse a un nivel de mayor protección.

**Palabras clave:** *Ambystoma*; Faja Volcánica Transmexicana; estado de conservación

**ABSTRACT.** High mountain stream's mole salamanders (*Ambystoma*) are vulnerable species owing to their restricted distribution, which is limited to little streams located at high mountains in the Trans-Mexican Volcanic Belt. Besides, those



CC BY-NC-SA

Atribución-NoComercial-CompartirlIgual

Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)

e-ISSN 2448-8445

species are formed by small and isolated populations increasing their vulnerability. Potential threats to *Ambystoma rivulare*, *A. altamirani*, and *A. leorae*, were reviewed, based on SEMARNAT criteria, and the Environmental Vulnerability Score (EVS) proposed by Wilson and McCranie (2003). If conservation status should be changed to a higher level of protection is discussed.

**Key words:** *Ambystoma*; Trans-Mexican Volcanic Belt; conservation status

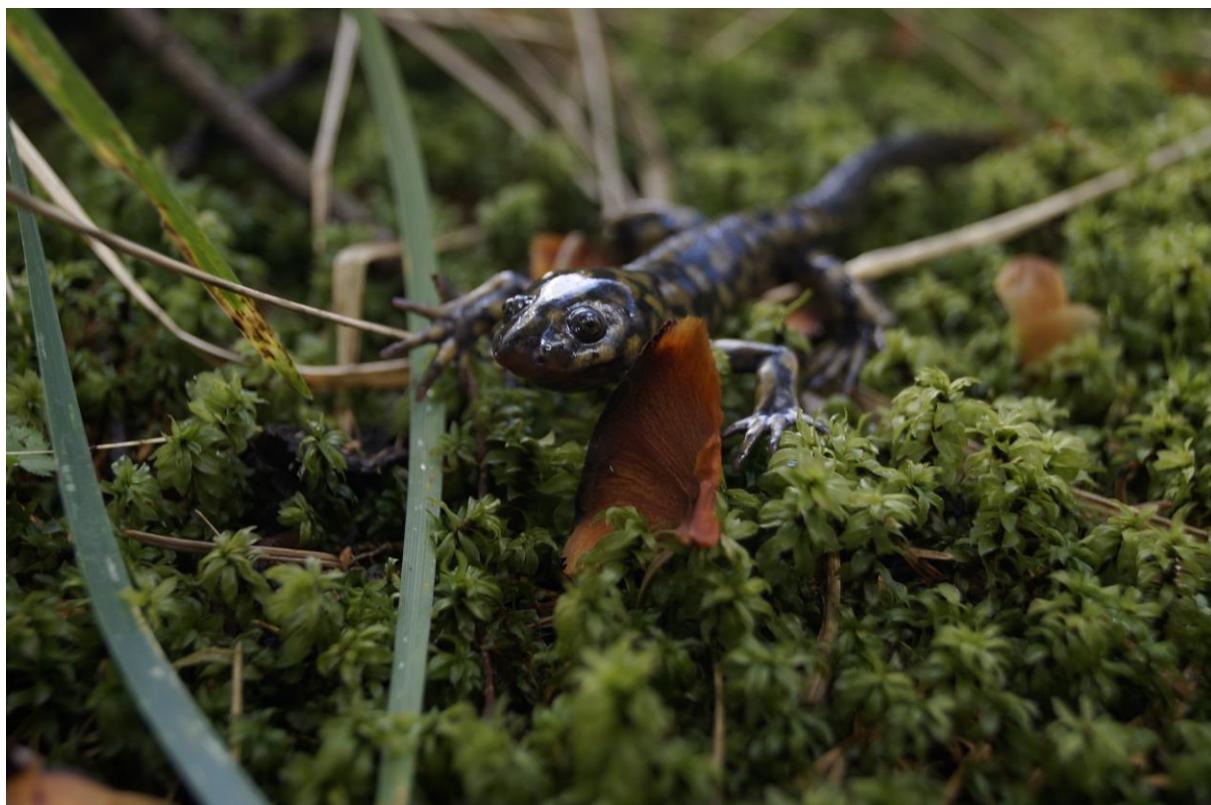
## INTRODUCCIÓN

México es el quinto país con mayor diversidad de anfibios en el mundo (411 especies; AmphibiaWeb, 2021), dentro de este grupo, están las salamandras y ajolotes. El ajolote más conocido a nivel mundial es *Ambystoma mexicanum*, de hecho, es una especie bandera y es utilizada para realizar estudios en biomedicina y conservación; sin embargo, no es la única especie del género pues nuestro país posee 17 especies de *Ambystoma*, de las cuales 16 son endémicas, lamentablemente casi todas han sido poco estudiadas.

Estos anfibios se distribuyen en el centro y noroeste de México, en regiones de mediana a gran altitud, la mayoría habitan lagunas y presas, pero hay algunas que sólo habitan pequeños arroyos de alta montaña, por lo tanto, su distribución es limitada (Lemos-Espinal, 2003; Casas-Andreu *et al.*, 2004). Dentro de este último grupo, se encuentran tres especies: *Ambystoma altamirani* (Dugès, 1895) (Fig. 1), *A. leorae* (Taylor, 1943) (Fig. 2) y *A. rivulare* (Taylor, 1940) (Fig. 3), que habitan únicamente en arroyos permanentes de alta montaña en la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) a altitudes superiores a los 2,800 m snm en zonas conocidas como islas en el cielo o "Sky islands", razón por la cual también son consideradas microendémicas (Matías-Ferrer, 2006; Sunny *et al.*, 2014a; Barriga-Vallejo *et al.*, 2015). Todas estas características contribuyen a que sus poblaciones sean pequeñas, aisladas y fragmentadas. Estas tres especies son de especial interés para la biología de la conservación por su distribución restringida y su hábitat cercano a ciudades altamente urbanizadas, lo que hace que estén bajo constantes presiones antropogénicas, de hecho, FVT es una de las zonas más perturbadas del país. Esta provincia biogeográfica presenta 44.7 % de agricultura, 25.3 % de carreteras, 3.4 % de urbanización y tan solo 5.4 % y 1.1 % de bosque de *Pinus* y *Abies*, respectivamente, lo que favorece que estas especies de *Ambystoma* sean más vulnerables a la extinción (Sunny *et al.*, 2017). Las principales amenazas de origen antropogénico que enfrentan estas especies son la deforestación y el cambio de uso de suelo, la contaminación de los ríos por agroquímicos, residuos sólidos y desperdicios de granjas de trucha, el azolvamiento, la introducción de depredadores no nativos, las enfermedades emergentes y el incremento de los rayos UV; todas estas amenazas han generado una sinergia que ha provocado la disminución de sus poblaciones (Frías-Álvarez *et al.*, 2010; Woolrich-Piña *et al.*, 2017; Zamora *et al.*, 2018). Finalmente, debemos añadir la creciente presencia del hongo que causa la enfermedad emergente conocida como quitridiomicosis, que ha provocado graves disminuciones poblacionales de los anfibios a nivel mundial (Santos-Barrera *et al.*, 2004; Shaffer *et al.*, 2008a; b; Mendoza-Almeralla *et al.*, 2015; Lemos-Espinal *et al.*, 2016).

En México, para determinar el estado de conservación de la herpetofauna se utilizan los criterios establecidos por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales

(SEMARNAT, 2010), algunos de estos criterios coinciden parcialmente con los de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), la cual, hasta septiembre de 2021, cataloga como especies en peligro (EN) a *A. rivulare* (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2020a) y *A. altamirani* (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2020b) debido a serias disminuciones poblacionales y a la disminución de la cantidad y calidad de su hábitat, mientras que a *A. leorae* se le cataloga como especie “críticamente amenazada” (CR; IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2020c) debido a que la extensión de su presencia es menor a 100 km<sup>2</sup> y todos los individuos se encuentran en una sola población (Shaffer *et al.*, 2008a; b; Sunny *et al.*, 2014a; b). Por su parte, la SEMARNAT, hasta noviembre de 2019, cataloga a las tres especies de ajolotes de arroyos de alta montaña (*Ambystoma* spp.) dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2015 en la categoría de amenazadas (A) lo que significa que podrían desaparecer a mediano o largo plazo si siguen operando los factores que inciden negativamente en la viabilidad de sus poblaciones (Shaffer *et al.*, 2008 a; b; SEMARNAT, 2010).



**Figura 1.** Ejemplar adulto metamórfico de *Ambystoma altamirani* del municipio Isidro Fabela, Estado de México; se puede observar que ha perdido las branquias y la aleta dorsal. Foto: Stephanie Madrigal.

Adicionalmente, el estado de conservación de la herpetofauna también puede ser discutido con base en el Puntaje de Vulnerabilidad Ambiental (PVA, EVS por sus siglas en inglés), éste índice es una herramienta desarrollada por Wilson y McCranie (2003) para Honduras y Wilson *et al.* (2013) para México, con el objetivo de establecer prioridades de conservación de especies de anfibios y reptiles basándose en tres ejes: el área de distribución de la especie, su distribución ecológica y,

específicamente para los anfibios, el grado de especialización reproductiva (pues poseen un ciclo de vida bifásico). A medida que el índice obtenido en cada uno de estos componentes aumenta, aumenta el grado de vulnerabilidad de la especie a la degradación del hábitat (Wilson & McCranie, 2003; Wilson *et al.*, 2013).



**Figura 2.** Individuo neoténico de *Ambystoma leorae* del Monte Tláloc, Puebla, conserva las branquias y la aleta dorsal. Foto: Sandra Flores Vargas.

El objetivo del presente trabajo fue revisar las amenazas que enfrentan estas tres especies del género *Ambystoma* y, con base en los criterios de la SEMARNAT, discutir si sus categorías de riesgo son adecuadas para contribuir de manera eficaz a su conservación, o bien, si es necesario hacer un cambio de categoría para optimizar su conservación, además de enfatizar la importancia que tienen estas especies para la herpetofauna mexicana. Se realizó un análisis siguiendo el Método de Evaluación de Riesgo de Extinción de Especies Silvestres (MER) que establece la SEMARNAT, para las tres especies de ajolotes de arroyos de alta montaña; para esto, se reunió y se analizó información publicada en artículos nacionales e internacionales arbitrados. La información obtenida se dividió según los cuatro criterios del MER: A) amplitud de la distribución geográfica del taxón, B) estado del hábitat de la especie, C) vulnerabilidad intrínseca de la especie y D) efecto de las poblaciones humanas sobre la especie. A cada criterio se le asignó un valor en orden ascendente de riesgo y al final se realizó la sumatoria correspondiente para cada especie. Se analizó también el PVA (de cada especie) adaptado para anfibios (Wilson *et al.*, 2013), donde el puntaje se evalúa con una escala de medición que va de 3 a 19 e incluye tres categorías de

vulnerabilidad a la degradación ambiental: baja (3–9), media (10–13) y alta (14–19) (Wilson & McCranie, 2003). A manera de referencia, se menciona qué criterios de la SEMARNAT son análogos con los de la UICN, pues según esta organización las tres especies enfrentan un *riesgo de extinción muy alto* en vida silvestre (EN), lo que se podría considerar un nivel de riesgo más alto que el que les otorga la SEMARNAT en México (A), indicando únicamente que *podrían* estar en peligro de desaparecer de seguir operando factores negativos (e.g., deterioro del hábitat) sobre sus poblaciones, esta disparidad puede ser un indicio más de que el estado de conservación de los ajolotes de arroyos de alta montaña debe ser revisado.



**Figura 3.** Individuo adulto metamórfico de *Ambystoma rivulare* del Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca, municipio de Amanalco, Estado de México; ha perdido branquias y aleta dorsal. Foto: Armando Sunny.

## MÉTODO DE EVALUACIÓN DE RIESGO DE EXTINCIÓN DE ESPECIES SILVESTRES

### Criterio A: distribución geográfica y amplitud de la distribución del taxón

Este criterio coincide parcialmente con los criterios B1 y B2 de la UICN en cuanto a la distribución geográfica de los ajolotes de arroyos de alta montaña (*Ambystoma* spp.). Como se ha mencionado, se les encuentra en la provincia biogeográfica Faja Volcánica Transmexicana (FVT), la cual constituye uno de los rasgos más característicos de la geología del país, su ubicación la hace una de las zonas más ricas en especies, endemismos y diversidad genética (Demant, 1978; Espinosa-Organista *et al.*, 2008; Suárez-Mota *et al.*, 2014).

*Ambystoma altamirani* habita en los estados de México, Morelos y la Ciudad de México, el área de distribución aproximada es de 9,273.5 km<sup>2</sup>. En el Estado de México habita en los municipios Isidro Fabela (cerca del área montañosa conocida como El Cerro de la Bufa), Huixquilucan, Ocoyoacac y Lerma (Lemos-Espinal, 2003; Lemos-Espinal, 1999) que, junto con la alcaldía Cuajimalpa de la Ciudad de México, concentran el ANP Parque Nacional Miguel Hidalgo (PNMH) que cuenta con una extensión de 1,760 ha, donde también habita esta especie. También, se encuentra en el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL) en Cuajimalpa, que cuenta con 1,529 ha. Adicionalmente, hay poblaciones en las alcaldías Magdalena Contreras y Tlalpan, en el Parque Nacional Cumbres del Ajusco (PNCA), así como en Llano de Lobos y el arroyo los Axolotes en la Sierra de las Cruces. Por último, en el estado de Morelos habita en los municipios Huitzilac y Ocuilan, que forman parte del Parque Nacional Lagunas de Zempoala (PNLZ), una ANP con 4,790 ha (Heredia-Bobadilla *et al.*, 2017; Monroy-Vilchis *et al.*, 2019; Camacho *et al.*, 2020; Guerrero de la Paz *et al.*, 2020; Villarreal-Hernández *et al.*, 2020).

*Ambystoma leorae* habita en el estado de Puebla, en los municipios de Atlixco, Chiautzingo y San Martín Texmelucan, y en el Estado de México en el municipio de Ixtapaluca (Lemos-Espinal, 1999). Ocupa un área de distribución aproximada de 985,900 km<sup>2</sup>. En ambos estados se reportaron bajas densidades poblacionales entre los años 1985 y 1999, de entre cuatro y 59 individuos; actualmente la población, que parece ser la más estable y abundante, se encuentra en el Monte Tláloc dentro del Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatépetl (PNIP), donde se han reportado hasta 223 individuos (Sunny *et al.*, 2014b; Monroy-Vilchis *et al.*, 2015; Lemos-Espinal *et al.*, 2017).

*Ambystoma rivulare* tiene un área de distribución aproximada de 4,743.2 km<sup>2</sup> entre los estados de Michoacán, Estado de México y Guerrero, en este último existen dos poblaciones disyuntas en los municipios de Taxco y Tetipac (Lemos-Espinal, 1999; Bille, 2009). En Michoacán habita en los municipios de Zitácuaro y Angangueo, que forman parte de la Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca (RBMM), ubicada entre los estados de Michoacán y México, con una extensión de 56,259 ha dentro de las cuales se encuentran al menos ocho asentamientos humanos. En el Estado de México su distribución es más amplia, existen poblaciones en los municipios de Villa de Allende, Villa Victoria, Toluca, Zinacantepec, Temascaltepec y Calimaya, estos últimos cuatro forman parte del Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca (APFFNT), donde esta especie tiene mayor número de poblaciones, al menos 12, distribuidas en las 54,000 ha que forman el área natural protegida (Barriga-Vallejo *et al.*, 2015; Lemos-Espinal *et al.*, 2015; Heredia-Bobadilla *et al.*, 2016; Monroy-Vilchis *et al.*, 2019).

Aunque pudiera parecer que la distribución de los ajolotes de arroyos de alta montaña es amplia, ésta se encuentra dentro de zonas altamente urbanizadas y con graves problemáticas ambientales, incluso aunque algunas de sus poblaciones habitan dentro de Áreas Naturales Protegidas (ANP), éstas también están dentro de las áreas urbanas, lo que implica fuertes presiones de tipo antropogénico sobre sus hábitats. Estas problemáticas se describen a continuación.

**CRITERIO B: estado del hábitat de la especie**

Este criterio coincide parcialmente con el criterio A1 de la lista roja de la UICN. En este apartado hacemos mención del crecimiento poblacional humano en las áreas donde se distribuyen como uno de los factores que han provocado las disminuciones poblacionales de los ajolotes de arroyos de alta montaña y que representa una constante amenaza para sus hábitats.

*Crecimiento poblacional humano*

La distribución de estas especies abarca estados que presentan un gran crecimiento demográfico humano y, por tanto, alta demanda de recursos, y una creciente necesidad de expansión de la urbanización. Tan solo el Estado de México, lugar donde se encuentran las tres especies (*A. rivulare*, *A. altamirani* y *A. leorae*), presentó un crecimiento de 2,064,970 habitantes entre 2010 y 2015, municipios como Zinacantepec y Toluca son donde más se concentra la densidad poblacional (INEGI, 2015), coincidiendo con la distribución de *A. rivulare* y el APFFNT. En los estados de Michoacán y Morelos, donde también hay poblaciones de *A. rivulare* y *A. altamirani*, el número de habitantes también se incrementó en el mismo período: 250,358 de habitantes en Michoacán y 166,075 de habitantes en Morelos (INEGI, 2015). Puebla, estado donde habita *A. leorae*, es el segundo estado con mayor crecimiento poblacional (313,894 habitantes) entre 2010 y 2015.

El crecimiento poblacional humano afecta incluso a ANP donde existen poblaciones de ajolotes de arroyos de alta montaña (APFFNT, PNMH, PNLD, PNCA, PNLZ, PNIP). Las ANP, a pesar de ser zonas del territorio nacional protegidas por la ley para proteger su biodiversidad y ecosistemas (CONANP, 2016), enfrentan graves problemáticas ambientales. En la mayoría de éstas, existen asentamientos humanos donde la población es fundamentalmente rural con niveles significativos de pobreza. Al momento de ser decretadas Áreas Naturales Protegidas no se indemnizó a la población que originalmente residía en estas zonas, por tanto, nunca se fueron y sobreviven del aprovechamiento de los recursos forestales (Candeau & Mass, 2007; Figueroa *et al.*, 2011). Debido a su ubicación y fisiografía, en dichas zonas existen casi 30 tipos subclimáticos y, por lo tanto, casi todos los tipos de vegetación están también presentes aunque predominan los bosques de coníferas, de tal manera que las condiciones climáticas y la fertilidad del suelo han hecho de esta una zona ideal para el establecimiento y realización de actividades productivas, lo cual ha ocasionado que alrededor del 67 % de estos ecosistemas actualmente hayan sido transformados en zonas para agricultura y pastoreo, extracción de suelo y otros recursos naturales, favoreciendo intensos procesos de deterioro de los ecosistemas, a pesar de las leyes creadas para protegerlas (Champo-Jiménez *et al.*, 2012; Arriola-Padilla *et al.*, 2014). Además, los arroyos se han utilizado para la creación de criaderos de trucha (Zamora *et al.*, 2018).

**CRITERIO C: información relacionada con la probabilidad de extinción y vulnerabilidad intrínseca del taxón**

Vulnerabilidad intrínseca se refiere a procesos propios de la especie que la hacen vulnerable al ambiente, como las enfermedades y la capacidad de los organismos para combatirlas, estos son procesos importantes pues determinan la posibilidad de supervivencia de una población. Este criterio coincide parcialmente con el criterio E de la lista roja de la UICN.

### Presencia de patógenos

El hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* es una especie patógena que causa una enfermedad llamada quitridiomicosis que ha ocasionado severas declinaciones en poblaciones de anfibios de todo el mundo. En México se ha reportado su presencia en al menos 14 especies de anuros y caudados (Frías-Álvarez *et al.*, 2008; Mendoza-Almeralla *et al.*, 2015). Esta enfermedad puede causar desequilibrio osmótico y bloqueo del intercambio de gases en los individuos infectados, además de la liberación de enzimas proteolíticas del patógeno. Las especies que viven en climas montañosos son más propensas a la infección, se ha confirmado la presencia de esta enfermedad en poblaciones de *A. rivulare* en el estado de Michoacán y *A. altamirani* en el estado de México, constituyendo una amenaza emergente para los ajoletes de arroyos de alta montaña (Ron *et al.*, 2005; Frías-Álvarez *et al.*, 2008; Mendoza-Almeralla *et al.*, 2015; Basanta *et al.*, 2019; 2021).

### Variabilidad genética

La variabilidad genética es un aspecto clave de la biodiversidad, es responsable de que los individuos de una población no sean idénticos entre sí, provee a las poblaciones de polimorfismos genéticos que les permiten, entre otras cosas, sobreponerse a enfermedades y cambios ambientales (Frankham *et al.*, 2002; Hedrick, 2011). Algunas poblaciones de ajoletes de alta montaña han sido estudiadas para conocer su variabilidad y estructura genética (Recuero *et al.*, 2010; Parra-Olea *et al.*, 2012; Sunny *et al.*, 2014a; b; Heredia-Bobadilla *et al.*, 2016; Percino-Daniel, *et al.*, 2016; Heredia-Bobadilla *et al.*, 2017; Monroy-Vilchis *et al.*, 2019) y los resultados pueden ser usados como base para modificar el estado de conservación de estas especies, lo cual contribuiría a evitar su disminución poblacional o extinción al mejorar planes de manejo y conservación. El número de alelos y la heterocigosidad, por ejemplo, han sido parámetros usados para identificar poblaciones que deben tener prioridad de conservación, ya sea porque poseen alta variabilidad genética o bien necesitan algún manejo por su baja variabilidad genética; además, parámetros como los niveles de endogamia y cuellos de botella genéticos pueden ser utilizados para identificar poblaciones en riesgo de extinción (Petit *et al.*, 1998; Frankham, 2002; Eguiarte *et al.*, 2007; Piñero *et al.*, 2008).

Se han encontrado altos niveles de heterocigosidad en los ajoletes de arroyos de alta montaña (Cuadro 1), esto es favorable. Si bien la selección natural mantiene la variabilidad genética, esto no excluye que alelos desfavorables en estado homocigoto también se conserven. La heterocigosidad es una de las medidas de variabilidad genética más utilizadas porque implica una gran ventaja en cuestiones de adaptación.

El número de variantes alélicas que pueden encontrarse por locus en una población es un indicador para determinar cambios demográficos pasados. En poblaciones de *A. rivulare*, *A. altamirani* y *A. leorae* se han encontrado niveles bajos de riqueza alélica en comparación con otras especies del género *Ambystoma* (Parra-Olea *et al.*, 2012; Percino-Daniel *et al.*, 2016), lo que puede interpretarse como un indicador de disminuciones poblacionales importantes, lo cual se ve reflejado en la presencia de cuellos de botella y niveles significativos de endogamia en las poblaciones estudiadas (Cuadro 1). Como consecuencia de las reducciones poblacionales o cuellos de botella, muchos alelos se pierden en una población a consecuencia de períodos cortos o continuos en que las poblaciones son muy pequeñas, una consecuencia es que éstas suelen ser

más susceptibles porque con el paso del tiempo todos los individuos estarán emparentados genéticamente y aumentan los niveles de endogamia. En el caso de estos ajolotes, una población donde todos los individuos son genéticamente idénticos tiene pocas posibilidades de sobrevivir ante la emergencia de enfermedades como la quitridiomicosis, ante cambios en el hábitat e incluso ante la presencia de especies exóticas (Zamudio & Wieczorek, 2007; Rhoads, 2011; Sunny *et al.*, 2014b; Heredia-Bobadilla *et al.*, 2016; Heredia-Bobadilla *et al.*, 2017; Monroy-Vilchis *et al.*, 2019).

**Cuadro 1.** Medidas de variabilidad genética en poblaciones de ajolotes de arroyos de alta montaña; Na: número de alelos,  $H_E$ : heterocigosidad esperada,  $H_o$ : heterocigosidad observada, r: relatedness (parentesco).

| <b>Especie</b>       | <b>Na</b> | <b><math>H_E</math></b> | <b><math>H_o</math></b> | <b>Cuellos</b>                  | <b>Cuellos</b>                   | <b>Endogamia</b> | <b>Localidad o ANP</b>                          |
|----------------------|-----------|-------------------------|-------------------------|---------------------------------|----------------------------------|------------------|---|
|                      |           |                         |                         | <b>de botella<br/>recientes</b> | <b>de botella<br/>históricos</b> | <b>(r)</b>       |   |
| <i>A. rivulare</i>   | 3.7       | 0.591                   | 0.799                   | SI                              | SI                               | ≈0.271           | APFFNT (Heredia-Bobadilla <i>et al.</i> , 2016) |
| <i>A. rivulare</i>   | 5.8       | 0.637                   | 0.543                   | NO                              | SI                               | ≈0.390           | RBMM (Parra-Olea <i>et al.</i> , 2012)          |
| <i>A. altamirani</i> | 3.0       | 0.575                   | 0.905                   | SI                              | SI                               | ≈0.192           | TLA (Heredia-Bobadilla <i>et al.</i> , 2017)    |
| <i>A. altamirani</i> | 2.5       | 0.424                   | 0.320                   | NO                              | SI                               | ≈0.610           | PNLZ (Parra-Olea <i>et al.</i> , 2012)          |
| <i>A. leorae</i>     | 5.4       | 0.613                   | 0.804                   | NO                              | SI                               | ≈0.043           | PNIP (Sunny <i>et al.</i> , 2014a)              |

La desecación de los cuerpos de agua en el centro de México debido a un incremento cada vez mayor de necesidad de recursos hídricos por parte de las poblaciones humanas, así como la deforestación y la introducción de trucha arcoíris, son problemáticas que actualmente están diezmando las poblaciones de *A. leorae*, de *A. altamirani* en TLA y de *A. rivulare* en el APFFNT (Sunny *et al.*, 2014b; Heredia-Bobadilla *et al.*, 2016; Heredia-Bobadilla *et al.*, 2017), estas actividades han provocado disminuciones en el tamaño de las poblaciones y probablemente han causado los procesos endogámicos observados.

Desafortunadamente, de continuar estos procesos de origen antropogénico, con el tiempo aumentarán efectos de la deriva génica aumentando la homocigosis y la expresión de alelos deletéreos. La presencia de endogamia y cuellos de botella en una población pueden ser suficientes para modificar su situación de riesgo y así darle prioridad de conservación e identificar unidades de conservación que potencialmente pueden maximizar el potencial de respuesta evolutiva (Lande, 1988; Petit *et al.*, 1998; Hedrick, 2011).

#### **CRITERIO D: impacto de la actividad humana sobre el taxón**

Este criterio coincide parcialmente con el criterio D de la lista roja de la UICN que se refiere a las amenazas poblacionales y efecto de las poblaciones humanas sobre las especies.

##### *Deforestación e introducción de especies exóticas*

México cuenta con 138 millones de hectáreas de vegetación forestal, de las cuales 64.9 millones corresponden a bosques y selvas, estos se modifican constantemente por cambios en el uso de suelo, por ejemplo, la tala clandestina, la extracción de tierra de monte, la minería a cielo abierto, el pastoreo y la agricultura. En el periodo 2005–2010 se estimaron pérdidas anuales de 155 mil ha en promedio (CONAFOR, 2014), en la FVT entre 2002 y 2011, hubo un aumento de casi 16,000 km<sup>2</sup> en agricultura y alrededor de 5.000 km<sup>2</sup> en áreas urbanas, en cambio, se produjo una reducción en el área de los bosques de pino perdiéndose 2682.69 km<sup>2</sup>; sin embargo, entre 2011 y 2014 aumentó la perdida de pino a 19,084 km<sup>2</sup>, y la de encino se registró en 2514.08 km<sup>2</sup>. Finalmente, los bosques de oyamel se habían mantenido estables con un ligero incremento de 34.12 km<sup>2</sup> entre 2002 y 2011; sin embargo, entre 2011 y 2014 se perdieron 70.37 km<sup>2</sup> (González-Fernández *et al.*, 2018; Vargas-Jaimes *et al.*, 2021) en el Corredor Biológico Chichinautzin, especialmente en las Lagunas de Zempoala.

Michoacán es el estado donde se registran las pérdidas más altas de bosques con alrededor de 50,000 ha por año, pérdidas anuales de vegetación natural primaria de 1.99 % siendo los bosques templados los más afectados. Los estados de Estado de México, Guerrero y Morelos pierden 4.4 %, siendo los más afectados por este problema; sin embargo, Puebla y la Ciudad de México presentan también pérdidas considerables de 0.79 %, a causa del cambio en el uso de suelo para ganadería y pastoreo (Céspedes-Flores & Moreno-Sánchez, 2010; SEMARNAT, 2014).

El problema de la deforestación persiste, incluso en Áreas Naturales Protegidas (ANP) lo que resulta preocupante, en sitios como el Parque Nacional Miguel Hidalgo (PNMH) ubicado en la zona limítrofe entre el Estado de México y la Ciudad de México, donde el censo de población y vivienda de 1995 reportaba la presencia de 692 habitantes, para 2010 se incrementó a 981, lo cual implica que la población creció un 40 %, afectando significativamente la cobertura de bosque, partes del bosque aislado y abierto han sido reemplazadas con zonas de agricultura (Chico-Avelino *et al.*, 2015; Toscana & Granados, 2015). En la RBMM (Michoacán) se presentan problemas similares, tan solo en su zona núcleo se reportan pérdidas de 1,368.4 ha con una tasa de reforestación anual de 342 ha/año; en el PNLZ (zona limítrofe entre Morelos y Ciudad de México) el problema no es menor, ya que la agricultura ocupa 28 % de total de la extensión del parque, mientras que los bosques de pino, oyamel y encino actualmente sólo ocupan el 21 %, 4 % y 11 %, respectivamente; en el APFFNT se reporta 55 % de pérdida de la densidad forestal con una tasa de 35 ha/año. Adicionalmente, a partir de 2013 se cambió su categoría de Parque Nacional a Área de Protección de Flora y Fauna, lo que implica nuevas normas más permisivas para la extracción de recursos naturales y permite la propiedad privada, creando un sistema idóneo para el establecimiento de desarrollos inmobiliarios, extractivos y turísticos que a largo plazo tendrán efectos negativos en la biodiversidad (Sáenz-Romero *et al.*, 2006; Vega-Guzmán *et al.*, 2008; Figueroa *et al.*, 2011; Champo-Jiménez *et al.*, 2012; Regil-García *et al.*, 2014; Mastreta-Yañez *et al.*, 2014; Sunny *et al.*, 2018; González-Fernández *et al.*, 2019).

A todo esto, debemos añadir la introducción de especies exóticas, en este caso particular, la introducción de peces para consumo humano. En México existen alrededor de 9,230 granjas que se dedican a la acuacultura; entidades como el Estado de México, Morelos, Michoacán y Puebla presentaron los niveles más altos de producción de trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), una especie catalogada como invasora (Pilliod & Peterson, 2001; Kalinowski *et al.*, 2010; Martín-Torrijos *et al.*, 2015). Entre 2000 y 2010 se incrementaron los permisos y subsidios para establecer cultivos de trucha en México; el cultivo de estos peces se hace en ríos ricos en oxígeno, en las zonas de alta montaña de la FVT, incluso dentro de ANP, afectando directamente a las poblaciones de *A. rivulare* dentro del APFFNT y de *A. altamirani* en su localidad tipo, en el municipio de Isidro Fabela. Los peces compiten por alimento con los ajolotes adultos y se comen sus huevos y crías, alterando su distribución y abundancia. Además, la cría de estos peces cambia la calidad del agua pues se utilizan químicos como el fenol para mantenerlos libres de parásitos, matando también a los ajolotes (Tyler *et al.*, 1998; Funk & Dunlap, 1999; Zambrano *et al.*, 2010; SAGARPA, 2016; Heredia-Bobadilla *et al.*, 2016; Heredia-Bobadilla *et al.*, 2017).

### Puntaje de Vulnerabilidad Ambiental (PVA)

El Puntaje de Variabilidad Ambiental (PVA) se propuso originalmente para casos en los que no existe información suficiente para categorizar una especie y para estimar la susceptibilidad de la especie a cambios futuros ambientales y a presiones de tipo antropogénico. A continuación, se describe de cuánto es el PVA para cada especie de ajolote de los arroyos de alta montaña y por qué se obtuvo ese puntaje.

*Distribución geográfica:* *Ambystoma leorae*, su distribución se limita a México en la cercanía de la localidad tipo, en un área de 28 km x 0.65 Km al oeste del PNIP (Monroy-Vilchis *et al.*, 2015), por esto y de acuerdo con la escala propuesta por Wilson y McCranie (2003) y Wilson *et al.*, (2013) le corresponde un valor de 6, mientras que para *A. rivulare* y *A. altamirani*, su distribución se limita a México, pero no sólo cerca de la localidad tipo, por lo que el valor que le corresponde a este punto es de 4.

*Distribución ecológica:* las tres especies habitan un solo tipo de formación ecológica: los arroyos de alta montaña en bosques de coníferas de la FVT, en este punto se asigna un valor de 7 de acuerdo con la escala de Wilson y McCranie (2003).

Finalmente, en cuanto al modo de reproducción, tanto huevos como larvas se encuentran solo en pequeños ríos de aguas lóticas, a este modo de reproducción le corresponde un valor de 1. Realizando la suma de puntos para cada especie, podemos ver que para *A. leorae* el PVA es de 14, lo cual indica que es altamente vulnerable a los cambios ambientales, mientras que el PVA de *A. rivulare* y *A. altamirani* es de 13, un valor medio de vulnerabilidad (Cuadro 2), pero en el límite para alcanzar la categoría de alta vulnerabilidad. El único factor que favorece a estas dos especies es la distribución geográfica; sin embargo, las amenazas potenciales son iguales para las tres especies, por la serie de factores descritos anteriormente, y por estar en el límite superior de la escala intermedia, consideramos que las tres especies son altamente vulnerables a los cambios ambientales, y esto las hace especies prioritarias para la conservación.

La disminución de poblaciones de anfibios se ha reportado en todo el mundo desde hace casi tres décadas, en América Latina muchas de estas disminuciones ocurren en regiones con altitud elevada ( $\geq 600$  m snm), este fenómeno es particularmente evidente en especies con hábitats de alta montaña. En el caso de los ajoletes de arroyos de alta montaña, su área de distribución geográfica está restringida a la FVT, pero son metamórficas facultativas, lo que implica que pueden desarrollar o no la metamorfosis. Sin importar esto, tanto larvas como adultos permanecen en el cuerpo de agua, esto implica que además su hábitat se restringe a los arroyos que corren en bosques de coníferas de la FVT. El criterio A del MER considera cuatro grados de riesgo de acuerdo con la distribución geográfica de una especie, donde el mayor número (Cuadro 2) se asigna a las especies con distribución microendémica (SEMARNAT, 2010).

El hábitat de estos ajoletes está amenazado principalmente por la creciente población humana. Las acciones humanas que impactan directamente a las poblaciones de estas especies son la conversión de zonas forestales a campos de cultivo y pastoreo, así como la desecación de los arroyos de alta montaña, éste último convirtiéndose en un problema cada vez más común ya que estos arroyos son entubados para zonas habitacionales (observaciones de los autores). Ante estas situaciones y siguiendo los señalamientos del MER, podemos mencionar que el hábitat de estos ajoletes se está perdiendo y degradando por el alto impacto de las actividades humanas (Cuadro 2), por tal motivo se le debe asignar la puntuación más alta a los criterios B y D.

La fragmentación del hábitat es la principal causa de extinciones locales en las poblaciones de estos ajoletes, esto puede derivar en la pérdida de alelos y el aumento de endogamia. Los procesos endogámicos pueden contribuir a la extinción, incluso en poblaciones naturales, y derivan en la pérdida de variabilidad genética; todos estos procesos han sido observados en poblaciones de las tres especies de ajoletes de arroyos de alta montaña. Ante un escenario de incidencia de quitridiomicosis esto es preocupante pues si se pierde variabilidad genética tendrán menos oportunidades de sobrevivir ante esta enfermedad. Se ha comprobado la presencia de este hongo en dos de estas especies (*A. rivulare* y *A. altamirani*), lo que implica que además de provocar la muerte de los ajoletes, estos mismos esparcen las esporas de hongo dejando focos de infección latentes para otras poblaciones de ajoletes y otras especies de anfibios. En este punto es necesario recalcar que la vulnerabilidad intrínseca de estas especies es alta, según el MER esto amerita el puntaje más alto del criterio D (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Puntaje obtenido para cada una de las especies de *Ambystoma* de los arroyos de alta montaña, siguiendo los criterios del Método de Evaluación de Riesgo de Extinción de especies silvestres en México de la SEMARNAT, y del Puntaje de Vulnerabilidad Ambiental (Wilson & McCranie, 2003).

| Especie                     | CRITERIO A | CRITERIO B | CRITERIO C | CRITERIO D | MER | PVA |
|-----------------------------|------------|------------|------------|------------|-----|-----|
| <i>Ambystoma rivulare</i>   | 3          | 3          | 3          | 4          | 13  | 13  |
| <i>Ambystoma altamirani</i> | 3          | 3          | 3          | 4          | 13  | 13  |
| <i>Ambystoma leorae</i>     | 4          | 3          | 3          | 4          | 14  | 14  |

## CONCLUSIONES

La presencia de altos niveles de heterocigosidad es un indicador de lo valiosas que son estas especies y sus poblaciones. Las poblaciones disyuntas de *Ambystoma rivulare* y *A. altamirani*, constituyen un recurso genético único para cada especie, por lo que es necesario incluir a todas en los planes de conservación, haciendo necesaria la investigación de estas especies. Para conseguirlo, es necesario que las tres especies se incluyan en una categoría de mayor de riesgo por ser altamente vulnerables a los cambios ambientales, sobre todo si estos cambios no parecen detenerse a pesar de las leyes creadas para protegerlos. La información revisada nos permitió obtener puntajes del MER y del PVA muy altos para cada especie (Cuadro 2), por esto consideramos que *A. rivulare*, *A. altamirani* y *A. leorae* deben ser categorizadas como especies en "peligro de extinción" (P) por la SEMARNAT, esto incrementará la atención de la comunidad científica y no científica sobre estas especies, contribuyendo efectivamente a su conservación y la de sus hábitats.

**AGRADECIMIENTOS.** Agradecemos a la Biól. Sandra Flores-Vargas y la Biól. Stephanie Arcos-Madrigal por las fotografías de *A. altamirani* y *A. leorae*. A los revisores anónimos y al editor asociado de la revista Acta Zoológica Mexicana por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este artículo. A José de Jesús Heredia Gómez, papá por ti soy bióloga y este trabajo es para ti, tu ejemplo de vida será mi fortaleza para seguir hasta que nos volvamos a encontrar.

## LITERATURA CITADA

- AmphibiaWeb** (2021) University of California, Berkeley, CA, USA. Disponible en: <https://amphibiaweb.org> (acceso 22 septiembre 2021).
- Arriola-Padilla, V. J., Estrada-Martínez, E., Ortega-Rubio, A., Pérez-Miranda, R., Gijón-Hernández, A. R.** (2014) Deterioro en Áreas Naturales Protegidas del centro de México y del Eje Neovolcánico Transversal. *Investigación y Ciencia*, 22 (60), 37–49. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=67431160005>
- Barriga-Vallejo, C., Hernández-Gallegos, O., Von-Herbing, I. H., López-Moreno, A. E., Ruiz-Gómez, M. L., Granados-González, G., Garduño-Paz, M. V., Méndez-Sánchez, J. F., Banda-Leal, J., Davis, A. K.** (2015) Assessing population health of the Toluca Axolotl *Ambystoma rivulare* (Taylor, 1940) from México using leukocyte profiles. *Herpetological Conservation & Biology*, 10 (2), 592–601.
- Basanta, M. D., Byrne, A. Q., Rosenblum, E. B., Piovia-Scott, J., Parra-Olea, G.** (2021) Early presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Mexico with a contemporary dominance of the global panzootic lineage. *Molecular Ecology*, 30 (2), 424–437.
- Basanta, M. D., Calzada-Arciniega, R. A., Velázquez, G. J., Arias-Balderas, S. F., Reyes, A. A. I., Rangel, G. M., Suazo-Ortuño I. R., Ochoa-Ochoa L. M., Parra-Olea, G.** (2019) Amphibian and reptile diseases. *Herpetological Review*, 50 (3), 493–495.
- Bille, T.** (2009) Field observations on the salamanders (Caudata: Ambystomatidae: Plethodontidae) of Nevado de Toluca, México. *Salamandra*, 45 (3), 155–164.

- Camacho, Z. A. V., Smith, G. R., Ayala, R. M., Lemos-Espinal, J. A.** (2020) Distribution and population structure of *Ambystoma altamirani* from the Llano de Lobos, state of México, Mexico. *Western North American Naturalist*, 80 (2), 228–235.  
<https://doi.org/10.3398/064.080.0210>
- Casas-Andreu, G., Cruz-Aviña, R., Aguilar-Miguel, X.** (2004) Un regalo poco conocido de México al mundo: el ajolote o axolotl (*Ambystoma*: Caudata: Amphibia) con algunas notas sobre la crítica situación de sus poblaciones. *Ciencia ergo sum*, 10 (3), 304–308.
- Candeau, D. R., Franco, M. S.** (2007) Dinámica y condiciones de vida de la población del Parque Nacional Nevado de Toluca (PNNT) en la generación de presión a los ecosistemas circundantes. *Investigaciones Geográficas*, 62, 44–68.
- Céspedes-Flores, S. E., Moreno-Sánchez, E.** (2010) Estimación del valor de la pérdida del recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federativas de México. *Investigación Ambiental*, 2 (2), 5–13.
- Champo-Jiménez, O., Valderrama-Landeros, L., España-Boquera, M. L.** (2012) Pérdida de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, Michoacán México (2006-2010). *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 18 (2), 143–157.  
<http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.09.074>
- Chico-Avelino, M., Trinidad-Trinidad, M. G., Montoya-Ayala, R.** (2015) Evaluación del cambio de uso de suelo en el Parque Nacional "La Marquesa" (1994-2007) aplicando tecnología SIG. *Ciencias Espaciales*, 8 (2), 243–258.  
<https://doi.org/10.5377/ce.v8i2.2080>
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal)** (2014) *Diagnóstico del programa presupuestario U036 PRONAFOR-Desarrollo Forestal 2014*. México, 36 pp.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas)** (2016) *Áreas Naturales Protegidas*. Disponible en: <https://www.gob.mx/conanp#1692> (acceso 17 septiembre 2016).
- Demant, A.** (1978) Características de Eje Neovolcánico Transmexicano y sus problemas de interpretación. Universidad Nacional Autónoma de México. *Instituto de Geología Revista*, 2, 172–187.
- Dugès, A. A. D.** (1895) *Description d'un Axolotl des Montagnes de las Cruces (Ambystoma altamirani, A. Dugès)*. Institut Médico-Nacional, Imprimérie du Ministère de Fomento, México, 64 pp.
- Eguiarte, L. E., Souza, V., Aguirre, X.** (2007) *Ecología Molecular*. México, CONABIO 592 pp.
- Espinosa-Organista, D., Ocegueda, C. S., Aguilar, Z. C., Flores-Villela, O., Llorente-Bousquets, J.** (2008) Pp. 33–65. *El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural* (Capítulo 1). En: J. Soberón, G. Halffter, J. Llorente (Comps.). Volumen I. Conocimiento actual de la Biodiversidad. En: Capital natural de México, Sarukhán, J. (Ed.). *Capital Natural de México*, CONABIO. México, D.F.
- Figueroa, F., Sánchez-Cordero, V., Illoldi-Rangel, P., Linaje, M.** (2011) Evaluación de la efectividad de las áreas protegidas para contener procesos de cambio en el uso de suelo y la vegetación. ¿Un índice es suficiente? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 951–963.
- Frankham, R., Ballou, J. D., Briscoe, D. A., McInnes, K.** (2002) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge, Cambridge University Press.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/127.2.437>

- Frías-Álvarez, P., Vredenburg, V. T., Familiar-López, M., Longocore, J. E., González-Bernal, E., Santos-Barrera, G., Zambrano, L., Parra-Olea, G.** (2008) Chytridiomycosis survey in wild and captive Mexican amphibians. *Ecology & Health*, 5, 18–26.  
<https://doi.org/10.1007/s10393-008-0155-3>
- Frías-Álvarez, P., Zúñiga-Vega, J. J., Flores-Villela, O.** (2010) A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3699–3742.
- Funk, W. C., Dunlap, W. W.** (1999) Colonization of high-elevation lakes by long toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*) after the extinction of introduced trout populations. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 1759–1767.  
<https://doi.org/10.1139/z99-160>
- González-Fernández, A., Arroyo-Rodríguez, V., Ramírez-Corona, F., Manjarrez, J., Aguilera-Hernández, A., Sunny, A.** (2019) Local and landscape drivers of the number of individuals and genetic diversity of a microendemic and critically endangered salamander. *Landscape Ecology*, 34 (8), 1989–2000.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-019-00871-2>
- González-Fernández, A., Manjarrez, J., García-Vázquez, U., D'Addario, M., Sunny, A.** (2018) Present and future ecological niche modeling of garter snake species from the Trans-Mexican Volcanic Belt. *PeerJ*, 6, e4618.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.4618>
- Guerrero de la Paz, J. G., Mercado-Silva, N., Alcalá, R. E., Zambrano, L.** (2020) Signals of decline of flagship species *Ambystoma altamirani* Dugès, 1895 (Caudata, Ambystomatidae) in a Mexican natural protected area. *Herpetozoa*, 33, 177–183.  
<http://zoobank.org/AD1FF170-0CEA-4223-B629-80D4462CBD78>
- Hedrick, P. W.** (2011) *Genetics of populations*. United States, Jones and Bartlett Publishers.
- Heredia-Bobadilla, R. L., Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. M., Martínez-Gómez, D., Mendoza-Martínez, G., Sunny, A.** (2016) Genetic structure and diversity in an isolated population of an endemic mole salamander (*Ambystoma rivulare* Taylor, 1940) of central Mexico. *Genetica*, 144 (6), 689–698.  
<https://doi.org/10.1007/s10709-016-9935-9>
- Heredia-Bobadilla, R. L., Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. M., Martínez-Gómez, D., Mendoza-Martínez, G., Sunny, A.** (2017) Genetic variability and structure of an isolated population of *Ambystoma altamirani*, a mole salamander that lives in the mountains of one of the largest urban areas in the world. *Journal of Genetics*, 96 (6), 873–883.  
<https://doi.org/10.1007/s12041-017-0823-6>
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía)** (2015) *Población*. Disponible en: <https://www.inegi.org.mx/temas/estructura/> (acceso 17 septiembre 2016).
- IUCN SSC Amphibian Specialist Group** (2020a) *Ambystoma rivulare*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T59067A53974395. Disponible en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T59067A53974395.en> (acceso 22 septiembre 2021).
- IUCN SSC Amphibian Specialist Group** (2020b) *Ambystoma altamirani*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T59049A53973139. Disponible en:

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T59049A53973139.en> (acceso 22 septiembre 2021).

**IUCN SSC Amphibian Specialist Group** (2020c) *Ambystoma leorae*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T59061A53974072. Disponible en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T59061A53974072.en> (acceso 22 septiembre 2021).

**Kalinowski, S. T., Muhlfeld, C. C., Guy, C. S., Cox, B.** (2010) Founding population size of an aquatic invasive species. *Conservation Genetics*, 11, 2049–2053.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-009-0041-8>

**Lande, R.** (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241, 1455–1460.  
<https://doi.org/10.1126/science.1192891>

**Lemos-Espinal, J. A.** (2003) *Rhyacosiredon altamirani*. 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., Smith, G. R., Ballinger, R. E., Ramírez-Bautista, R.** (1999) Status of protected endemic salamanders (*Ambystoma*: Ambystomatidae: Caudata) in the Transvolcanic Belt of México. *British Herpetological Society Bulletin*, 68, 1–4.

**Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Ruiz, Á. H., Ayala, R. M.** (2016) Stream use and population characteristics of the endangered salamander, *Ambystoma altamirani*, from the Arroyo Los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 61 (1), 28–32.  
<https://doi.org/10.1894/0038-4909-61.1.28>

**Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Woolrich-Piña, G. A.** (2015) Diet of *Ambystoma altamiranoi* from Llano de los Axolotes, Mexico. *Current Herpetology*, 34 (1), 75–79.  
<https://doi.org/10.5358/hsj.34.75>

**Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Zamora, A. B. E., WoolrichPiña, G., Ayala, R. M.** (2017) Natural history of the critically endangered salamander *Ambystoma leorae* (Caudata: Ambystomatidae) from the Río Tonatzin, Mexico. *Phylomedusa, Journal of Herpetology*, 16 (1), 3–11.  
<https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v16i1p3-11>

**Martín-Torrijos, L., Sandoval-Sierra, J. V., Muñoz, J., Dieguez-Uribeondo, J., Bosch, J., Guayasamin, J. M.** (2015) Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) threaten Andean amphibians. *Neotropical Biodiversity*, 2, 26–36.  
<https://doi.org/10.1080/23766808.2016.1151133>

**Mastretta-Yáñez, A., Cao, R., Arzeta, S. N., Quadri, P., Escalante-Espinoza, T., Arredondo, L., Piñero, D.** (2014) ¿Será exitosa la estrategia del cambio de categoría para mantener la biodiversidad del Nevado de Toluca? *Oikos*, 12, 7–17.

**Matías-Ferrer, N.** (2006) Diferenciación genética y sistemática de las especies *A. altamiranoi*, *A. leorae*, *A. rivulare* y *A. zempoalense*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

**Mendoza-Almeralla, C., Burrowes, P., Parra-Olea, G.** (2015) Chytridiomycosis in amphibians from Mexico: a revision. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 238–248.  
<https://doi.org/10.7550/rmb.42588>

- Monroy-Vilchis, O., Heredia-Bobadilla, R. L., Zarco-González, M. M., Ávila-Akerberg, V., Sunny, A.** (2019) Genetic diversity and structure of two endangered mole salamander species of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Herpetozoa*, 32, 237–248.  
<https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e38023>
- Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. M., Domínguez-Vega, H., Sunny, A.** (2015) *Ambystoma leorae* (Taylor, 1943). New records, natural history notes and threat status. *Herpetozoa*, 27, 166–168.
- Parra-Olea, G., Zamudio, K. R., Recuero, E., Aguilar-Miguel, X., Huacuz, D., Zambrano, L.** (2012) Conservation genetics of threatened Mexican axolotls (*Ambystoma*). *Animal Conservation*, 15, 61–72.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2011.00488.x>
- Percino-Daniel R., Recuero, E., Vázquez-Domínguez, E., Zamudio, K. R., Parra-Olea, G.** (2016) All grown-up and nowhere to go: paedomorphosis and local adaptation in *Ambystoma* salamanders in the Cuenca Oriental of Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118 (3), 582–59.  
<https://doi.org/10.1111/bij.12750>
- Petit, R. J., Abdelhamid, E. M., Pons, O.** (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, 12 (4), 844–855.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96489.x>
- Pilliod, D. S., Peterson, C. R.** (2001) Local and landscape effects of introduced trout on amphibians in historically fishless watersheds. *Ecosystems*, 4, 322–333.  
<https://doi.org/10.1007/s10021-001-0014-3>
- Piñero, D., Barahona, A., Eguiarte, L., Rocha-Olivares, A., Salas-Lizana, R.** (2008) Pp. 415–445. *La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México*. En: J. Soberón, G. Halffter, J. Llorente (Comps.). Volumen I. *Conocimiento actual de la Biodiversidad. Capital natural de México*, Sarukhán, J. (Ed.). Capital Natural de México, CONABIO, México, D.F.
- Recuero, E., Cruzado-Cortes, J., Parra-Olea, G., Zamudio, K. R.** (2010) Urban aquatic habitats and conservation of highly endangered species: the case of *Ambystoma mexicanum* (Caudata, Ambystomatidae). *Annales Zoologici Fennici*, 47, 223–238.  
<https://doi.org/10.5735/086.047.0401>
- Regil-García, H. H., Franco-Maass, S., Ordoñez-Díaz, J. A. B., Nava-Bernal, G., Mallén-Rivera, C.** (2014) Procesos de deforestación y reducción de densidad del arbolado del Parque Nacional Nevado de Toluca. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 5 (23), 43–63.
- Rhoads, E. A.** (2011) Landscape genetics of the small-mouthed salamander (*Ambystoma texanum*) in a fragmented habitat, impacts of landscape change on breeding populations in Hardin County Ohio Forests. Tesis Doctoral, University of Dalton, Estado Unidos.
- Ron, S.** (2005) Predicting distribution of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the new world. *Biotropica*, 37 (2), 209–221.  
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00028.x>
- Sáenz-Romero, C., Guzmán-Reyna, R. R., Rehfeldt, G. E.** (2006) Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico: implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management*, 229 (1–3), 340–350.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.014>

- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación)** (2016) ¡Sumérgete en la acuacultura! Disponible en: <https://www.gob.mx/sagarpa/articulos/sumergete-en-la-acuacultura>, México (acceso 26 noviembre 2019).
- Santos-Barrera, G.** (2004) Enfermedades infecciosas en poblaciones de anfibios. *Biodiversitas*, 56, 1–6.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales)** (2010) *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMAR-NAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo*. Diario Oficial de la Federación, 10 diciembre 2010. Disponible en: [http://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010](http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010) (acceso 26 noviembre 2019).
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales)** (2014) *El medio ambiente en México*. Disponible en: [https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe\\_resumen14/00\\_mensajes/00\\_intro.html](https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe_resumen14/00_mensajes/00_intro.html) (acceso 23 diciembre 2019).
- Shaffer, B., Huacaz, D., Flores-Villela, O., Parra-Olea, G., Wake, D., Papenfuss T.** (2008a) *Ambystoma rivulare*. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/details/59067/0> (acceso 17 julio 2020).
- Shaffer, B., Huacaz, D., Flores-Villela, O., Parra-Olea, G., Wake, D., Papenfuss, T.** (2008b) *Ambystoma altamirani*. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org/species/59049/11875320> (acceso 17 julio 2020).
- Suárez-Mota, M. E., Téllez-Valdés, O., Martínez-Meyer, E.** (2014) Dominios climáticos de las Áreas Naturales Protegidas del Faja Volcánica Transmexicana de México. *GeoFocus*, 14, 120–143.
- Sunny, A., González-Fernández, A., D'Addario, M.** (2017) Potential distribution of the endemic imbricate alligator lizard (*Barisia imbricata imbricata*) in highlands of central México. *Amphibia-Reptilia*, 38 (2), 2–7.  
<https://doi.org/10.1163/15685381-00003092>
- Sunny, A., Monroy-Vilchis, O., Fajardo, V., Aguilera-Reyes, U.** (2014a) Genetic diversity and structure of an endemic and critically endangered stream river salamander (Caudata: *Ambystoma leorae*) in Mexico. *Conservation Genetics*, 15, 49–59.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-013-0520-9>
- Sunny, A., Monroy-Vilchis, O., Reyna-Valencia, C., Zarco-Gonzalez, M. M.** (2014b) Microhabitat types promote the genetic structure of a micro-endemic and critically endangered mole salamander (*Ambystoma leorae*) of Central Mexico. *PLoS One*, 9 (7), e103595.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103595>
- Sunny, A., Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. M.** (2018) Genetic diversity and structure of *Crotalus triseriatus*, a rattlesnake of central Mexico. *Journal of genetics*, 97 (5), 1119–1130.  
<https://doi.org/10.1007/s12041-018-1004-y>
- Taylor, E. H.** (1940) A new *Rhyacosiredon* (Caudata) from western México. *Herpetologica*, 1, 171–176.

- Taylor, E. H.** (1943) Herpetological novelties for Mexico. *University of Kansas Science Bulletin*, 29, 343–361.
- Toscana, A. A., Granados, R. R.** (2015) Recategorización del Parque Nacional Nevado de Toluca. *Política y Cultura*, 44, 79–105.
- Tyler, T., Liss, W. J., Ganio, L. M., Larson, G. L., Hoffman, R., Deimling, E., Lomnický, G.** (1998) Interaction between introduced trout and larval salamanders (*Ambystoma macrodactylum*) in high-elevation lakes. *Conservation Biology*, 12 (1), 94–105.  
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96274.x>
- Vargas-Jaimes, J., González-Fernández, A., Torres-Romero, E. J., Bolom-Huet, R., Manjarrez, J., Gopar-Merino, F., Pacheco, X. P., Garrido-Garduño, T., Chávez, C., Sunny, A.** (2021) Impact of climate and land cover changes on the potential distribution of four endemic salamanders in Mexico. *Journal for Nature Conservation*, 126066.  
<https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.126066>
- Vega-Guzmán, A., López-García, J., Manzo-Delgado, L. L.** (2008) Análisis espectral y visual de vegetación y uso de suelo con imágenes Landsat ETM+ con apoyo de fotografías aéreas digitales en el Corredor Biológico Chichinautzin, Morelos, México. *Investigaciones Geográficas, UNAM*, 67, 59–75.
- Villarreal-Hernández, V. V., Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Montoya-Ayala, R.** (2020) Natural history observations of *Ambystoma altamirani* and *Dryophytes plicatus* at sierra de las cruces, State of México, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 64 (2), 135–137.  
<https://doi.org/10.1894/0038-4909-64-2-135>
- Wilson, D. L., Johnson, J. D., Mata-Silva, V.** (2013) A conservation reassessment of the amphibians of México based on the EVS measure. *Amphibian and Reptile Conservation*, 7 (1), 97–127.
- Wilson, D. L., McCranie, J. R.** (2003) The conservation status of the Herpetofauna of Honduras. *Amphibian and Reptile Conservation*, 3 (1), 6–33.  
<https://doi.org/10.1514/journal.arc.0000012>
- Woolrich-Piña, G., Smith, G. R., Lemos-Espinal, J. A., Zamora, A. E., Ayala, R. M.** (2017) Observed localities for three endangered, endemic Mexican ambystomatids (*Ambystoma altamirani*, *A. leorae*, and *A. rivulare*) from central Mexico. *Herpetological Bulletin*, 139, 12–15.
- Zambrano, L., Valiente, E., Vander-Zanden, M. J.** (2010) Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions*, 12, 3061–3069.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-010-9697-8>
- Zamora, A. B. E., Smith, G. R., Lemos-Espinal, J. A., Woolrich-Piña, G. A., Ayala, R. M.** (2018) Effects of nonnative Rainbow Trout on two species of endemic Mexican amphibians. *Freshwater Science*, 37 (2), 389C396.  
<https://doi.org/10.1086/697700>
- Zamudio, K. R., Wieczorek, A. M.** (2007) Fine-scale spatial genetic structure and dispersal among spotted salamander (*Ambystoma maculatum*) breeding populations. *Molecular Ecology*, 16, 257–274.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03139.x>