



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

“Probabilidad de detección y porcentaje de ocupación en una población del Ajolote Arroyero de Montaña (*Ambystoma altamirani*), que habita la Sierra de las Cruces, México.”

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

Viridiana Villarreal Hernández

DIRECTOR DE TESIS

DR. JULIO A. LEMOS ESPINAL



LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO, 2019



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.



Dibujo de *Ambystoma altamirani* tomado de la descripción original por Dugès (1895), con localidad tipo en Manantial de los Axolotes de la Serranía de las Cruces.

Agradecimientos

Investigación realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM a través del proyecto IN215418: Historia natural y demografía del ajolote de arroyo de montaña (*Ambystoma altamirani*) en la Sierra de las Cruces, Estado de México. Agradezco a la DGAPA-UNAM la beca recibida para la realización del presente trabajo.

Con gran admiración, al Dr. Julio Alberto Lemos Espinal, por compartir su conocimiento y por su apoyo a lo largo de este proyecto.

A mi madre, Carmen Hernández, a quien le dedico esto con todo mi amor y agradezco infinitamente por su esfuerzo y dedicación, su apoyo, consejos, cariño y comprensión, y el enseñarme y alentarme a seguir mis sueños, cumplir mis metas y ser quien soy hoy en día.

A mi novio, compañero y mejor amigo, Carlos, por el amor que me brinda y su apoyo incondicional, por acompañarme en los días malos y los buenos durante toda la carrera.

A mi hermano, Jorge, por su apoyo y consejos.

Al equipo araña (Cris, Héctor, Lili y J.P), y todos aquellos amigos (Boni, Carlos, Den, Mau, Monse, Sandra, Alexis), compañeros y profesores con quienes tuve la dicha de coincidir y quienes hicieron de este camino algo especial.

PROBABILIDAD DE DETECCIÓN Y PORCENTAJE DE OCUPACIÓN EN UNA POBLACIÓN DEL AJOLOTE ARROYERO DE MONTAÑA (*AMBYSTOMA ALTAMIRANI*), QUE HABITA LA SIERRA DE LAS CRUCES, MÉXICO.

Resumen

Dentro del orden Caudata se encuentra la familia Ambystomatidae, representada por el género *Ambystoma* que cuenta con 17 especies en México y de las cuales 16 son endémicas. *Ambystoma altamirani* presenta la mayor concentración de poblaciones en la Sierra de las Cruces, Estado de México, y se encuentra dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 como especie amenazada debido principalmente a la contaminación y degradación de su hábitat. En los últimos años se ha ampliado el uso de los métodos de ocupación ya que requieren de menor esfuerzo y tienen menor costo comparado con otros métodos de detección y no detección. Por lo anterior, se planteó como objetivo la obtención de probabilidades de detección y porcentajes de ocupación del hábitat para una población de *A. altamirani* que habita en el arroyo “Los Axolotes” en la Sierra de las Cruces, para lo que se visitó el arroyo dos veces por semana en el período febrero-diciembre del 2018, en la primera visita se establecieron 25 puntos permanentes, en cada visita se registró el número de organismos observados, así como su estadio, LHC, peso, color y sexo; también se registraron los parámetros fisicoquímicos del arroyo una vez por mes, y los datos fueron analizados con el programa PRESENCE. Para el mejor modelo (de acuerdo al procedimiento de selección de modelos AIC) se obtuvieron tasas de ocupación, extinción, colonización y detectabilidad constantes, el segundo mejor modelo incluyó una tasa de ocupación constante y una variación en la detectabilidad con la precipitación mensual como covariable, mientras que el tercer modelo seleccionado no mostró gran diferencia con respecto al mejor modelo, concluyendo que las probabilidades de detección fueron mayores de abril a octubre, detectabilidad constante a lo largo del año y una probabilidad de colonización alta en el periodo de ocupación alta. La probabilidad de extinción fue muy variable mes con mes sin ningún tipo de patrón aparente. Se sugiere que se realicen estudios que lleven a planes de conservación y manejo de la especie, y que estos incluyan esfuerzos por mantener las características de los arroyos.

Introducción

En la actualidad una de las prioridades de conservación a nivel mundial es el estudio de poblaciones de anfibios debido a la acelerada disminución que éstas presentan alrededor del mundo. A causa de su dependencia del agua y lugares húmedos libres de contaminación, así como a la susceptibilidad que han mostrado a enfermedades de fácil dispersión, como la quitridiomycosis, producida por el hongo patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis*, las cuales han mostrado tener efectos devastadores a nivel mundial, las poblaciones de anfibios se encuentran seriamente amenazadas. Esta situación es aún más grave en diferentes grupos de anfibios y en diferentes partes del mundo. En general el orden de los caudados o salamandras han recibido menos atención en comparación con los anuros, en parte esto es debido a la dificultad para estudiar poblaciones de salamandras, ya que éstas son menos conspicuas que los anuros, y sus ciclos de vida, por lo general, requieren de condiciones ideales de aguas altamente oxigenadas, o lugares que conserven suficiente cantidad de humedad para poder desarrollarse.

Esta situación tan alarmante para las poblaciones de anfibios y en particular de salamandras, resulta en la imperiosa necesidad de establecer programas de investigación enfocados al monitoreo y evaluación de poblaciones silvestres a través de métodos rigurosos y confiables, que documenten los cambios poblacionales, así como las probabilidades de detección y ocupación del hábitat (Bailey et al., 2004).

A través de este proyecto se estudió la probabilidad de detección y porcentaje de ocupación de una población del ajolote de arroyo de montaña (*A. altamirani*), que habita la Sierra de las Cruces del estado de México.

Antecedentes

En 1971 Smith y Smith mencionaron que el animal más famoso de México en el ámbito científico era el Axolote, nombre estándar utilizado para *Ambystoma mexicanum*, pero igualmente usado para varias otras especies de ambystomas de México. Aunque popularmente la especie más conocida sigue siendo *A. mexicanum*, las otras 16 especies de este género son igualmente llamativas e importantes, y poco a poco el interés por ellas ha ido creciendo a nivel internacional.

De las 17 especies de *Ambystoma* actualmente reconocidas para México, la primera en ser descrita fue *A. mexicanum* (Shaw y Nodder, 1798), seguida por la única especie no endémica a México, *A. mavortium* (Baird, 1850), posteriormente Dugès en 1870 describió *A. dumerillii*, en 1888 *A. velasci*, y en 1895 *A. altamirani*, 45 años después Taylor describió otras cinco especies (*A. amblycephalum*, *A. bombypellum*, *A. lermaense*, *A. ordinarium* y *A. rivulare*), y poco después otras tres especies *A. rosaceum* en 1941, *A. leorae* en 1943, y *A. granulosum* en 1944. En 1963 Dixon describió una especie más (*A. flavipiperatum*), casi 20 años después, Brandon et al. (1982) describieron *A. taylori*, y Krebs y Brandon (1984) describieron *A. andersoni*. La última especie en ser descrita para México fue *A. silvense* (Webb, 2004).

El uso de modelos de porcentaje de ocupación y probabilidades de detección ha sido bastante amplio en poblaciones de fauna silvestre, sin embargo, los anfibios caudados (salamandras) son los que quizás registran el mayor número de estudios de este tipo. Algunos estudios de ocupación y detección que se han realizado recientemente, son, entre otros, el de Bailey et al. (2004) quienes propusieron y describieron modelos matemáticos para la estimación del porcentaje de ocupación y probabilidades de detección para poblaciones de salamandras terrestres; Campbell-Grant et al. (2009) que estudiaron los porcentajes de ocupación en cuatro especies de salamandras de arroyo (*Eurycea bislineata*, *E. cirrigera*, *Pseudotriton ruber*, y *Desmognathus fuscus*) en Ohio y Virginia, Estados Unidos; Chelgren et al. (2011) analizaron los cambios en la distribución, abundancia, porcentajes de ocupación y probabilidades de detección en bosques quemados de las Montañas Cascada de California para cinco especies de salamandras (*Aneides ferreus*, *Batrachoseps wrighti*, *Ensatina eschscholtzii*, *Plethodon dunni*, y *P. vehiculum*); Gould et al. (2012) estudiaron los porcentajes de ocupación en los parques Yellowstone y Grand Teton, noroeste de Wyoming, Estados Unidos, para *Ambystoma tigrinum*; Lunghi et al. (2015) describieron los porcentajes de ocupación de la salamandra *Hydromantes italicus* en cuevas del centro de Italia; Bäßinger (2017) cuantificó la disminución en abundancia y porcentajes de ocupación en la especie *Salamandra salamandra* para las poblaciones de los arroyos de Suiza; Bush et al. (2017) estudiaron la distribución y abundancia a través de modelos de marca-recaptura y ocupación, de poblaciones introducidas de la salamandra *Desmognathus monticola* en el norte de Arkansas, Estados Unidos. En realidad, el número de estudios sobre porcentajes de ocupación

y probabilidades de detección es demasiado extenso y sigue creciendo a través del tiempo, los estudios mencionados anteriormente son sólo una muestra pequeña del tipo de modelos matemáticos que recientemente se han estado utilizando en el estudio de poblaciones de salamandras.

Sin embargo, este gran auge que ha tenido el uso de los modelos de ocupación y detección no se ha visto reflejado en poblaciones de salamandra mexicanas. Aunque las salamandras mexicanas, especialmente el género *Ambystoma*, recientemente han sido el foco de atención sobre estudios de conservación y ecología, en nuestro país los modelos de ocupación y detección no han sido utilizados en este importante grupo de vertebrados terrestres.

Además, la mayoría de las 17 especies de ambystomátidos mexicanos no han sido estudiadas, y lo que se sabe de ellas se limita a las notas de historia natural y descripción de las características morfológicas que las definen como especies, las cuales se encuentra en las descripciones originales de ellas. La especie más estudiada es *Ambystoma mexicanum*, la cual goza de gran popularidad que ha ganado pues su única población silvestre que le sobrevive está disminuyendo drásticamente su tamaño y se desarrolla en una de las ciudades más grandes del mundo, lo que ha resultado que en la actualidad se le considere en Peligro Crítico de Extinción por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Sin embargo, el resto de las especies son igualmente importantes, tanto por su carácter endémico a nuestro país, como por el alarmante estatus de conservación en el que se encuentran. Otra especie que ha sido ampliamente estudiada es *A. mavortium*, esto debido a su carácter trinacional que le da su extensa distribución que va desde el sur de Canadá hasta el norte de México. Desafortunadamente, el mayor número de estudios sobre esta especie ha sido desarrollado en poblaciones de Estados Unidos, no de México.

Las especies de *Ambystoma* que habitan en arroyos que rodean al Valle de México (*A. altamirani*, *A. leorae* y *A. rivulare*), recientemente han sido el foco de atención de varios estudios. En parte, esto se debe a la facilidad para acceder a las poblaciones de estas especies y a las numerosas universidades del área metropolitana de las ciudades de México y Toluca, las cuales tienen diversos departamentos relacionados con el manejo de recursos naturales. De estas tres especies destaca *A. altamirani* la cual es la que se aborda en la presente investigación de tesis, ésta es la especie de ajolote arroyero más estudiada del centro de México. Actualmente está considerada “En Peligro de Extinción” en la lista roja de especies amenazada de la UICN 2019-2 (consultada julio 2019). En nuestro país está catalogada como “Amenazada” en el listado de la NOM-059ECOL (SEMARNAT, 2010). De acuerdo con Wilson et al. (2013) tiene una puntuación de viabilidad ambiental (EVS por sus siglas en inglés) de 13, indicando que está en el extremo superior de la categoría de amenaza media. *Ambystoma altamirani* se desarrolla en las montañas altas de los estados de México, Morelos y la Ciudad de México, lo que sugiere que puede estar enfrentando grandes amenazas de conservación debido al crecimiento acelerado que está teniendo la Ciudad de México, la cual incluye parte del Estado de México, y a sus efectos sobre el ambiente (Lemos-Espinal et al., 1999; Woolrich-Piña et al., 2017). Además, algunas poblaciones de *A. altamirani* parecen estar amenazadas por la introducción de la Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) (Estrella Zamora et al., 2018), y puede estar experimentando un cuello de botella genético debido al aislamiento de sus poblaciones en diferentes arroyos, lo que podría estar reduciendo su variación genética (Parra-Olea et al., 2011; Heredia-Bobadilla et al., 2017).

Objetivos

1. Obtener las probabilidades mensuales de detección y porcentajes de ocupación del hábitat de la población de *A. altamirani* que habita en el Arroyo Los Axolotes, Mpio. Isidro Fabela, estado de México.
2. Comparar las probabilidades de detección y porcentajes de ocupación del hábitat entre meses del año para la población de *A. altamirani* que habita en el Arroyo Los Axolotes, Mpio. Isidro Fabela, estado de México.
3. Comparar las probabilidades de detección y porcentajes de ocupación del hábitat entre organismos branquiados y metamorfoseados, para la población de *A. altamirani* que habita en el Arroyo Los Axolotes, Mpio. Isidro Fabela, estado México.
4. Describir aspectos de la ecología de la población (abundancia, distribución, uso de sustratos, proporción de sexos y estructura de tallas) de *A. altarmirani* que habita en el Arroyo Los Axolotes, Mpio. Isidro Fabela, estado de México.

Hipótesis

Las probabilidades de detección serán mayores en la estación de lluvias que en la estación seca, y los organismos branquiados tendrán mayores probabilidades de detección en la estación de lluvias, contrario a los organismos metamorfoseados los cuales tendrán mayor probabilidad de detección en la estación seca. Asimismo, el porcentaje de ocupación será mayor en la estación de lluvias que en la estación seca.

Método

Descripción del organismo de estudio:

La familia Ambystomatidae está limitada al norte de América. Se distribuye desde el sur de Canadá y norte de los Estados Unidos hasta el Eje Transvolcánico de la parte central de México. Esta familia está representada por un solo género, *Ambystoma*, y 35 especies, 17 de éstas habitan en México. Ocho de estas especies están consideradas “Críticamente en Peligro de Extinción” en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (*A. amblycephalum*, *A. andersoni*, *A. bombypellum*, *A. dumerilii*, *A. granulorum*, *A. leorae*, *A. mexicanum*, y *A. taylori*); cuatro están consideradas en “Peligro de Extinción” (*A. altamirani*, *A. flavipiperatum*, *A. lermaense* y *A. ordinarium*); otras tres tienen el estatus de “Bajo Riesgo - Preocupación Menor” (*A. mavortium*, *A. rosaceum* y *A. velasci*); y las dos restantes se encuentran con “Datos Insuficientes” para ubicarlas en alguna categoría de protección (*A. rivulare* y *A. silvense*) (<https://www.iucnredlist.org>– consultada el 2 de julio del 2019).

Ambystoma altamirani es un habitante de arroyos de montañas altas del centro de México, la mayor concentración de sus poblaciones está en la Sierra de las Cruces del estado de México, pero también se ha registrado en la Ciudad de México y el estado de Morelos. Esta especie ocupa arroyos de aguas claras y limpias, altamente oxigenadas y de temperaturas frías. La degradación ambiental antrópica de la Sierra de las Cruces está afectando drásticamente las poblaciones de *A. altamirani* por su dependencia de agua en la forma de arroyos libres de contaminación y sitios de humedad alta. Este problema es aún más grave debido a que desconocemos la ecología poblacional y biología de las poblaciones de este

ajolote. Esta degradación ambiental está ocurriendo con rapidez y está relacionada con los cambios políticos y económicos de esta región. Desafortunadamente, la tendencia de estos cambios está más orientada a la devastación de los ecosistemas y el incremento de la pobreza debido a la ausencia de prácticas forestales sustentables en la Sierra las Cruces. Es especialmente urgente estudiar los recursos naturales de esta región para poder proponer prácticas sustentables que preserven los recursos naturales de la Sierra de las Cruces (Lemos-Espinal et al., 2015a, 2016a).

Descripción del área de estudio:

La Sierra de las Cruces se localiza en el extremo noroeste del estado de México, su punto más alto está representado por el Cerro de las Navajas con 3,710 m de altitud. Los escurrimientos de esta cima desaguan a una serie de arroyos permanentes que corren a través de praderas y cañadas rodeadas de masas puras de *Pinus hartwegii* y bosques mixtos de *P. hartwegii*, *P. montezumae* y *Abies religiosa*. Estos arroyos corren de noroeste a sureste y alimentan a la Presa Iturbide en el municipio de Isidro Fabela. Las praderas ocupadas por estos arroyos se presentan en un intervalo altitudinal de 2,830 a 3,460 m sobre el nivel del mar (Fig. 1). La primera pradera que recibe las aguas de escurrimiento del Cerro Las Navajas, recibe este mismo nombre, Llano Las Navajas, la cual es una extensa pradera sobre la cara sur del Cerro Las Navajas (Lemos-Espinal et al., 2016a).



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

Precisamente, es en el Llano Las Navajas, donde se localiza la población de estudio. Ésta ocupa el Arroyo Los Axolotes, Mpio. Isidro Fabela, Sierra de las Cruces, estado de

México (19°32'12.2"N, 99°29'52.7"O, 3479 m). El Llano Las Navajas es un extenso pastizal de aproximadamente 100 hectáreas, la vegetación dominante en el pastizal está representada por *Bouteloa* spp., *Festuca* spp., *Muhlenbergia* spp., y *Stipa* spp., este pastizal se encuentra rodeado por un bosque de *Pinus hartwegii*. El Arroyo Los Axolotes corre a lo largo de la orilla sur del pastizal. Aunque este arroyo es permanente, entre diciembre y abril está limitado a un canal principal que incluye varias pozas someras (≤ 3.5 m diámetro, ≤ 1 m profundidad) las cuales se conectan por ramificaciones del canal principal, las cuales presentan un flujo muy lento. En contraste, entre mayo y noviembre, el agua de la superficie fluye en dos canales o cauces principales, los cuales son más profundos y anchos. Varias áreas pantanosas así como arroyos pequeños se observan en el lado noroeste del pastizal. Las actividades humanas están concentradas en la orilla norte del pastizal y éstas consisten en pastoreo de ganado vacuno y bovino y actividades recreativas los fines de semana. La mayoría de las actividades humanas están concentradas a las orillas del pastizal y no parecen afectar grandemente al arroyo o, si lo hacen, únicamente a secciones pequeñas de él, que se encuentran fuera de la sección de estudio. El arroyo está habitado por *A. altamirani*, y la mayoría de los individuos (larvas y adultos) se agregan en la porción del arroyo que corre a través del llano, aunque también se han registrado individuos en las partes del arroyo que corren dentro del bosque.

En este sitio, se presentan lluvias esporádicas desde el mes de abril, incrementando gradualmente su intensidad en los meses de mayo y junio, y mostrando el valor máximo de precipitación media mensual en los meses de julio a octubre. De noviembre a marzo, la precipitación media mensual es casi nula, el flujo de agua en el arroyo disminuye mucho al grado de quedar reducido a delgados hilos de agua que fluyen entre pozas de agua estática. Por otra parte, la temperatura media mensual es relativamente constante, fluctuando entre 12 y 18 grados centígrados. Los valores máximos de precipitación y temperatura medias mensuales coinciden en el mes de agosto (Cuadro 1; Fig. 2) (valores de la estación meteorológica 15231 – “Presa Iturbide” para el periodo 1977 – 2015, generados por Comisión Nacional del Agua [CONAGUA] – consultada 9 de mayo, 2019: <https://smn.conagua.gob.mx/tools/RECURSOS/Mensuales/mex/00015231.TXT>).

Cuadro 1. Valores mensuales promedio de precipitación y temperatura mensuales obtenidos para un periodo de 34 años (1977-2015 con años faltantes), de la estación meteorológica 15231 – Presa Iturbide, municipio de Isidro Fabela, Estado de México. Los valores se presentan ± 1 Error Estándar (EE). Fuente:

<https://smn.conagua.gob.mx/tools/RECURSOS/Mensuales/mex/00015231.TXT>

Comisión Nacional del Agua (CONAGUA – consultada 9 de mayo, 2019)

MES	Precipitación (mm) ± 1 EE	Temperatura (°C) ± 1 EE
Enero	27.333 \pm 1.85	6.8315 \pm 0.097
Febrero	28.578 \pm 2.365	7.7423 \pm 0.099
Marzo	25.615 \pm 1.072	9.0927 \pm 0.096
Abril	45.302 \pm 1.251	10.61 \pm 0.103
Mayo	94.802 \pm 2.865	11.038 \pm 0.093
Junio	257.16 \pm 5.132	11.092 \pm 0.098
Julio	304.09 \pm 4.22	10.704 \pm 0.11
Agosto	291.32 \pm 3.709	10.781 \pm 0.108

Septiembre	276.21 ± 4.542	10.073 ± 0.09
Octubre	118.33 ± 2.906	8.947 ± 0.089
Noviembre	41.22 ± 1.835	7.9732 ± 0.102
Diciembre	14.77 ± 0.732	6.872 ± 0.098

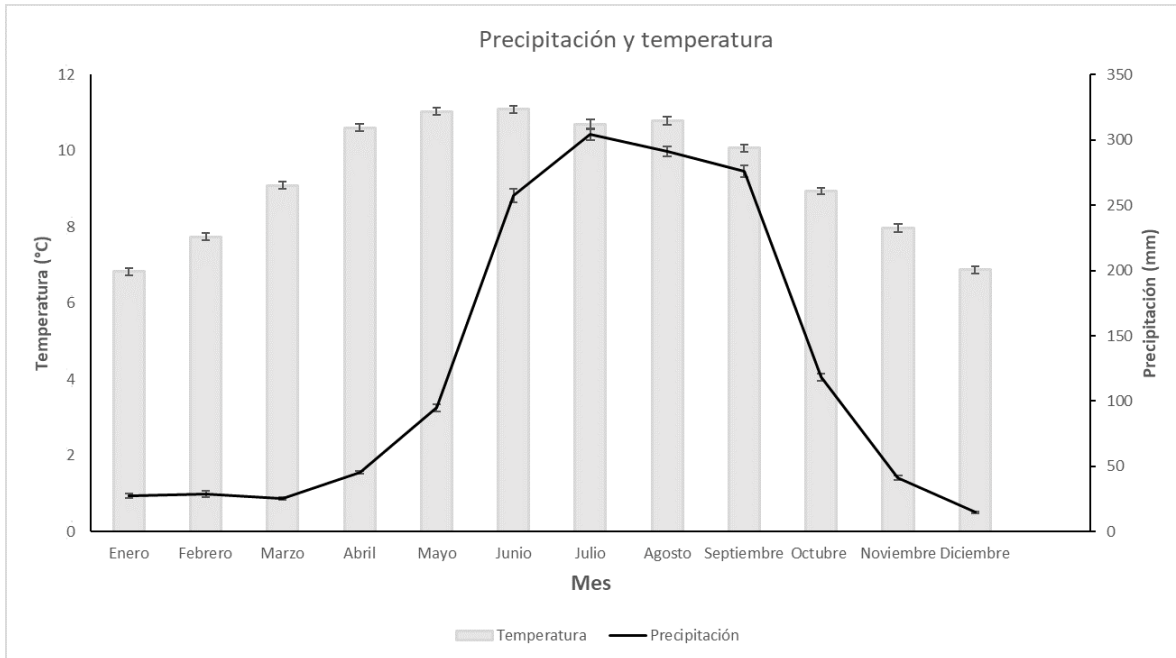


Fig. 2 Variación de la precipitación media mensual (ojiva – polígono de frecuencias) y la temperatura media mensual (histograma – gráfica de barras). Los valores graficados representan el promedio mensual para el periodo de 1977 – 2015 y para la estación meteorológica 15231- “Presa Iturbide”, cada valor mensual se presenta ± un error estándar (fuente: CONAGUA – consultada 9 de mayo, 2019).

Trabajo de Campo

Se visitó el Arroyo Los Axolotes una o dos veces cada semana, a partir del mes de febrero 2018, para registrar la presencia de *A. altamirani* (así como la de otros anfibios). En este arroyo se establecieron 25 sitios permanentes, cada uno de ellos de 5 m de longitud del arroyo. El inicio de cada una de estas secciones de 5 m estuvo separado 40 m del inicio de la sección próxima sobre el arroyo (Fig. 3). Se utilizaron puntos de referencia de un geoposicionador móvil para identificar el inicio de cada sección, adicionalmente, en la primera visita fueron marcados estos puntos de inicio con pintura de color naranja (Cuadro 2). En cada muestreo se revisó minuciosamente cada sección del arroyo para la búsqueda visual de *A. altamirani*, también fue utilizado un gancho herpetológico para revisar el fondo del arroyo y las cavidades a los lados de éste con la finalidad de inducir movimientos de cualquier salamandra y así hacerlas más aparentes. Además, se buscó debajo de rocas y otros objetos en cada una de las secciones del arroyo. Se hizo el esfuerzo de capturar todas las salamandras observadas, sin embargo, no todas fueron capturadas, aquellas que se observaron, pero no se capturaron, sólo fueron registradas como individuos observados. Con

ayuda de una red acuática, fueron capturadas y se tomaron las siguientes: longitud hocico cloaca (LHC; desde la punta del hocico hasta la margen anterior de la cloaca [mm]) utilizando una regla de plástico transparente, y masa corporal de cada individuo (g) utilizando una balanza electrónica de joyero. Para salamandras adultas también se determinó el sexo con base en la presencia de un abultamiento en la región de la cloaca sobre ambos lados de la cola en el caso de los machos, y en la ausencia de este abultamiento en el caso de las hembras (Brandon y Altig, 1973), y el estadio de desarrollo de cada salamandra fue registrado (huevo, larva [organismos con presencia de branquias], adulto [organismos transformados que carecen de branquias]). Todas las salamandras fueron liberadas en el punto de captura después de haberlas medido. Cada mes se seleccionó *a priori* y arbitrariamente la fecha de una visita para medir las características del arroyo. Se midió la anchura y profundidad del arroyo de cada sitio al centímetro más cercano con un flexómetro de 3 m, oxígeno disuelto, salinidad y temperatura del agua utilizando un conductímetro modelo YSI-85 (YSI Incorporated, Yellow Springs, Ohio), y la velocidad del agua sobre la superficie y sobre la parte media de la columna de agua utilizando un flujómetro manual (Xylem Inc., White Plains, New York). Se caracterizó la vegetación de cada sitio como pastos y hierbas emergentes, algas y plantas acuáticas sumergidas, o sin vegetación. Y el color del sustrato fue categorizado como negro, blanco amarillento, o café bronce, para evaluar la posible criptósis de la salamandra con el fondo del arroyo, y el tipo del fondo de arroyo como lodoso, lodoso con grava, grava, rocoso, o arenoso, o las diferentes combinaciones de estos.

Cuadro 2. Coordenadas geográficas de los 25 sitios de muestreos del Arroyo Los Axolotes, Sierra de las Cruces, municipio de Isidro Fabela, Estado de México. Los sitios están separados entre sí por 40 m (sitios contiguos) haciendo un total de 1,000 m de arroyo.

Sitio	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud (msnm)
1	19°32'18.8"	- 99°29'44.1"	3,466
2	19°32'18.2"	- 99°29'44.1"	3,466
3	19°32'17.5"	- 99°29'43.8"	3,465
4	19°32'16.1"	- 99°29'44.3"	3,459
5	19°32'14.6"	- 99°29'43.5"	3,459
6	19°32'13.1"	- 99°29'43.5"	3,459
7	19°32'11.9"	- 99°29'43.8"	3,458
8	19°32'10.3"	- 99°29'43.7"	3,458
9	19°32'9.1"	- 99°29'44.3"	3,460
10	19°32'8.1"	- 99°29'45.6"	3,455
11	19°32'7.3"	- 99°29'45.4"	3,458
12	19°32'5.9"	- 99°29'46.9"	3,457
13	19°32'4.5"	- 99°29'47.9"	3,457
14	19°32'3.7"	- 99°29'48.4"	3,457
15	19°32'3.8"	- 99°29'49.4"	3,456
16	19°32'2.5"	- 99°29'50.1"	3,453
17	19°32'1.2"	- 99°29'50.4"	3,451
18	19°32'0.2"	- 99°29'50.0"	3,452
19	19°32'57.5"	- 99°29'50.7"	3,453
20	19°31'56.5"	- 99°29'49.9"	3,450

21	19°31'55.1"	- 99°29'50.0"	3,452
22	19°31'53.0"	- 99°29'52.4"	3,453
23	19°31'50.5"	- 99°29'53.6"	3,451
24	19°31'49.0"	- 99°29'53.7"	3,451
25	19°31'48.4"	- 99°29'54.8"	3,452

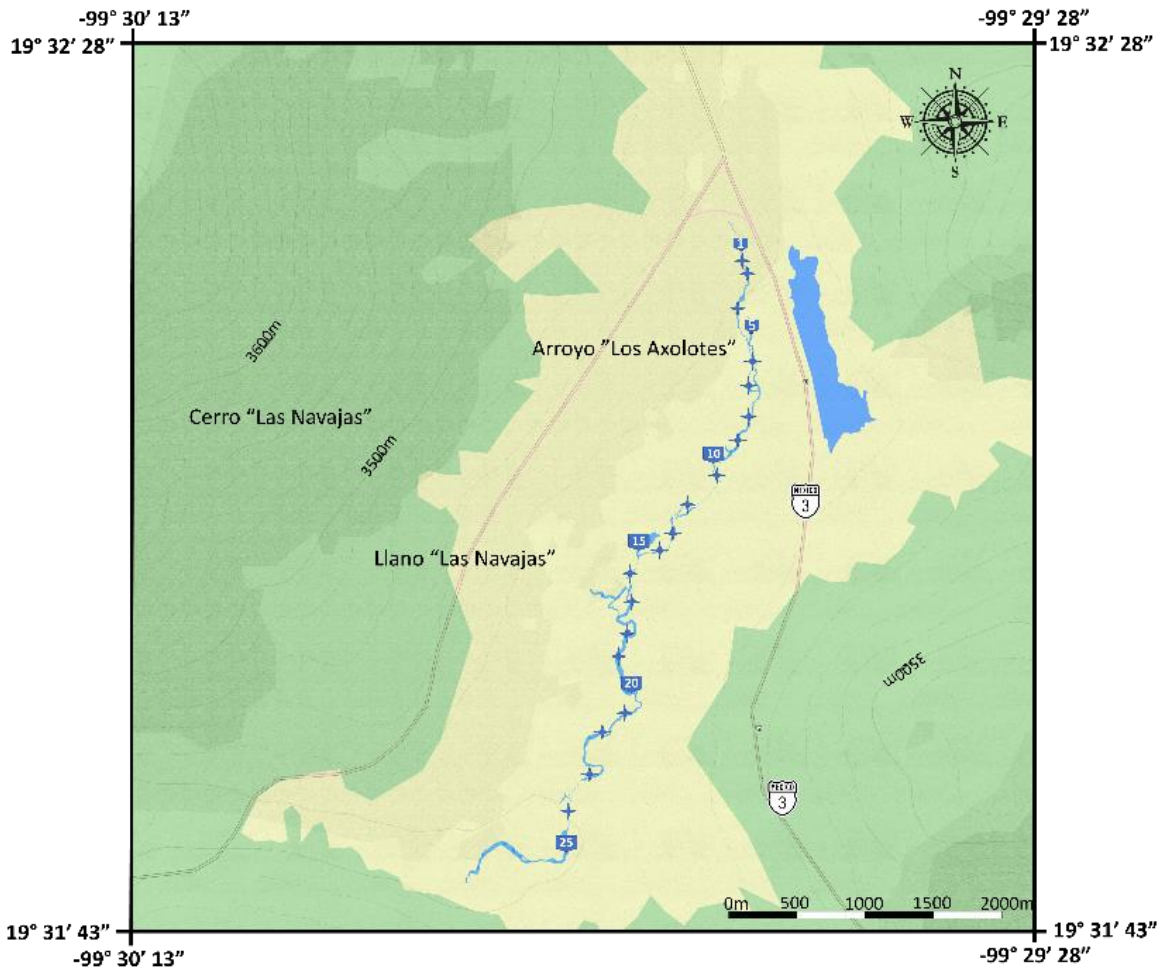


Fig. 3 Mapa de la zona de estudio mostrando los 25 sitios de muestreo del Arroyo Los Axolotes, Sierra de las Cruces, municipio de Isidro Fabela, Estado de México. Los sitios están separados entre sí por 40 m (sitios contiguos) haciendo un total de 1,000 m de arroyo.

Análisis de datos

Los censos repetidos de cada sitio dentro de un mismo mes y entre meses permitieron examinar las probabilidades de detección y ocupación del hábitat para *A. altamirani* a lo largo del Arroyo Los Axolotes, así como evaluar la relación entre las probabilidades de detección y las características del arroyo. Adicionalmente se obtuvieron las probabilidades de colonización y extinción para cada uno de los sitios. Se utilizó el programa de libre acceso PRESENCE Versión 2.12.26 (última modificación 16 de marzo, 2019). para estimar las probabilidades de detección, ocupación, colonización y extinción, todas ellas dentro del

mismo mes y entre los meses (ver MacKenzie et al., 2003; Mazerolle et al., 2007; Mazerolle, 2015 para detalles de estos métodos). En breve, estos métodos son muy similares a los métodos de marcaje y recaptura tal que Pollock (1982) y Pollock et al. (1990) utilizaron datos sobre la presencia y ausencia de individuos observados en cada muestreo para generar estimaciones de las probabilidades de detección y ocupación. Dada la extensión de los muestreos repetidos para múltiples sitios, este diseño permitió una evaluación rigurosa de las probabilidades de detección y ocupación (ver Bailey et al., 2007). Asimismo, fue utilizado el programa PRESENCE para determinar el mejor modelo que describió cuáles características del arroyo influyen sobre las estimaciones de ocupación para cada sección del Arroyo Los Axolotes (por ejemplo, Mazerolle et al., 2007; ejemplos de este tipo de análisis se pueden encontrar en Kroll et al., 2008; Campbell-Grant et al., 2009). Este programa utiliza el criterio de información de Akaike para evaluar cuál es el mejor modelo (Burnham y Anderson, 2002).

El programa PRESENCE es un software que usa Windows como base y que fue desarrollado principalmente para la creación de modelos de ocupación del hábitat y datos de detección/no detección, sin embargo, a través de él también se obtienen las probabilidades de colonización y extinción (extirpación) de sitios entre estaciones (meses). La situación de muestreo básica para estos modelos es que en una determinada región, unidades de muestreo propiamente definidas son revisadas para establecer la presencia/ausencia de una especie determinada. Sin embargo, debido a una detección imperfecta, la especie no siempre es detectada lo que da lugar a ausencias falsas, las cuales no siempre son consideradas y pueden resultar en conclusiones erróneas sobre la presencia o distribución de la especie. Para resolver este problema de detección, en cada una de las estaciones (en este caso, en cada uno de los meses) se revisan repetidamente cada una de las unidades de muestreo. La detección/no detección de la especie en cada uno de los muestreos múltiples es registrada proporcionando la información necesaria para separar las ausencias falsas de las ausencias verdaderas.

Las visitas repetidas a una unidad de muestreo producen historias de detección que muestrean la secuencia de detecciones y no detecciones de la especie en esa unidad de muestreo. La historia de detección de los individuos de la especie de interés se ingresa al programa a través de secuencias de unos y ceros, los que respectivamente indican si fue detectado o no en cada una de las unidades de muestreo. Por ejemplo, suponiendo que en la unidad de muestreo número 12 del Arroyo los Axolotes, en un mes específico en el que haya hecho cuatro visitas y encontrando a esa unidad no ocupada en la primera visita, ocupada en la segunda visita, no ocupada en la tercera visita y ocupada en la cuarta visita, su historia de detección sería:

$$h_{12} = 0 \ 1 \ 0 \ 1$$

y la declaración de probabilidad de esa unidad sería:

$$\Pr (h_{12} = 0 \ 1 \ 0 \ 1) = \Psi_{12}(1-p_{12,1})p_{12,2}(1-p_{12,3})p_{12,4}$$

Donde Psi (Ψ_{12}) representa la probabilidad de que la unidad 12 se encuentre ocupada.

Resultado y discusión

A lo largo del periodo muestreado (febrero 2018 – enero 2019), se registró un total de 786 individuos (307 larvas [30 de ellas menores a 25 mm LHC], 457 adultos, y 22 que no fue posible clasificar en larvas o adultos por la poca visibilidad) y 58 huevos. Los individuos fueron clasificados en larvas (organismos con branquias) y adultos (organismos metamorfoseados que ya perdieron las branquias), con esto se obtuvo la Fig. 4 en donde se observa que los individuos con branquias están presentes durante prácticamente todo el año, pero presentan su mayor abundancia de los meses de marzo a julio, mientras que los individuos metamorfoseados se observaron principalmente de agosto a diciembre. Adicionalmente, para tener una visión clara de la época en que eclosionan las larvas se dividió a éstas en larvas menores o iguales a 25 mm (individuos de reciente aparición), y larvas mayores a 25 mm (individuos que tienen más de un mes de haber salido del huevo).

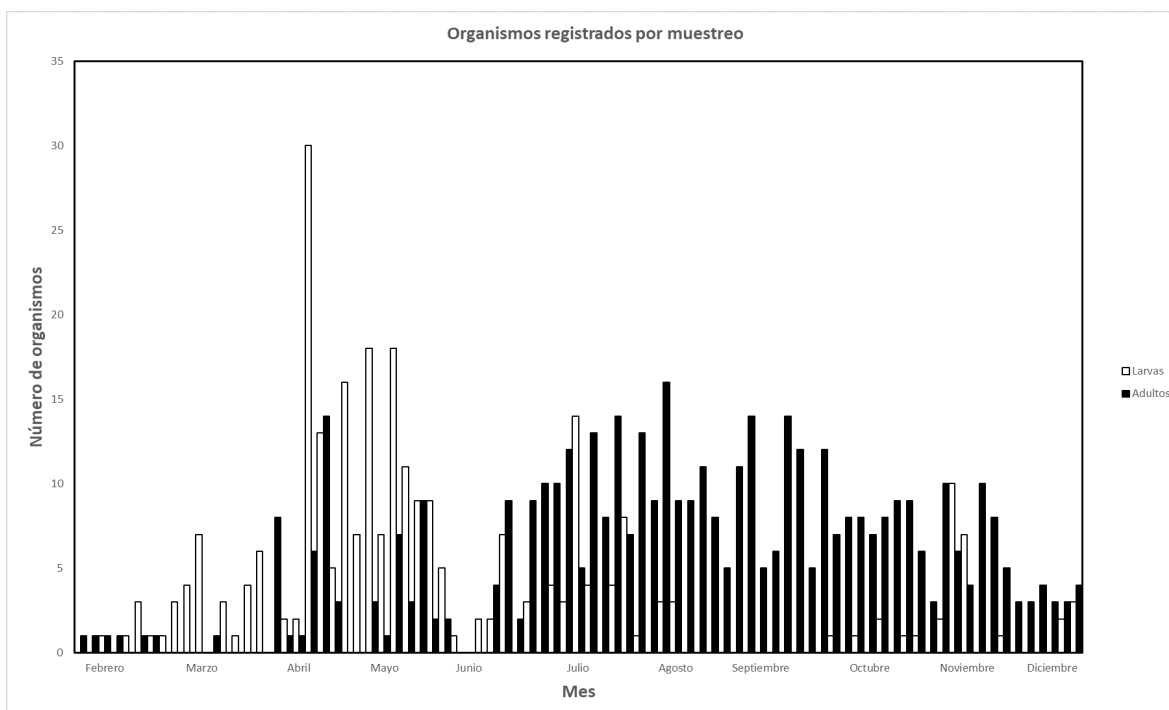


Fig. 4 Número de organismos registrados en cada muestreo. Los organismos observados fueron divididos en larvas (barra blanca – organismos con branquias) y adultos (barra negra - organismos metamorfoseados que ya perdieron las branquias).

Para poder apreciar mejor la relación entre la proporción de organismos con branquias (larvas) y organismos metamorfoseados (adultos), se hizo una gráfica de porcentaje de larvas y adultos presentes en cada día muestreado (Fig. 5). En esta gráfica se observa que el intervalo de tiempo de mayor abundancia de larvas corresponde al periodo comprendido de marzo a julio, y el de mayor abundancia de adultos se presenta entre agosto y diciembre.

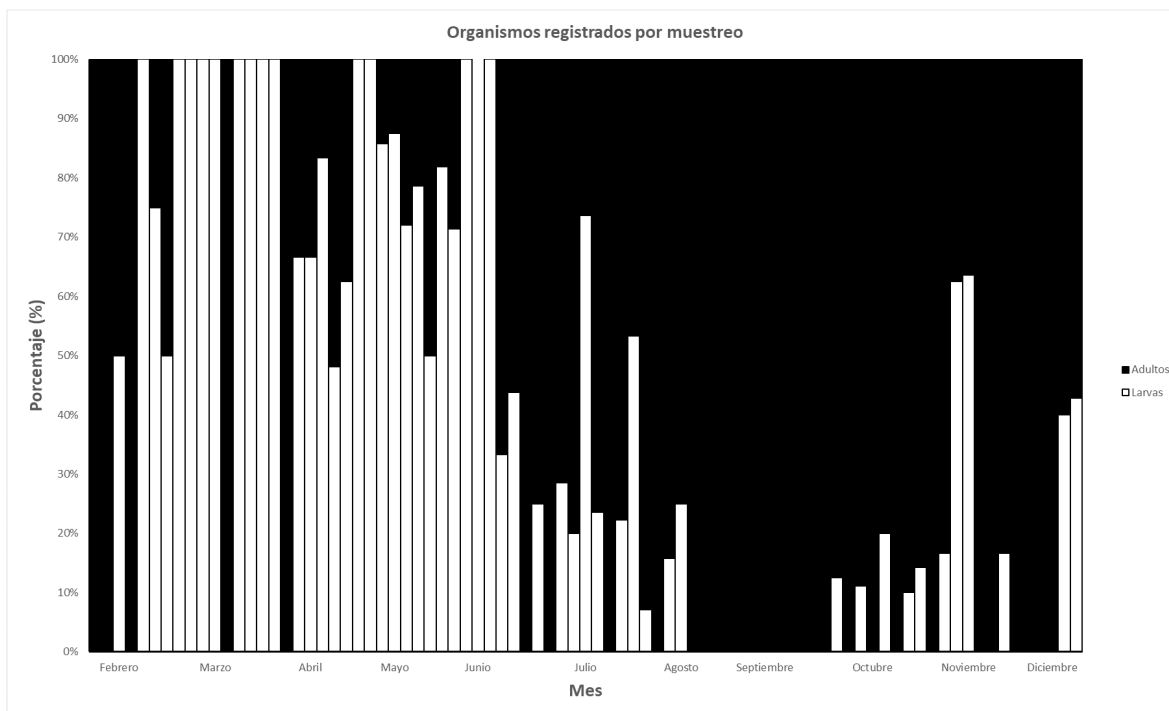


Fig. 5 Porcentaje de larvas (barra blanca) y adultos (barra negra) presentes en cada día muestreado.

Fue posible observar individuos de *A. altamirani* por lo menos una vez durante el periodo de estudio en 24 de los 25 sitios permanentes. El número promedio de individuos observados difirió entre los meses muestreados con un pico muy evidente en julio y con muy pocas observaciones en febrero, marzo y el periodo de agosto a diciembre ($F_{10,73} = 3.953$, $P = 0.0003$). Un estudio previo sobre *A. altamirani* en este mismo arroyo encontró un pico similar de abundancia de junio a agosto (Lemos-Espinal et al., 2016b). La abundancia de poblaciones de *Ambystoma leorae* también presenta un pico entre los meses de mayo a julio en los arroyos de las montañas que rodean la ciudad de México (Sunny et al., 2014; Lemos-Espinal et al., 2017). Este pico en abundancia coincide con el pico de precipitación reportado para el área de estudio (ver Fig. 2).

Adicionalmente, se obtuvieron los valores mensuales promedio de oxígeno disuelto (O_2 mg/l), temperatura ($^{\circ}C$), salinidad (ppm), y velocidad de corriente (m/seg), para cada uno de los sitios en donde se registraron individuos *A. altamirani*, utilizando un multímetro YSI-85 (Cuadro 3). Los valores más altos de oxígeno disuelto y temperatura se observaron entre los meses de julio y octubre, la salinidad y velocidad de corriente presentaron valores superiores a cero (0) únicamente en el periodo de julio a septiembre.

Cuadro 3. Valores mensuales promedio (febrero 2018 – enero 2019) de Oxígeno Disuelto (mg/l), Temperatura ($^{\circ}C$), Salinidad (ppm), y Velocidad de Corriente (m/seg), para el Arroyo Los Axolotes. Se presenta el valor promedio ± 1 Error Estándar (EE).

MES	O_2 Disuelto (mg/l ± 1 EE)	Temperatura ($^{\circ}C \pm 1$ EE)	Salinidad (ppm ± 1 EE)	Velocidad (m/seg ± 1 EE)
-----	-------------------------------------	--	-------------------------------	---------------------------------

Febrero	2.576 ± 0.086	14.61 ± 0.661	0 ± 0	0 ± 0
Marzo	2.492 ± 0.1064	15.62 ± 0.431	0 ± 0	0 ± 0
Abril	2.803 ± 0.1055	15.37 ± 0.56	0 ± 0	0 ± 0
Mayo	4.132 ± 0.1492	16.74 ± 0.211	0 ± 0	0 ± 0
Junio	3.947 ± 0.1218	17.81 ± 0.18	0 ± 0	0 ± 0
Julio	6.453 ± 0.0759	16.2 ± 0.29	0.112 ± 0.04	0.012 ± 0.009
Agosto	6.456 ± 0.085	18.724 ± 0.459	0.216 ± 0.065	0.128 ± 0.041
Septiembre	6.359 ± 0.0945	16.82 ± 0.359	0.36 ± 0.083	0.232 ± 0.065
Octubre	5.808 ± 0.1115	16.54 ± 0.347	0 ± 0	0 ± 0
Noviembre	3.237 ± 0.0316	13.63 ± 0.597	0 ± 0	0 ± 0
Diciembre	2.928 ± 0.1068	15.62 ± 0.389	0 ± 0	0 ± 0
Enero	2.389 ± 0.0728	15.79 ± 0.184	0 ± 0	0 ± 0

Al analizar el promedio mensual del número de individuos observados en cada sitio a lo largo del arroyo, es claro que algunos sitios fueron ocupados por más ambystomas que otros sitios. Una posible explicación es que el hidropериodo de los sitios podría estar afectando la abundancia de ambystomas. Sitios que estuvieron secos algunas veces durante el periodo de estudio tuvieron un promedio de número de ambystomas observados por mes, menor que aquellos que nunca se secaron ($F_{1,23} = 3.94$, $P = 0.059$). Hubo un efecto significativo del tiempo indicando variación en la abundancia entre meses (tiempo: $F_{10,14} = 5.01$, $P = 0.003$). También, hubo un efecto significativo de la interacción tiempo con condición seca mostrando un promedio menor de abundancia en mayo y junio comparado con aquellos sitios que no se secan (tiempo * condición seca: $F_{10,14} = 3.54$, $P = 0.015$). La diferencia más grande coincidió con los meses antes del incremento de la precipitación (ver Fig. 2), y aquellos meses cuando la condición seca fue más común. Por lo que parece que los sitios a lo largo del Arroyo Los Axolotes que se secan a cualquier tiempo durante el año, aun si es solamente por un periodo corto de tiempo (algunos de ellos se observaron secos tan sólo en una visita), tienen menos individuos observados que aquellos sitios que no se secan. Estos resultados son consistentes con otros estudios sobre el efecto de la sequedad en la abundancia de poblaciones de *Ambystoma*, con los hábitats secos teniendo menores abundancias que los hábitats no secos (ejem., Semlitsch, 1983), y la sequía negativamente afectando la ocupación (Walls et al., 2013; Anderson et al., 2015; Davis et al., 2017). La importancia de los sitios no secos es probablemente manifestada en estudios previos de *A. altamirani* realizado en el Arroyo Los Axolotes que encontraron sitios con *A. altamirani* donde los sitios eran más anchos y profundos comparados con sitios sin *A. altamirani* (Lemos-Espinal et al., 2016b).

Una limitante del estudio realizado es que no se consideraron los hábitats terrestres que rodean al Arroyo Los Axolotes como un factor en la distribución de *A. altamirani*. Se sabe que otras especies de *Ambystoma* se ven afectadas por la pérdida de bosque a lo largo de arroyos (ejem., Niemiller et al., 2006; Perkins y Hunter, 2006; Maigret et al., 2014) o por los hábitats terrestres que rodean humedales (Gorman et al., 2009; Anderson et al., 2015; Crawford et al., 2017). De hecho, Sunny et al. (2014) encontró que dos de los tres microhábitats más importantes para poblaciones de *A. leorae* de arroyos cercanos a la Ciudad de México estuvieron relacionados con la vegetación alrededor de estos arroyos. En el futuro, el análisis de los hábitats terrestres asociados al Arroyo Los Axolotes será necesario. En particular, esta información es necesaria para entender cuáles son los impactos potenciales

de los efectos humanos sobre los hábitats terrestres que podrían existir sobre las salamandras de este arroyo.

El promedio de longitud hocico cloaca (LHC) varió significativamente entre meses, con un promedio mucho mayor en febrero que en todos los otros meses ($F_{10,111} = 2.14$, $P = 0.027$). Sin embargo, la estructura de tallas de la población de *A. altamirani* del Arroyo Los Axolotes es relativamente constante a través del año, con la única excepción de la aparición de larvas pequeñas (< 25 mm LHC) en mayo, junio y julio. La observación de larvas en estos meses es consistente con observaciones previas de masas de huevos en junio para *A. altamirani* en el Arroyo Los Axolotes (Lemos-Espinal et al., 2016b). La presencia constante de individuos entre 40 y 90 mm de LHC sugiere la presencia de individuos no transformados (larvas) e individuos transformados a través de todo el año ya que la transformación en esta población ocurre entre 63 y 70 mm de LHC (Lemos-Espinal et al., 2016b). Sin embargo, la proporción de individuos branquiados (larvas) en el Arroyo Los Axolotes varía entre meses, siendo esta mayor entre marzo y mayo con muy pocos o ninguno entre agosto y octubre (Kruskal Wallis: $\chi^2_{10} = 45.99$, $P < 0.0001$). Esto puede deberse a que la transformación de los individuos coincide con el periodo inmediato al punto más bajo en la profundidad del arroyo (esto es, un periodo seguido de varios meses de precipitación baja; ver Fig. 2).

La proporción de sexos de *A. altamirani* varió entre meses con algunos meses mostrando un sesgo hacia machos y otros meses mostrando un sesgo hacia hembras, con una tendencia a que los machos fueran más abundantes en febrero, julio, agosto y noviembre (Kruskal Wallis: $\chi^2_{10} = 19.5$, $P = 0.034$). Varias poblaciones y especies de *Ambystoma* tienden a tener un sesgo hacia machos (*A. annulatum*, Semlitsch et al., 2014; *A. maculatum*, Flageole y Leclair, 1992; Davis et al., 2018; Homan et al., 2018; *A. macrodactylum*, Beneski et al., 1986; *A. texanum*, Williams et al., 2009; Semlitsch y Anderson, 2016; *A. tigrinum*, Semlitsch, 1983; Williams et al., 2009). Sin embargo, Rose (1976) encontró que larvas de *Ambystoma tigrinum* tuvieron un sesgo hacia las hembras debido a que los machos se transforman antes que las hembras, pero los individuos transformados mostraron un sesgo hacia los machos. Homan et al. (2007) encontraron que la proporción de sexos del complejo *Ambystoma laterale-jeffersonianum* tuvo un sesgo hacia la proporción de hembras mientras que *Ambystoma maculatum* mostró un cambio de un sesgo hacia la proporción de macho a un sesgo hacia la proporción de hembras en un estudio que duró 5 años.

El sustrato en donde se observó a el mayor número de individuos fue el lodo (40.4%), seguido de la arena con grava o rocas (22.1%), y el lodo con grava o rocas (13.4%). Adicionalmente, sustratos que incluyeron lodo constituyeron el 71.4% de las observaciones, sugiriendo que el lodo puede ser un sustrato importante para esta especie de *Ambystoma*. Los sustratos rocosos, tales como el tepetate, grava y roca dominaron los sustratos con relativamente pocas observaciones. Además, los sustratos lodos fueron utilizados a lo largo de todo este estudio, pero la mayoría de los sustratos fueron utilizados en sólo algunos meses. Tanto las observaciones aquí presentadas como las de Lemos-Espinal et al. (2016b) sugieren que el lodo es un sustrato muy importante para *A. altamirani*, al igual que para otras especies de *Ambystoma* mexicanas (ejem., *A. leorae*, Lemos-Espinal et al., 2017; *A. rivulare*, Bille, 2009). Éstas observaciones y las de Lemos-Espinal et al. (2016b) también sugieren que *A. altamirani* evita el uso de sustratos de grava o tepetate.

El mejor modelo con base al procedimiento de selección de modelos del Criterio de Información Akaike (AIC) fue el modelo con tasas de ocupación, extinción, colonización y detectabilidad constantes (Cuadro 4). Para el mejor modelo, la tasa de ocupación fue 0.13653 ± 0.07392 , la tasa de colonización fue 0.35003 ± 0.04740 , la de extinción 0.28728 ± 0.05124 , y la de detectabilidad fue 0.30481 ± 0.01633 (los valores se presentan ± 1 Error Estándar).

Cuadro 4. Resultados del procedimiento de selección de modelos AIC para diferentes modelos de ocupación. Los modelos en negrillas son los que están reportados en el texto.

Ψ = ocupación, γ = colonización, ε = extinción y p = detectabilidad.

Model	AIC	Δ AIC
$\Psi(\cdot), \gamma(\cdot), \varepsilon(\cdot), p(\cdot)$ MEJOR MODELO	1544.77	0
$\Psi(\cdot), \gamma(\cdot), \varepsilon(\cdot), p(\text{month}, \text{precip})$ 2° MEJOR MODELO	1548.14	3.37
$\Psi(\text{full}), \gamma(\text{full}), \varepsilon(\text{full}), p(\text{month})$	1554.74	9.97
$\Psi(\text{full}), \gamma(\text{full}), p(\text{month})$ MODELO SELECCIONADO	1554.75	9.98
$\Psi(\text{full}), \varepsilon(\text{full}), p(\text{month})$	1554.91	10.14
$\Psi(\text{full}), \gamma(\cdot), \varepsilon(= 1 - \gamma), p(\text{month})$	1564.62	19.85P
$\Psi(\text{precip}), \gamma(\text{precip}), \varepsilon(\text{precip}), p(\text{precip})$	1580.63	35.86
$\Psi(\text{full}, \text{precip}), \gamma(\cdot), \varepsilon(\cdot), p(\cdot, \text{precip})$	1597.85	53.08

El segundo mejor modelo (Cuadros 2, 3 y Fig. 6) incluyó una tasa de ocupación constante (0.14208 ± 0.07689) y variación estacional en detectabilidad con la precipitación media mensual como covariable.

Cuadro 5. Valores mensuales (febrero – diciembre 2018) de detectabilidad obtenidos para el segundo mejor modelo utilizando la precipitación media mensual como covariable con el programa PRESENCE

MES	Detectabilidad ($p \pm 1$ EE)
Febrero	0.28154 ± 0.00391
Marzo	0.19452 ± 0.06129
Abril	0.28854 ± 0.04296
Mayo	0.41598 ± 0.0509
Junio	0.3099 ± 0.0551
Julio	0.33694 ± 0.04078
Agosto	0.3035 ± 0.06377
Septiembre	0.20514 ± 0.03544
Octubre	0.31797 ± 0.05058
Noviembre	0.3709 ± 0.06244
Diciembre	0.27949 ± 0.0676

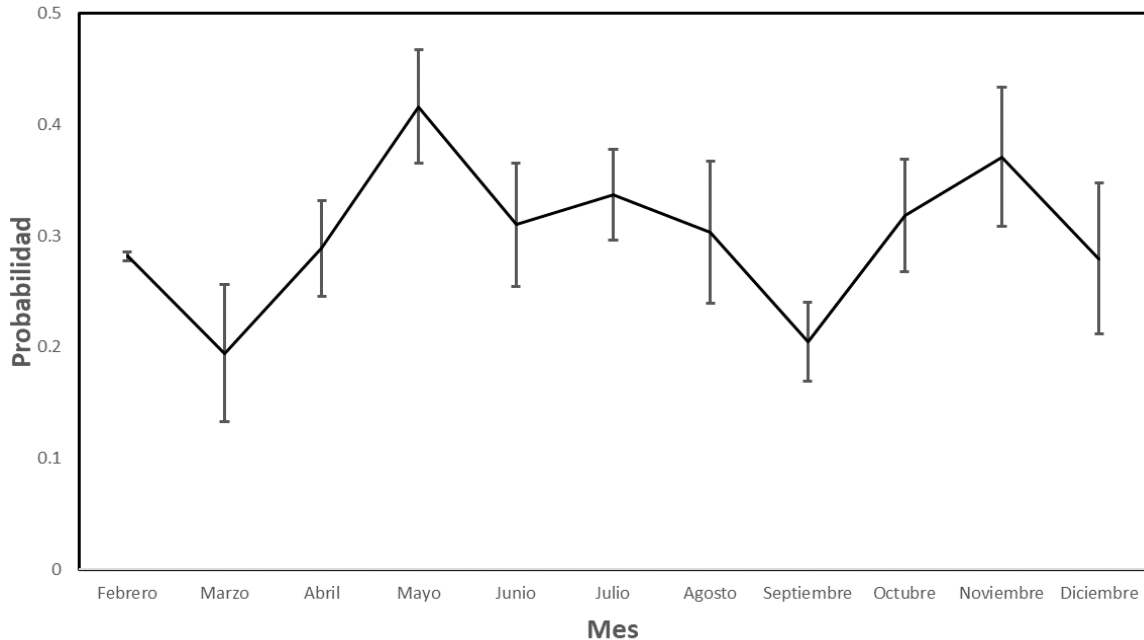


Fig. 6 Variación mensual (febrero – diciembre 2018) en las probabilidades de detección para *Ambystoma altamirani* en el Arroyo los Axolotes, con la precipitación media mensual como covariable (segundo mejor modelo) para las probabilidades de detección. Las estimaciones están dadas ± 1 error estándar.

El modelo con las diferencias mensuales (estacionales) en estos parámetros no fue tan diferente al seleccionado a través de AIC (Cuadro 4), y dado que las expectativas *a priori* (ver hipótesis) de que debería haber variaciones mensuales (estacionales) en estos parámetros (basándose en observaciones previas de la población de *A. altamirani* de este estudio; Lemos-Espinal et al., 2016b) aquí se reportan los resultados de este análisis (Cuadro 6). Las probabilidades de ocupación fueron más altas de abril a octubre (Fig. 7). La detectabilidad fue relativamente constante a través del año (Fig. 8), esto es consistente con las probabilidades de colonización más altas durante el periodo en que la ocupación es igualmente alta (Fig. 9). Las probabilidades de extinción fluctuaron ampliamente de mes a mes sin un patrón aparente (Fig. 10).

Cuadro 6. Valores mensuales (febrero – diciembre 2018) de ocupación (Ψ), colonización (γ), extinción (ϵ), y detectabilidad (p) obtenidos para el modelo seleccionado basándose en un razonamiento *a priori* y en la similitud de AIC al mejor modelo.

MES	Ocupación ($\Psi \pm 1$ EE)	Detectabilidad ($p \pm 1$ EE)	Colonización ($\gamma \pm 1$ EE)	Extinción ($\epsilon \pm 1$ EE)
Febrero	0.1575 \pm 0.09001	0.25873 \pm 0.14154	-	-
Marzo	0.27554 \pm 0	0.22354 \pm 0.0607	0.1791 \pm 0.07852	0.2086 \pm 0.2967
Abril	0.67125 \pm 0	0.26711 \pm 0.04093	0.54621 \pm 0	0 \pm 0
Mayo	0.66735 \pm 0.10563	0.40648 \pm 0.05244	0.3786 \pm 0.21978	0.1912 \pm 0.1184
Junio	0.38464 \pm 0.10368	0.36052 \pm 0.05807	0.34942 \pm 0.19073	0.5978 \pm 0.1329
Julio	0.73859 \pm 0.09586	0.33105 \pm 0.03877	0.63506 \pm 0.13453	0.0958 \pm 0.1096

Agosto	0.50089 ± 0.11814	0.3348 ± 0.06732	0.32105 ± 0.20911	0.4355 ± 0.1386
Septiembre	0.68695 ± 0.11954	0.19125 ± 0.03757	0.43817 ± 0.1803	0.0651 ± 0.1359
Octubre	0.5106 ± 0.10886	0.31335 ± 0.05289	0.36219 ± 0.1958	0.4218 ± 0.1416
Noviembre	0.37316 ± 0.10021	0.37518 ± 0.06172	0.03615 ± 0.09002	0.3038 ± 0.1421
Diciembre	0.51827 ± 0.14824	0.26521 ± 0.07743	0.30206 ± 0.14797	0.1185 ± 0.2423

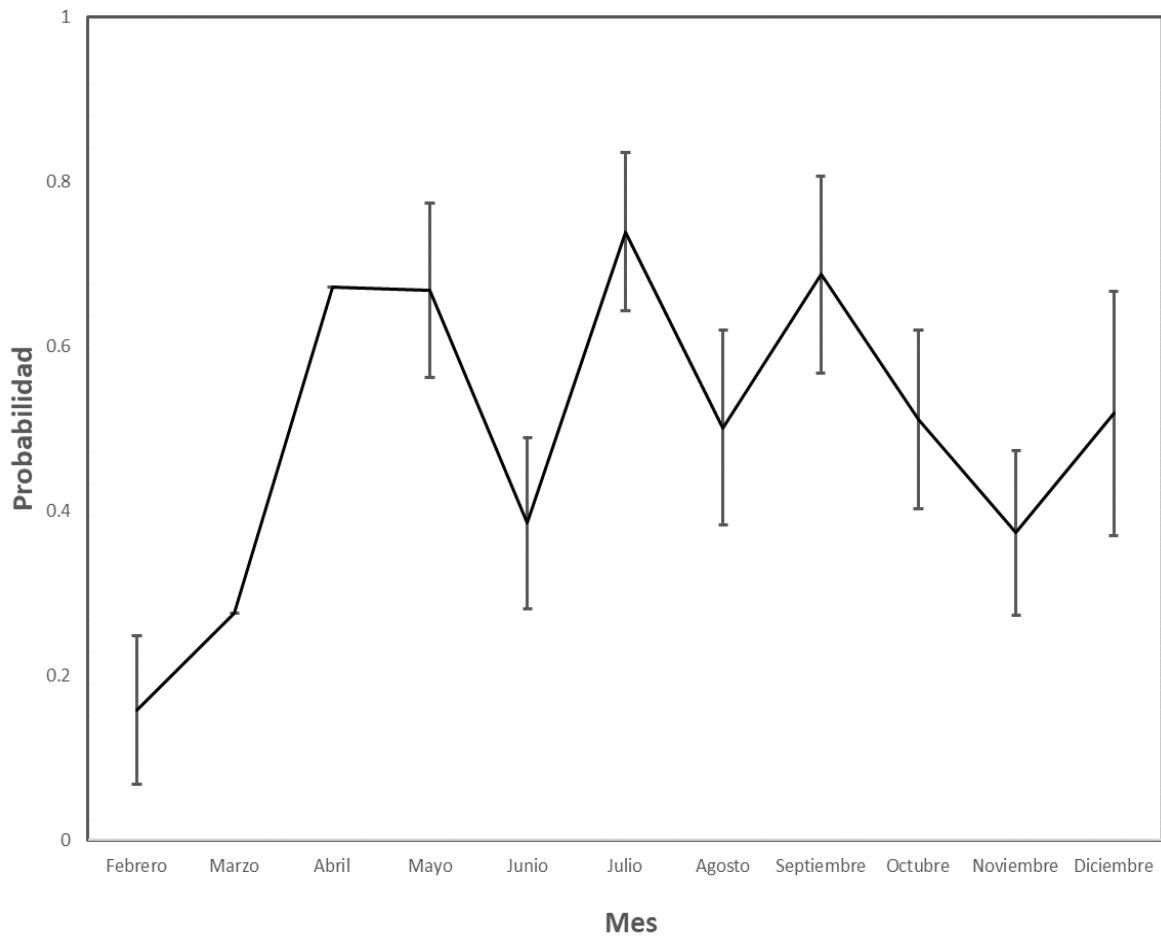


Fig. 7 Variación mensual (febrero – diciembre 2018) en las probabilidades de ocupación para *Ambystoma altimirani* en el Arroyo los Axolotes. Las estimaciones están dadas ± 1 error estándar. (Modelo Seleccionado).

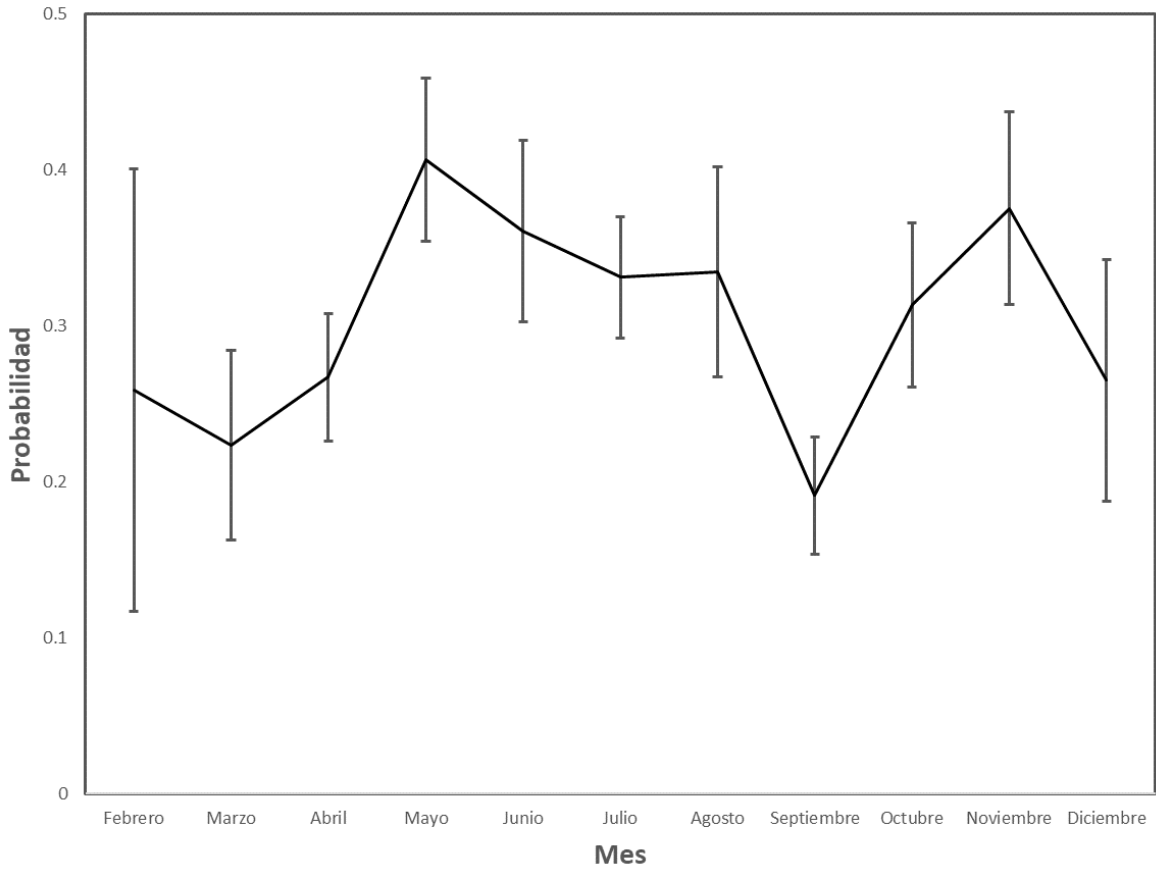


Fig. 8 Variación mensual (febrero – diciembre 2018) en las probabilidades de detección para *Ambystoma altamirani* en el Arroyo los Axolotes. Las estimaciones están dadas ± 1 error estándar. (Modelo Seleccionado).

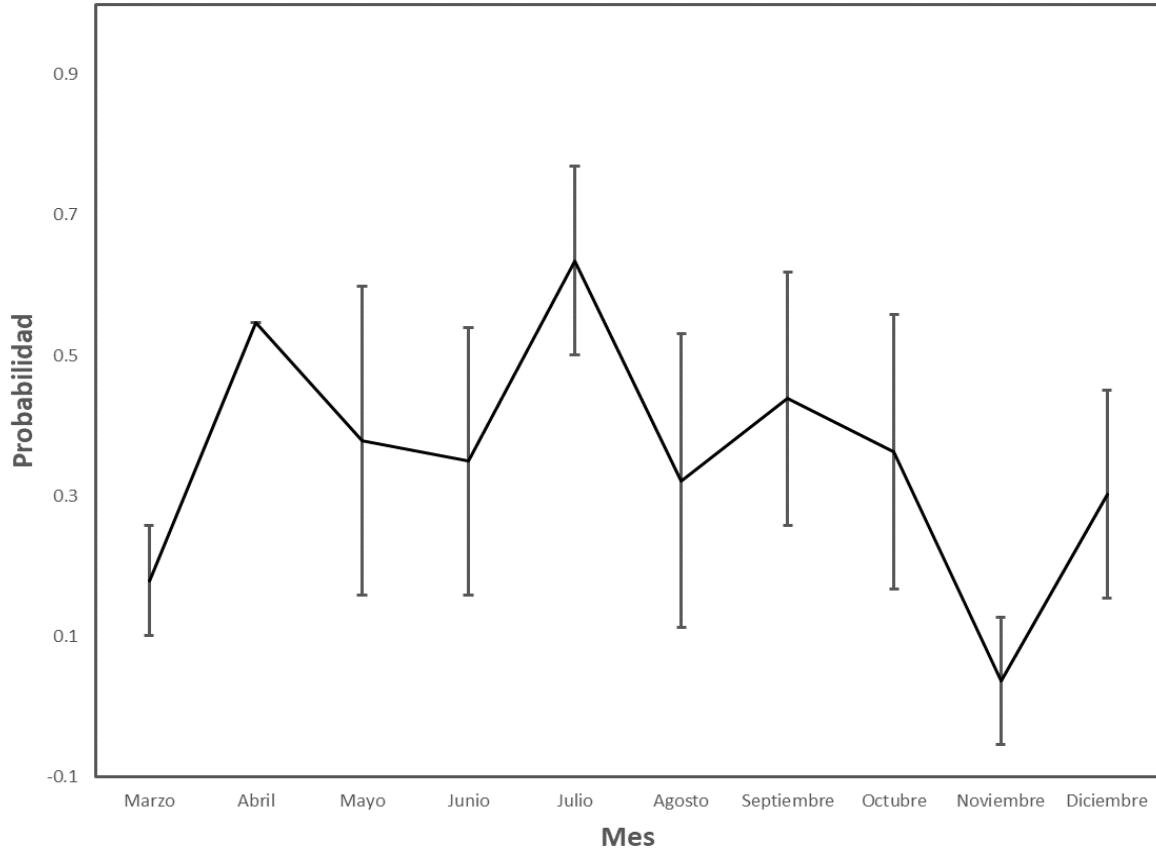


Fig. 9 Variación mensual (febrero – diciembre 2018) en las probabilidades de colonización para *Ambystoma altamirani* en el Arroyo los Axolotes. Las estimaciones están dadas ± 1 error estándar. (Modelo Seleccionado).

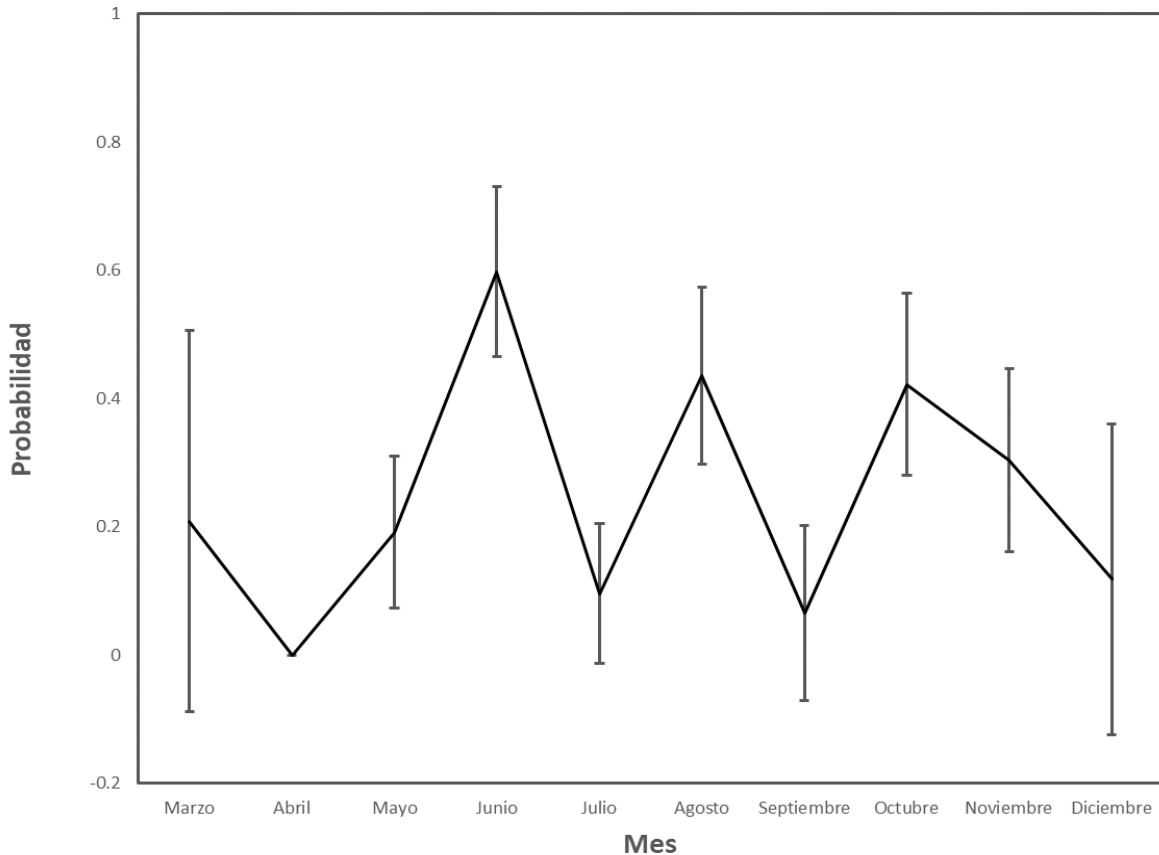


Fig. 10 Variación mensual (febrero – diciembre 2018) en las probabilidades de extinción para *Ambystoma altamirani* en el Arroyo los Axolotes. Las estimaciones están dadas ± 1 error estándar. (Modelo Seleccionado).

Conclusiones.

Éste estudio de la población de *A. altamirani* del Arroyo Los Axolotes en la Sierra de las Cruces demuestra que hay una porción sustancial de su ecología que varía a través del año, tal como la abundancia, distribución, proporción de sexos, proporción de individuos branquiados, y uso de sustrato, y en con mucho menor variación la estructura de tallas, excepto por la aparición de larvas pequeñas en los meses de mayo, junio y julio. Alguna de esta variación entre meses, por lo menos la abundancia y distribución y quizás la proporción de individuos branquiados, parece estar relacionada a si un sitio en particular se seca o no. Éstas observaciones, así como las de Lemos-Espinal et al. (2016b) y las de Estrella-Zamora et al. (2018) sugieren que algunas características del arroyo pueden ser críticas para la persistencia de *A. altamirani* en los arroyos: sitios que no se sequen durante el año (ejem., sitios más profundos y anchos), presencia de lodo como sustrato, y ausencia de peces. Planes de conservación y manejo para arroyos habitados por *A. altamirani* deben incluir esfuerzos para mantener estas características de los arroyos.

Además, el estudio muestra que la probabilidad de ocupación del hábitat por *A. altamirani* es mayor de abril a octubre, periodo en que los individuos se hacen más evidentes debido a condiciones ambientales favorables, especialmente de finales de mayo a octubre, que es cuando el arroyo muestra su mayor volumen de agua por el inicio de la temporada de

lluvias (mayo) y la constancia de éstas hasta el mes de octubre. La alta ocupación en el mes de abril coincide con la observación de agrupaciones de organismos adultos muy probablemente con el fin de reproducirse y dejar masas de huevos en los meses siguientes. Por otra, parte la probabilidad de detección constante a lo largo del periodo de estudio es un indicio que la población del Arroyo Los Axolotes se encuentra relativamente bien en comparación a otras poblaciones de Sierra de las Cruces, como la del Arroyo Las Palomas, ubicada a tan sólo 1.6 km hacia el norte del Arroyo los Axolotes, en donde se observan individuos sólo esporádicamente (Lemos-Espinal comunicación personal, julio 2019), seguramente por el establecimiento de dos granjas de truchas en este arroyo.

Literatura Citada

- Anderson, T.L., B.H. Ousterhout, W.E. Peterman, D.L. Drake, and R.D. Semlitsch. 2015. Life history differences influence the impacts of drought on two pond-breeding salamanders. *Ecological Applications* 25: 1896-1910.
- Bailey, L.L., J.E. Hines, J.D. Nichols, and D.I. MacKenzie. 2007. Sampling design trade-offs in occupancy studies with imperfect detection: Examples and software. *Ecological Applications* 17: 281-290.
- Bailey, L.L., T.R. Simons, and K.H. Pollock. 2004. Estimating site occupancy and species detection probability parameters for terrestrial salamanders. *Ecological Applications* 14(3): 692-702.
- Baird, S. F. 1850 "1849". Revision of the North American tailed-batrachia, with descriptions of new genera and species [Including: Descriptions of four new species of North American salamanders, and one new species of scink, pp. 292–294]. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. Series 2, 1: 281–294.
- Bäzinger, S. 2017. Quantifying and explaining the decline in the occupancy of fire salamander populations. Master Thesis, University of Zurich, Switzerland.
- Beneski, J.T. Jr., E.J. Zalisko, and J.H. Larsen Jr. 1986. Demography and migratory patterns of the eastern long-toed salamander, *Ambystoma macrodactylum* columbianum. *Copeia* 1986: 398-408.
- Bille, T. 2009. Field observations on the salamanders (Caudata: Ambystomatidae, Plethodontidae) of Nevado de Toluca, Mexico. *Salamandra* 45: 155-164.
- Brandon, R.A., and R.G. Altig. 1973. Eggs and small larvae of two species of *Rhyacosiredon*. *Herpetologica* 29:349-351.
- Brandon, R. A., E. J. Maruska, and W. T. Rumph. 1982 "1981". A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichia, Puebla, Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 80: 112–125.
- Burnham, K.P., and D.R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd Ed. Springer-Verlag, New York.
- Bush, C.L., Guzy, J.C., Halloran, K.M., Swarwout, M.C., Kross, C.S., Willson, J.D. 2017. Distribution and abundance of introduced Seal Salamanders (*Desmognathus monticola*) in northwest Arkansas, USA. *Copeia* 2017 – 105(4): 678-688.
- Campbell-Grant, E.H., L.E. Green, and W.H. Lowe. 2009. Salamander occupancy in headwater stream networks. *Freshwater Biology* 54: 1370-1378.
- Crawford, J.A., J.A. Tunnage, and E.M. Wright. 2017. Breeding pond occupancy of the Ringed Salamander (*Ambystoma annulatum*) in east-central Missouri. *American Midland Naturalist* 178: 151-157.

- Comisión Nacional del Agua [CONAGUA]
<https://smn.conagua.gob.mx/tools/RECURSOS/Mensuales/mex/00015231.TXT>.
 (consultada 9 de mayo del 2019).
- Davis, C.L., D.A.W. Miller, S.C. Walls, W.J. Barichivich, J. Riley, and M.E. Brown. 2017. Life history plasticity does not confer resilience to environmental change in the mole salamander (*Ambystoma talpoideum*). *Oecologia* 183: 739-749.
- Davis, C.L., E.W. Teitsworth, and D.A.W. Miller. 2018. Combining data sources to understand drivers of spotted salamander (*Ambystoma maculatum*) population abundance. *Journal of Herpetology* 52: 116-126.
- Dixon, J. R. 1963. A new species of salamander of the genus *Ambystoma* from Jalisco, Mexico. *Copeia* 1963: 99–101.
- Dugès, A. A. D. 1870. Una nueva especie de ajolote de la Laguna de Pátzcuaro. *La Naturaleza*. México 1: 241–244.
- Dugès, A. A. D. 1888. Erpetología del Valle de México. *La Naturaleza*. Serie 2. México 1: 97–146
- Dugès, A. A. D. 1895. Description d'un Axolotl des Montagnes de las Cruces (*Amblystoma altamirani*, A. Dugès). México: Institut Médico-Nacional, Imprimerie du Ministère de Fomento
- Estrella Zamora, A.B., G.R. Smith, J.A. Lemos-Espinal, G.A. Woolrich-Piña, and R. Montoya Ayala. 2018. Effects of nonnative Rainbow Trout on two species of endemic Mexican amphibians. *Freshwater Science* 37: 389-396.
- Flageole, S., and R. Leclair Jr. 1992. Étude démographique d'une population de salamandres (*Ambystoma maculatum*) à l'aide de la méthode squelette-chronologique. *Canadian Journal of Zoology* 70: 740-749.
- Chelgren, N.D., Adams, M.J., Bailey, L.L., and Bury, B. 2011. Using multilevel spatial models to understand salamander site occupancy patterns after wildfire. *Ecology* 92(2): 408-421
- Gorman, T.A., C.A. Haas, and D.C. Bishop. 2009. Factors related to occupancy of breeding wetlands by Flatwoods Salamander larvae. *Wetlands* 29: 323-329.
- Gould, W.R., D.A. Patla, R. Daley, P.S. Corn, B.R. Hossack, R. Bennetts, and C.R. Peterson. 2012. Estimating Occupancy in Large Landscapes: Evaluation of Amphibian Monitoring in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Wetlands* (2012) 32:379–389
- Heredia-Bobadilla, R.-L., O. Monroy-Vilchis, M.M. Zarco-González, D. Martínez-Gómez, G.D. Mendoza-Martínez, and A. Sunny. 2017. Genetic variability and structure of an isolated population of *Ambystoma altamirani*, a mole salamander that lives in the mountains of one of the largest urban areas in the world. *Journal of Genetics* 96: 873-883.
- Homan, R.N., M.A. Holgerson, and L.M. Biga. 2018. A long-term demographic study of a Spotted Salamander (*Ambystoma maculatum*) population in central Ohio. *Herpetologica* 74: 109-116.
- Homan, R.N., B.S. Windmiller, and J.M. Reed. 2007. Comparative life histories of two sympatric *Ambystoma* species at a breeding pond in Massachusetts. *Journal of Herpetology* 41: 401-409.
- Hossack, B.R., E. Muths, J.C. Rorabaugh, J.A. Lemos-Espinal, B.H. Sigafus, T. Chambert, G. Carreón-Arroyo, D. Hurtado-Felix, D. Toyos-Martínez, and T.R. Jones. 2016. Notes on the Distribution of Tiger Salamanders (Presumed *Ambystoma mavortium stebbinsi*) in Sonora, Mexico. *Herpetological Review*, 2016, 47(2), 177–180

- IUCN 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-2. <https://www.iucnredlist.org> (consultada julio 2019).
- Krebs, S. L., and R. A. Brandon. 1984. A new species of salamander (family Ambystomatidae) from Michoacán, Mexico. *Herpetologica* 40: 238–245.
- Kroll, A.J., K. Risenhoover, T. McBride, E. Beach, B.J. Kernohan, J. Light, and J. Bach. 2008. Factors influencing stream occupancy and detection probability parameters of stream-associated amphibians in commercial forests of Oregon and Washington, USA. *Forest Ecology and Management* 255: 3726-3735.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith, R.E. Ballinger, and 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.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith, A.B. Estrella Zamora, G.A. Woolrich-Piña, and R. Montoya Ayala. 2017. Natural history of the critically endangered salamander *Ambystoma leorae* (Caudata: Ambystomatidae) from the Río Tonatzin, Mexico. *Phyllomedusa* 16: 3-11.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith, M.A. Hernández-Ruiz, and R. Montoya-Ayala. 2016a. Natural History, Phenology, and Stream Use of *Hyla plicata* from the Arroyo los Axolotes, State of Mexico, Mexico. *Current Herpetology* 35(1): 8–13
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith, M.A. Hernández-Ruiz, and R. Montoya-Ayala. 2016b. Stream use and population characteristics of the endangered salamander, *Ambystoma altamirani*, from the Arroyo Los Axolotes, state of México, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 61 (1): 68-32.
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith, and G.A. Woolrich-Piña. 2015a. Diet of Larval *Ambystoma altamiranoi* from Llano de los Axolotes, Mexico. *Current Herpetology* 34(1): 75–79
- Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith, G.A. Woolrich-Piña, and R. Montoya-Ayala. 2015b. Diet of larval *Ambystoma rivulare* (Caudata: Ambystomatidae), a threatened salamander from the Volcán Nevado de Toluca, Mexico. *Phyllomedusa* 14(1):33–41
- Lunghi E, Manenti R, Ficentola GF (2015) Seasonal variation in microhabitat of salamanders: environmental variation or shift of habitat selection? *PeeJ* 3: e1122.
- MacKenzie, D.I. 2005. Was it there? Dealing with imperfect detection for species presence / absence data. *Aust. N.Z.J. Stat.* 47(1): 65-74.
- MacKenzie, D.I., J.D. Nichols, J.E. Hines, M.G. Knutson, and A.B. Franklin. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84: 2200-2207.
- Maigret, T.A., J.J. Cox, D.R. Schneider, C.D. Barton, S.J. Price, and J.L. Larkin. 2014. Effects of timber harvest within streamside management zones on salamander populations in ephemeral streams of southeastern Kentucky. *Forest Ecology and Management* 324: 46-51.
- Mazerolle, M.J. 2015. Estimating detectability and biological parameters of interest with the use of the R environment. *Journal of Herpetology* 49: 541-559.
- Mazerolle, M.J., L.L. Bailey, W.L. Kendall, J.A. Royle, S.J. Converse, and J.D. Nichols. 2007. Making great leaps forward: Accounting for detectability in herpetological field studies. *Journal of Herpetology* 41: 672-689.
- McGhee, J.D. 2016. Occupancy Rates and Detection Probabilities of Red-Backed Salamanders on the Virginia Fall Line. *Virginia Journal of Science* 67(1): 1-10.
- Niemiller, M.L., B.M. Glorioso, C. Nicholas, J. Phillips, J. Rader, E. Reed, K.L. Sykes, J. Todd, G.R. Wyckoff, E.L. Young, and B.T. Miller. 2006. Status and distribution of

- the streamside salamander, *Ambystoma barbourin*, in middle Tennessee. *American Midland Naturalist* 156: 394-399.
- Parra-Olea, G., K.R. Zamudio, E. Recuero, X. Aguilar-Miguel, D. Huacuz, and L. Zambrano. 2011. Conservation genetics of threatened Mexican axolotls (*Ambystoma*). *Animal Conservation* 15: 61-72.
- Perkins, D.W., and M.L. Hunter Jr. 2006. Effects of riparian timber management on amphibians in Maine. *Journal of Wildlife Management* 70: 657-670.
- Pollock, K.H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management* 46: 757-760.
- Pollock, K.H., J.D. Nichols, C. Brownie, and J.E. Hines. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* 107.
- PRESENCE: <https://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html> - Versión 2.12.26 (modificado 16 marzo, 2019; utilizado marzo – abril 2019).
- Price, S.J., R.A. Browne, and M.E. Dorcas. 2012. Resistance and resilience of a stream salamander to suprasedasonal drought. *Herpetologica* 68(3): 312-323.
- Rose, F.L. 1976. Sex ratios of larval and transformed *Ambystoma tigrinum* inhabiting the Llano Estacado of west Texas. *Copeia* 1976: 455-461.
- SEMARNAT (Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario oficial. http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf (consultada julio 2019).
- Semlitsch, R.D. 1983. Structure and dynamics of two breeding populations of the eastern tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Copeia* 1983: 608-616.
- Semlitsch, R.D., and T.L. Anderson. 2016. Structure and dynamics of Spotted Salamander (*Ambystoma maculatum*) populations in Missouri. *Herpetologica* 72: 81-89.
- Semlitsch, R.D., T.L. Anderson, M.S. Osbourn, and B.H. Ousterhout. 2014. Structure and dynamics of ringed salamander (*Ambystoma annulatum*) populations in Missouri. *Herpetologica* 70: 14-22.
- Shaffer, H.B., G. Parra-Olea, D. Wake, and O. Flores-Villela. 2008. *Ambystoma altamirani*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: eT59049A11875320.
- Shaw, G., and F. P. Nodder. 1798. *The Naturalist's Miscellany; or Coloured Figures of Natural Objects Drawn and Described Immediately from Nature. Volume 9.* London
- Smith, H.M., and R.B. Smith. 1971. Synopsis of the Herpetofauna of Mexico. Volume I: Analysis of the literature of the Mexican Axolotl. North Bennington, VT, J. Johnson
- Sunny, A., O. Monroy-Vilchis, C. Reyna-Valencia, and M.M. Zarco-González. 2014. 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.
- Taylor, E. H. 1940a. A new Rhyacosiredon (Caudata) from western Mexico. *Herpetologica* 1: 171– 176.
- Taylor, E. H. 1940b. "1939". New salamanders from Mexico, with a discussion of certain known forms. *University of Kansas Science Bulletin* 26: 407–430.
- Taylor, E. H. 1941. Two new ambystomid salamanders from Chihuahua. *Copeia* 1941: 143–146.

- Taylor, E. H. 1943. Herpetological novelties from Mexico. University of Kansas Science Bulletin 29: 343–361.
- Taylor, E. H. 1944. A new ambystomid salamander from the Plateau Region of Mexico. University of Kansas Science Bulletin 30: 57–61.
- Walls, S.C., W.J. Barichivich, M.E. Brown, D.E. Scott, and B.R. Hossack. 2013. Influence of drought on salamander occupancy of isolated wetlands on the Southeastern Coastal Plain of the United States. Wetlands 33: 345-354.
- Webb, R. G. 2004. Observations on tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum* complex, family Ambystomatidae) in Mexico with description of a new species. Bulletin of the Maryland Herpetological Society 40: 122–143.
- Williams, R.N., D. Gopurenko, K.R. Kemp, B. Williams, and J.A. DeWoody. 2009. Breeding chronology, sexual dimorphism, and genetic diversity of congeneric Ambystomatid salamanders. Journal of Herpetology 43: 438-449.
- Wilson, L.D., J.D. Johnson, and V. Mata-Silva. 2013. A conservation reassessment of the amphibians of Mexico based on the EVS measure. Amphibian and Reptile Conservation 7: 97-127.
- Woolrich-Piña, G.A., G.R. Smith, J.A. Lemos-Espinal, and R.G. Martínez-Olguín. 2017. Resource Use by Adults of Four Species of Anurans along the Río Salado, Puebla, Mexico. Herpetological Conservation and Biology 12:182–191