



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Dimorfismo sexual en *Ambystoma rivulare*

(Caudata: Ambystomatidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

DANIEL SÁNCHEZ MANJARREZ

ASESOR DE TESIS: DR. OSWALDO HERNÁNDEZ GALLEGOS

COASESORA DE TESIS: M. EN C. ANA ESTHELA LÓPEZ MORENO



TOLUCA, ESTADO DE MÉXICO MAYO 2017

ÍNDICE

RESUMEN.....	8
INTRODUCCIÓN.....	10
Una perspectiva de la clase Amphibia.....	10
El orden Caudata y <i>Ambystoma rivulare</i>	11
Conceptos e hipótesis sobre el dimorfismo sexual.....	12
ANTECEDENTES.....	14
OBJETIVOS.....	17
MATERIAL Y MÉTODOS.....	18
Área de estudio.....	18
Colecta de individuos.....	19
Registro de características morfométricas.....	20
Análisis estadístico de datos.....	23
RESULTADOS.....	24
Individuos colectados.....	24
Evaluación del dimorfismo sexual.....	24
DISCUSIÓN.....	31
CONCLUSIONES.....	36
LITERATURA CITADA.....	37

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del sitio de estudio.....	18
Figura 2. Temperatura y precipitación mensual del sitio de estudio.....	19
Figura 3. Esquemas de las partes corporales analizadas en <i>A. rivulare</i>	22
Figura 4. Histograma de frecuencias de LHC de <i>A. rivulare</i>	24
Figura 5. Gráficas de regresión y comparación de rectas.....	29
Figura 6. Gráfico de dispersión X-Y de componentes principales.....	31

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Características morfométricas evaluadas.....	21
Cuadro 2. Comparación de las características evaluadas.....	25
Cuadro 3. Comparación de pendientes y ordenadas.....	27
Cuadro 4. Pesos de las variable analizadas.....	30
Cuadro 5. Variables con diferencias significativas entre sexos.....	32

RESUMEN

Ambystoma rivulare es una especie de caudado endémica catalogada como amenazada. Se distribuye en Michoacán, Guerrero y el Estado de México, su hábitat se encuentra bajo una alteración grave debido a la tala ilegal, la contaminación de los cuerpos de agua y la introducción de especies dulceacuícolas. Este trabajo evaluó el dimorfismo sexual en *Ambystoma rivulare* en una población localizada en el arroyo “Los Hoyos” aledaña a la granja trutícola “Los Encinos”, dentro de la microcuenca Corral de Piedra en Amanalco de Becerra, Estado de México.

Se colectaron individuos de *A. rivulare*, de cada organismo se obtuvieron el peso y un total de 33 características morfométricas. Para cada una de las características morfométricas, se realizaron pruebas de normalidad y bondad de ajuste. Las diferencias entre machos y hembras se analizaron con una prueba “t” de Student o U de Mann-Whitney según correspondió, y análisis de regresión para observar el efecto de la LHC en el incremento de las características morfométricas. Asimismo, se realizó un análisis de covarianza para evaluar el dimorfismo sexual y las relaciones entre las variables morfométricas y análisis de componentes principales para establecer las características que podrían estar definiendo la existencia de dimorfismo sexual.

Los resultados indican que *A. rivulare* presenta dimorfismo sexual, de forma univariada, en el que las hembras son más grandes en características como: LHC, peso, ancho del cuerpo, diámetro y distancia de las extremidades anteriores. Mientras que los machos presentan una longitud y ancho de la cloaca y diámetro ocular mayores que las hembras de talla similar; sin embargo, de forma multivariada los sexos presentan amplio solapamiento morfométrico.

Nuestros resultados concuerdan con diversos estudios en caudados donde se registra que las hembras son el sexo con mayor tamaño corporal y los machos presentan un mayor tamaño cloacal. Se sugiere que las posibles causas del dimorfismo sexual presente en *A. rivulare* pueden ser explicadas mediante las teorías de selección por fecundidad, selección por explotación diferencial de recursos y especialización morfológica basada en los diferentes roles reproductores de machos (i. e., actividad glandular para producir el espermatóforo) y hembras.

INTRODUCCIÓN

Una perspectiva de la clase Amphibia

México es considerado un país megadiverso debido al gran número de especies que alberga en su territorio, y donde la herpetofauna es uno de los elementos más importantes (Flores-Villela y Gérez, 1994). En particular los anfibios contribuyen considerablemente a que esto sea así, ya que poseen un alto grado de endemismo, el cual está considerado para el 67% de las especies presentes en el territorio Nacional (Parra-Olea *et al.*, 2014). En un contexto mundial el porcentaje de familias presentes en México pertenecientes a cada uno de los 3 órdenes es del 10% para el orden Gymnophiona, un 20.4% de Anura y hasta un 40% del orden Caudata (Parra-Olea *et al.*, 2014). Se estima que en total el 9.87% de los géneros de anfibios del mundo se distribuyen en México, esta diversidad posiciona a México como el quinto país más diverso a nivel mundial. Específicamente hablando de la diversidad del orden caudata, México ocupa el segundo lugar en riqueza a nivel mundial con un total de 137 especies de salamandras (Parra-Olea *et al.*, 2014).

Los organismos pertenecientes a la clase Amphibia, son un grupo de vertebrados con una gran diversidad de especies, en la actualidad existen más de 7 500 especies (AmphibiaWeb, 2013; Parra-Olea *et al.*, 2014; Frost, 2016). Los anfibios tienen una amplia distribución a nivel mundial, con excepción de los océanos, islas oceánicas distantes y zonas congeladas de la Antártica y el Ártico (Wells, 2007). Sin embargo, a pesar de su gran distribución se tienen datos que indican que las poblaciones de anfibios han ido disminuyendo a ritmos alarmantes; como ejemplo, actualmente se considera que el 7% de las especies de anfibios se encuentran amenazadas y la familia Ambystomatidae es uno de los grupos de anfibios que registra un mayor declive (Stuart *et al.*, 2004). Existen 6 causas principales del actual declive en las poblaciones de anfibios a nivel mundial. Entre las cuales están: uso comercial de las especies, introducción de especies que atacan, compiten y/o transmiten parásitos a los organismos nativos, cambio en el uso de

suelo, contaminantes, cambio climático y enfermedades infecciosas (Collins y Crump, 2009).

Los autores describen a los anfibios modernos como organismos pertenecientes a un grupo monofilético. Los organismos pertenecientes a este grupo se distinguen por presentar una piel lisa altamente vascularizada que incluye glándulas mucosas y posee alta permeabilidad, permitiendo el flujo de agua e intercambio gaseoso, además ponen huevos sin membranas extraembrionarias, los cuales dependen de ambientes húmedos para evitar la desecación (Duellman y Trueb, 1994; Halliday y Adler, 2007; Wells, 2007; Vitt y Caldwell, 2009).

El orden Caudata y *Ambystoma rivulare*

Las salamandras (orden Caudata) son un grupo de anfibios que dependiendo de la etapa de su ciclo de vida pueden ser terrestres o acuáticas. Tienen diferentes rasgos morfológicos, caracterizados por presentar un cuerpo cilíndrico, surcos laterales, cola larga y 4 extremidades de un tamaño similar, aunque en algunas especies existe la reducción o pérdida de las extremidades posteriores como en las pertenecientes al género *Siren* (Heyer *et al.*, 2001; Halliday y Adler, 2007). Dentro de este orden se encuentra la familia Ambystomatidae, la cual se compone únicamente del género *Ambystoma* dentro del cual se conocen 35 especies (Pough *et al.*, 2016), cuya distribución incluye desde el sur de Canadá y Alaska, hasta la Faja Volcánica Transmexicana (Casas-Andreu *et al.*, 2004). En México, se han registrado 15 especies del género *Ambystoma* y la mayoría se consideran endémicas y algunas son paedomórficas (Casas-Andreu *et al.*, 2004; Wells, 2007), lo que les permite conservar algunas características juveniles en su etapa adulta; una de las características más comunes en las especies paedomórficas pertenecientes a este género es la presencia de branquias.

Ambystoma rivulare es una especie endémica cuya distribución se ha registrado en Michoacán, Guerrero y Estado de México. De acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMANART, 2010) es una especie amenazada, mientras que en la lista de la IUCN se considera que la información acerca de la especie es

deficiente para determinar su estado de riesgo (IUCN, 2008). Sin embargo, se reconoce que actualmente existe una alteración grave de los hábitats de bosques y arroyos necesarios para la supervivencia de la especie, esto debido principalmente a la tala ilegal, la contaminación de los cuerpos de agua y la introducción de especies dulceacuícolas (IUCN, 2008).

Conceptos e hipótesis sobre el dimorfismo sexual

Se han realizado diversos estudios acerca de la presencia del dimorfismo sexual en muchos grupos de organismos, lo cual ha enriquecido los conocimientos en campos como la biología evolutiva, selección sexual (Darwin, 1871) y competencia ecológica (Shine, 1979). El dimorfismo puede ser una diferencia de forma, coloración o conducta entre los sexos de una especie; es decir cualquier diferencia consistente entre machos y hembras más allá de las funciones básicas de los órganos sexuales (Hutchins *et al.*, 2003). De esta manera el dimorfismo sexual describe diferencias fenotípicas entre machos y hembras de organismos de la misma especie. En uno de sus trabajos sobre selección sexual, Darwin (1871) reconoció esto como un fenómeno común en el reino animal y resumió una serie de posibles causas que explicaban el fenómeno. El dimorfismo sexual evolucionó al irse fijando en los organismos una serie de características que conferían ventajas competitivas por medio de la selección sexual (Darwin, 1871). Sin embargo, la selección sexual puede no ser la única explicación para la aparición del dimorfismo sexual en las especies.

Se sugiere que en algunos casos evolucionó debido a la competencia por recursos entre los sexos (Selander, 1972), o debido a las diferencias en los roles reproductivos de machos y hembras (Ralls, 1976) esta última conocida como hipótesis de fecundidad. El dimorfismo puede considerarse el resultado de un proceso de adaptación a los diferentes roles reproductores de machos y hembras, resultando en diferencias en la talla y características de los individuos adultos de una especie (Fairbairn, 1997).

El dimorfismo sexual sesgado hacia los machos ocurre comúnmente entre los vertebrados endotérmicos (Isaac, 2005). Sin embargo, entre algunos organismos ectotermos, como los anfibios, la talla de los machos raramente excede la talla de las hembras. El 90% de los anuros y 31.6% de los caudados presentan dimorfismo sexual sesgado hacia las hembras (Shine, 1979; Isaac, 2005). El dimorfismo sexual sesgado hacia las hembras puede estar correlacionado positivamente con la fecundidad (hipótesis de fecundidad), debido a que las hembras de mayor tamaño son capaces de producir huevos más grandes, así como puestas más numerosas, lo que conlleva en algunos casos a un incremento en su descendencia y supervivencia de la misma (Blanckernhorn, 2005).

Aunque los anfibios son conocidos por presentar aspectos muy variables dentro de sus historias de vida (Wells, 2007), el entendimiento de los patrones de dimorfismo sexual en los anfibios es aún incompleto en comparación con otros grupos de vertebrados (Fairbairn *et al.*, 2007; Kupfer, 2007). Debido a sus atributos reproductores los caudados son organismos ideales para realizar estudios de dimorfismo sexual (Alcorn *et al.*, 2013). El dimorfismo sexual basado en la talla ha sido uno de los más estudiados en este grupo, el cual generalmente se encuentra sesgado positivamente hacia las hembras, debido a la correlación positiva existente entre la fecundidad y el tamaño de la hembra (Tilley, 1968; Duellman y Trueb, 1994; Kupfer *et al.*, 2004); además las salamandras presentan dimorfismo sexual en características morfológicas posiblemente asociadas con el cortejo y el apareamiento incluyendo adornos, glándulas productoras de hormonas y estructuras quimio-sensoriales (Alcorn *et al.*, 2013).

ANTECEDENTES

Se han realizado estudios sobre el dimorfismo sexual en caudados de la familia Salamandridae, también conocidos como salamandras verdaderas. En estos estudios se estableció que el 56% de las especies de esta familia presentaban dimorfismo sexual positivo sesgado hacia las hembras y el 15% mostró dimorfismo sexual sesgado hacia los machos (Kupfer, 2007). Las especies analizadas presentaban ambos tipos de paridad (vivípara y ovípara), llevando a la conclusión de que la presencia de dimorfismo sexual es común entre las especies pertenecientes a la familia Salamandridae, aunque en la mayoría de los casos esto se analizó de manera cualitativa (Sever y Staub, 2011). Algunos autores han realizado análisis cuantitativos con medidas morfométricas asociando estos datos a una edad específica del organismo mediante técnicas de esqueletocronología (Reinhard *et al.*, 2014), lo cual ha permitido relacionar la aparición de cambios fenotípicos específicos en cada sexo con una etapa ontogénica en particular (Kupfer, 2007).

También existen estudios referentes al dimorfismo sexual en organismos de la familia Plethodontidae. En dichos estudios se han obtenido resultados contrastantes. Si bien algunas especies presentan dimorfismo sexual sesgado hacia las hembras en cuanto a algunas características como la talla y ancho del cuerpo, otras características como el ancho de la cabeza muestran un sesgo positivo hacia los machos y se encontró que diferentes especies pertenecientes al mismo género (*Eurycea*) difieren en la presencia de dimorfismo sexual en un gran número de características. Esto llevó a la conclusión de que las especies deben experimentar niveles de selección sexual y ecológica diferentes debido a las preferencias del hábitat (Alcorn *et al.*, 2013).

Para la familia Ambystomatidae, Pokhrel y colaboradores (2013) analizaron el dimorfismo sexual en *Ambystoma opacum*, evaluando una serie de medidas morfométricas. Adicionalmente, analizaron el área y asimetría de la pigmentación del dorso entre machos y hembras. Los resultados revelaron la existencia de dimorfismo sexual sesgado hacia las hembras en cuanto a las medidas

morfométricas, lo cual como ya se ha observado en trabajos con otras familias de caudados, puede deberse al éxito reproductor asociado a hembras con una talla corporal superior (Bruce 1969; Scott y Fore 1995), mientras que los machos mostraron tener una cobertura mayor en el área de pigmentación dorsal, así como una diferencia significativa en la asimetría de los patrones de pigmentación entre machos y hembras de la especie (Pokhrel *et al.*, 2013). Cabe mencionar que en organismos del género *Ambystoma*, la pigmentación puede no ser útil para diferenciar el sexo por presentar una alta variabilidad, ya que es un carácter que ha evolucionado rápidamente dentro del género (Saffer y McKnight, 1996).

Aguilar-Miguel y colaboradores (2009) llevaron a cabo un análisis de dimorfismo sexual en *Ambystoma granulosum* y *Ambystoma lermaense*, tomando como variables: la longitud hocico cloaca (LHC), la longitud total (LT) y el peso (P); sus resultados indicaron ausencia de dimorfismo sexual. Por lo que concluyeron que la única manera de identificar el sexo de los organismos de ambas especies es por medio del abultamiento cloacal en organismos sexualmente maduros, el cual es mayor en machos que en hembras, debido a la actividad glandular que los machos experimentan durante el desarrollo del espermatóforo.

Shine (1979) elaboró una revisión de la literatura publicada concerniente a la selección y dimorfismo sexual en anfibios. Al usar los trabajos realizados por Husting (1965), Eagleson (1976) y Boulenger (1882) encontró que las hembras de 5 especies del género *Ambystoma*, presentaban tallas mayores a las registradas por los machos (Shine, 1979). Colleoni y colaboradores (2014) realizaron un análisis de dimorfismo sexual utilizando el modelo de la regla de Rensch, basados en la premisa de que el dimorfismo sexual por talla aumenta en correlación a la talla del organismo analizado, la cual se aplica a especies en donde los machos son el sexo más grande y proponen que ese patrón se comporta de la manera opuesta en especies con un dimorfismo sexual por talla sesgado hacia las hembras.

Con excepción de los estudios realizados en *A. mexicanum*, poco se sabe acerca de la ecología y la historia de vida de especies del género *Ambystoma* en México. Diversos trabajos han documentado aspectos como: reproducción (Aguilar-Miguel *et al.*, 2009), caracterización hematológica (Barriga-Vallejo *et al.*, 2015), dieta (Lemos-Espinal *et al.*, 2015), genética (Parra-Olea *et al.*, 2011), enfermedades infecciosas (Frías-Álvarez *et al.*, 2008; Mendoza-Almeralla *et al.*, 2015), entre otros. Cabe señalar que es escasa la información de las especies del género *Ambystoma* que se distribuyen en el centro del país, donde sus hábitats se encuentran cada vez más amenazados (Frías-Álvarez *et al.*, 2010). Por lo anterior, es escaso el conocimiento acerca de la ecología, incluyendo las historias de vida de *A. rivulare*, por lo tanto, evaluar su dimorfismo sexual ayudará a obtener información detallada sobre la biología del género, así como a profundizar su estudio desde diversos enfoques lo cual es de vital importancia debido a la inminente amenaza de extinción en las poblaciones de caudados a nivel mundial.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la existencia de dimorfismo sexual en *Ambystoma rivulare*.

OBJETIVO PARTICULAR

Determinar las variables morfométricas que establecen el dimorfismo sexual en *Ambystoma rivulare*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Se analizó el dimorfismo sexual dentro de la especie endémica mexicana *Ambystoma rivulare* perteneciente a la familia ambystomatidae. La población de *A. rivulare* a la cual se le evaluó el dimorfismo sexual se localiza en el arroyo “Los Hoyos” aledaña a la granja trutícola “Los Encinos”, dentro de la microcuenca Corral de Piedra, ubicada al Oeste del Estado de México en el municipio de Amanalco de Becerra entre las coordenadas $19^{\circ} 13' 01''\text{N}$ y $99^{\circ} 57' 50''\text{O}$ (Figura 1).



Figura 1. Mapa donde se muestra el sitio de estudio de *Ambystoma rivulare*, en Amanalco de Becerra, Estado de México.

La localidad presenta un clima templado subhúmedo con lluvias en verano. Una temperatura media anual de 13.4 °C y una precipitación media anual de 1 200 mm (Figura 2). En el área de estudio se observa una tendencia hacia una condición marginal por la práctica de sobrepastoreo que existe en la zona de manantiales, sin embargo, presenta una calidad visual subóptima (Becerril-Piña, 2005).

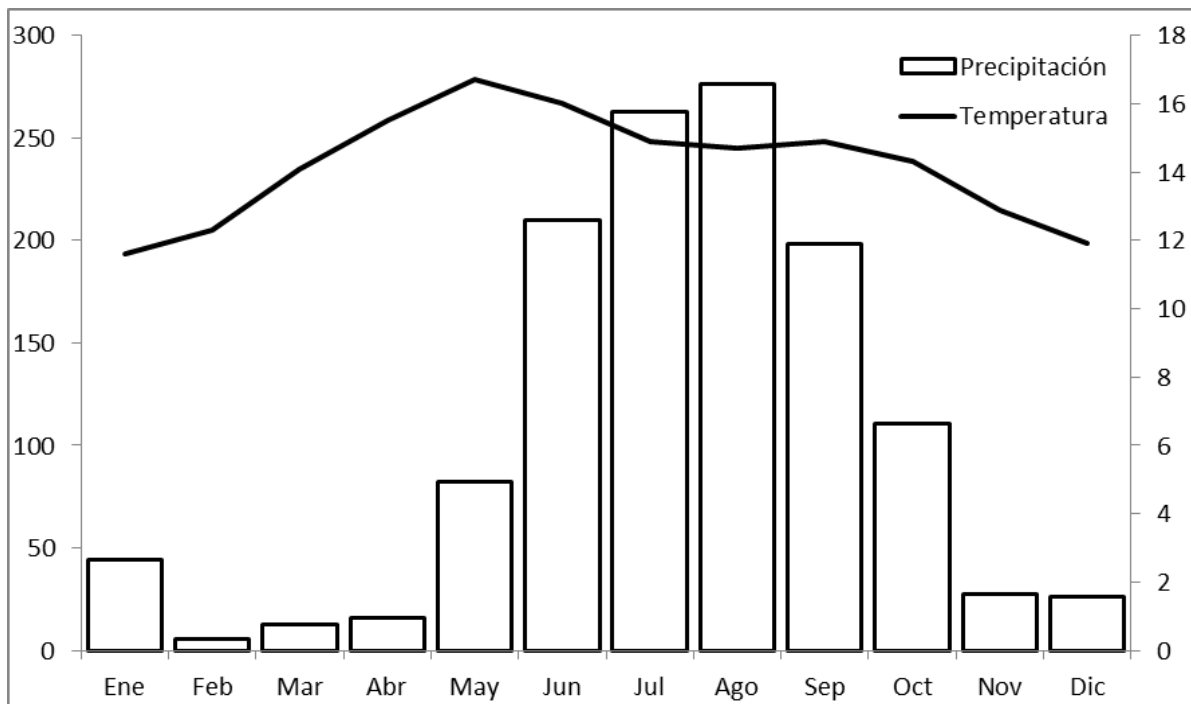


Figura 2. Temperatura media y precipitación acumulada mensual en Amanalco de Becerra, Estado de México (Fuente: Instituto Meteorológico Nacional).

Colecta de individuos

Con una red tipo “D” se colectaron individuos adultos de *A. rivulare*, después de la captura se colocaron en contenedores plásticos con capacidad de 20 litros con agua proveniente del mismo arroyo, utilizando bombas aireadoras para mantener los niveles de oxigenación.

Registro de características morfométricas

Con base en diferentes estudios donde se ha evaluado el dimorfismo sexual en salamandras (Shine, 1979; Shine, 1989; Malmgren y Thollesson, 1999; Kupfer, 2007; Makowsky *et al.*, 2010; Reinhard *et al.*, 2014.), de cada individuo se tomó el peso y se registraron un total de 33 características morfométricas (Cuadro 1; Figura 3). El peso se tomó con una pesola de 100 g, las medidas fueron tomadas con un vernier digital, y en el caso del LHC se tomó con una regla plástica. Los individuos se mantuvieron en cautiverio durante el tiempo mínimo requerido para realizar el registro de las características morfométricas y posteriormente se liberaron en el mismo sitio donde se colectaron.

Cuadro 1. Características morfométricas evaluadas en la población de *Ambystoma rivulare* de Amanalco de Becerra, Estado de México.

No.	Característica	Descripción
1	LHC	Longitud hocico-cloaca
2	LCo	Longitud de la cola
3	AC	Altura de la cola
4	LSB	Longitud superior del brazo (axila-codo)
5	LIB	Longitud inferior del brazo (codo-muñeca)
6	LIB2	Longitud inferior del brazo 2 (codo-dedo 17)
7	LTB	Longitud total del brazo
8	LSP	Longitud superior de la pierna (ingle-rodilla)
9	LIP	Longitud inferior de la pierna (rodilla-tobillo)
10	LIP2	Longitud inferior de la pierna 2 (rodilla-dedo 7)
11	LTP	Longitud total de la pierna
12	LCI	Longitud de la cloaca
13	AnCl	Ancho de la cloaca
14	AnP	Ancho del pecho
15	AnCu	Ancho del cuerpo
16	DII	Distancia interinguinal
17	DEE	Distancia entre extremidades (anterior-posterior)
18	LIC	Longitud ingle-cloaca
19	DSB	Diámetro superior del brazo
20	DIB	Diámetro inferior del brazo
21	DSP	Diámetro superior de la pierna
22	DIP	Diámetro inferior de la pierna
23	LCa	Longitud de la cabeza
24	AnCa	Ancho de la cabeza
25	ACa	Altura de la cabeza
26	DO	Diámetro del ojo
27	LHO	Longitud hocico-ojo (punta del hocico-margen anterior del ojo)
28	DEN	Distancia entre nostrilos
29	DNO	Distancia nostrilo-ojo
30	DIO	Distancia inter orbital (puntos centrales de las orbitas)
31	LH	Longitud del hocico
32	LOPD	Longitud ojo-pata delantera (margen anterior del ojo-axila)
33	DI	Distancia inter ocular

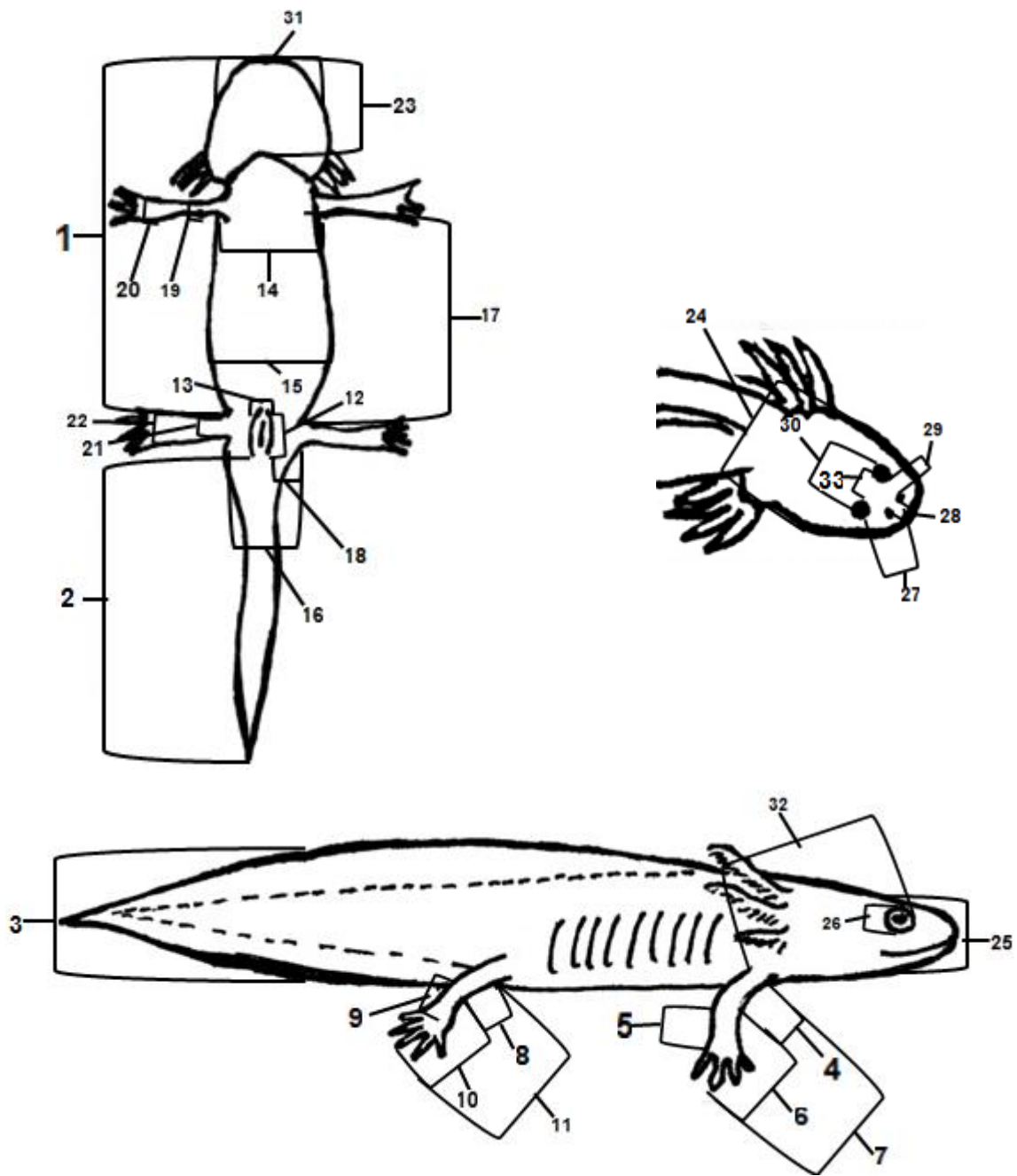


Figura 3. Se muestran esquemáticamente las partes corporales que corresponden a las características morfométricas evaluadas en la población de *Ambystoma rivulare* de Amanalco de Becerra, Estado de México.

Análisis estadístico de datos

Para evaluar la naturaleza de los datos obtenidos para cada una de las características morfométricas, se realizaron pruebas de normalidad (W de Shapiro-Wilk) y bondad de ajuste (Kolmogorov-Smirnov).

Las diferencias entre machos y hembras se analizaron con una prueba “t” de Student o U de Mann-Whitney según correspondió, con la normalidad de cada característica morfométrica. Se realizaron análisis de regresión para observar el efecto de la LHC en el incremento de las características morfométricas. Asimismo, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar el dimorfismo sexual y las relaciones entre las variables morfométricas donde el sexo se consideró como variable nominal.

Para establecer las características morfométricas que podrían estar definiendo la existencia de dimorfismo sexual se sometieron los datos residuales de las regresiones de cada variable a un análisis de componentes principales (ACP), basado en una matriz de correlación. Todos los análisis se realizaron con el Software Statgraphics Centurion XVII.2 con un alfa de 0.05.

RESULTADOS

Individuos colectados

Se colectaron un total de 130 organismos de *Ambystoma rivulare* (75 machos y 55 hembras). Para los análisis se utilizaron machos con una LHC mínima de 85 mm y máxima de 114 mm y hembras con una LHC mínima de 87 mm y máxima de 115 mm (Figura 4).

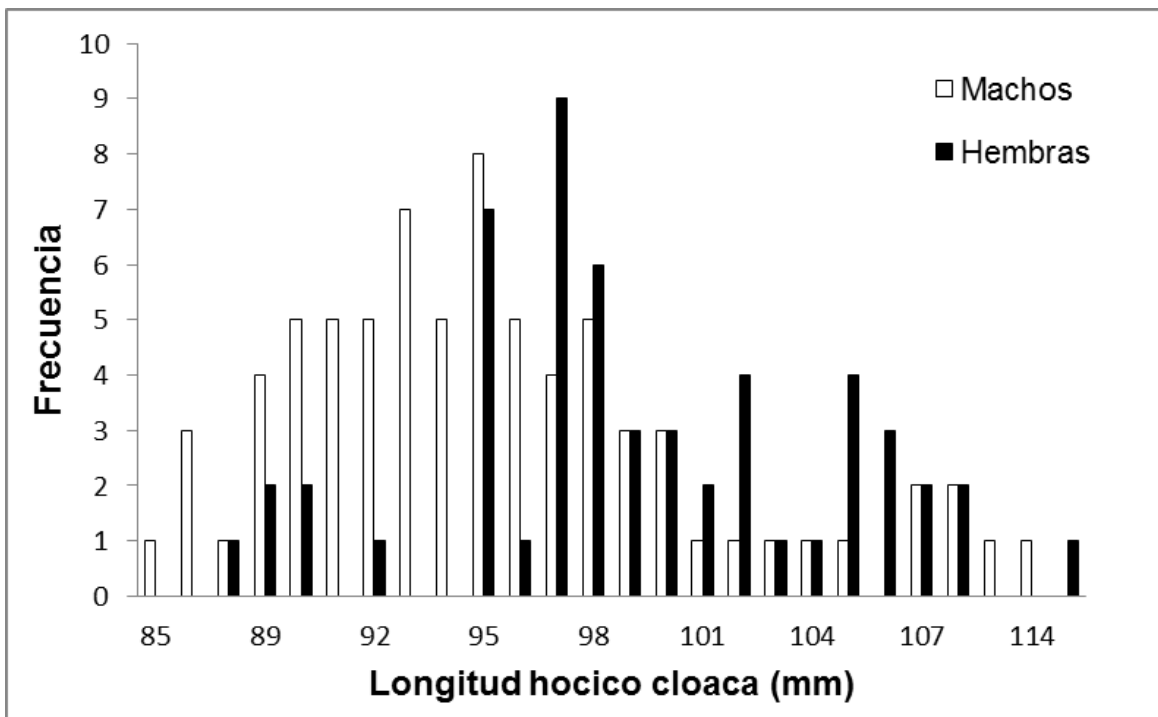


Figura 4. Histograma de frecuencias de la talla (LHC) de machos y hembras en la población de *Ambystoma rivulare* de Amanalco de Becerra, Estado de México.

Evaluación del dimorfismo sexual

Se encontraron diferencias significativas en peso, LHC, LOPD, LCI, AnCI, AnP, AnCu, DEE, AnCa y DI. Las hembras presentaron valores mayores en peso, LHC, LOPD, AnP, AnCu, DEE, AnCa y DI, mientras que los machos tuvieron valores mayores en LCI y AnCI (Cuadro 2).

Cuadro 2. Comparación entre machos y hembras de las características morfométricas evaluadas en la población de *Ambystoma rivulare* de Amanalco de Becerra, Estado de México. Los valores significativos se resaltan en negritas. Las medidas se expresan en mm y el peso en g.

Característica	HEMBRAS		MACHOS		t / W	P
	n	X ± DE (mín. – máx.)	n	X ± DE (mín. – máx.)		
Peso	55	41.75±7.01 (29-59)	75	36.23±6.09 (25-57)	t= 4.78	<0.0001
LHC	55	99.27±5.64 (87-115)	75	95.48±6.03 (85-114)	t= 3.63	0.0004
Lco	43	72.79±12.85 (43-94)	58	72.31±13.51 (34-100)	t= 0.17	0.85
AC	15	16.53±1.24 (14-18)	15	16.5±2.35 (10.5-20)	t= 0.04	0.96
LSB	15	8.63±0.93 (6.32-10.81)	15	8.31±1.38 (5.82-10.91)	t= 0.75	0.45
LIB	15	8.86±0.75 (7.23-10.13)	15	8.46±1.49 (5.2-10.44)	t= 0.91	0.36
LIB2	15	17.96±3.73 (5.34-20.65)	15	17.35±2.09 (12.75-20.75)	t= 0.54	0.58
LTB	27	53.26±28.93 (24.34-103)	32	52.83±26.27 (20.15-96)	W= 385	0.47
DSB	15	5.00±0.86 (3.44-6.12)	15	4.71±0.62 (3.07-5.46)	t= 1.03	0.31
DIB	15	5.85±0.54 (4.61-6.75)	15	5.61±0.48 (4.83-6.37)	t= 1.27	0.21
LOPD	27	31.15±2.32 (25.09-35.37)	32	29.19±2.17 (24.64-33.41)	t= 3.34	0.0015
LSP	15	10.23±1.59 (7.89-13.42)	15	9.40±2.39 (6.44-16.94)	t= 1.11	0.27
LIP	15	9.95±1.66 (8.12-13.2)	15	9.46±1.27 (6.53-11.88)	t= 0.90	0.37
LIP2	15	20.95±4.60 (6.47-26.8)	15	19.54±2.31 (17-23.07)	t= 1.05	0.30
LTP	15	32.04±3.40 (26.45-39.12)	15	29.95±2.72 (25.01-34.48)	t= 1.85	0.07
DSP	15	6.54±1.03 (4.91-8)	15	6.07±1.14 (4.05-8.19)	t= 1.18	0.24
DIP	15	7.13±0.83 (5.93-8.29)	15	6.94±0.68 (5.23-8.06)	t= 0.68	0.5
LCI	27	9.45±1.43 (6.51-12.71)	32	10.48±1.55 (7.46-14.42)	t= -2.59	0.01
AnCI	27	5.53±1.54 (3.2-9.27)	32	7.26±2.95 (2.31-13.34)	t= -2.87	0.005
AnP	28	18.75±1.63 (15.83-21.68)	33	17.46±2.55 (12.23-22.33)	t= 2.38	0.02
AnCu	27	24.66±3.31 (18.6-30.1)	32	22.32±2.62 (17.11-30.24)	t= 3.02	0.003
DII	15	11.67±0.91 (9.64-13.34)	15	11.22±1.63 (8.34-15.03)	t= 0.93	0.35
DEE	27	50.93±7.54 (38.24-70.79)	32	44.41±5.99 (33.44-61.62)	t= 3.7	0.0005
LIC	15	21.27±2.12 (17.62-24.86)	15	20.10±2.95 (11.81-23.96)	t= 1.24	0.22
Lca	15	31.02±2.07 (28.11-34.86)	15	29.91±1.31 (27.77-32.42)	t= 1.75	0.08
AnCa	27	23.35±2.17 (19.84-27.81)	32	21.86±2.13 (16.73-25.63)	t= 2.65	0.01
Aca	15	11.43±1.07 (8.17-12.49)	15	11.22±1.12 (9.38-13.07)	t= 0.51	0.6
DO	15	4.14±0.64 (3.1-5.43)	15	4.27±0.67 (3.41-5.7)	t= -0.53	0.59
DNO	15	6.47±0.62 (5.24-7.6)	15	6.19±0.94 (4.57-8.56)	t= 0.94	0.35
DI	27	12.31±0.95 (10.86-15.05)	32	11.65±0.76 (10.01-12.94)	t= 2.94	0.0047
DIO	15	8.10±0.97 (6.97-10.17)	15	7.76±0.89 (6.02-9.04)	t= 0.98	0.33
DEN	15	6.96±0.82 (5.11-7.89)	15	6.79±0.81 (5.42-8.88)	t= 0.56	0.57
LHO	15	9.20±1.58 (7.67-14.22)	15	8.52±0.74 (7.22-9.59)	t= 1.51	0.14
LH	15	12.73±1.47 (10.81-16.46)	15	12.78±1.70 (10.02-17.64)	t= -0.07	0.93

Se encontró una correlación positiva con la LHC en ambos sexos para las variables de peso, Lco, AC, LSB, LOPD, LSP, LIP2, DSP, DIP, LCI, AnP, DII, DEE, Lca, AnCa, LHO, DNO, DI, DIO, DEN y Aca (Cuadro 3).

Las comparaciones de las pendientes de las regresiones entre sexos indicaron diferencias significativas para diámetro del ojo (DO), diámetro superior del brazo (DSB) y diámetro inferior del brazo (DIB) (Cuadro 3), siendo los valores para el DSB y DIB mayores en las hembras y los valores para el DO mayores en los machos. Mientras que las comparaciones de las ordenadas de las regresiones entre sexos indicaron diferencias significativas para el peso, ancho del cuerpo (AnCu), longitud de la cloaca (LCI), ancho de la cloaca (AnCl) y longitud ojo-pata delantera (LOPD), siendo los valores para peso, AnCu, y LOPD mayores en las hembras y los valores para AnCl y LCI mayores en los machos (Cuadro 3).

Los ANCOVA's mostraron que el incremento en peso, AnCu, DSB, DIB y LOPD respecto al LHC fue significativamente mayor en hembras que en machos (Figuras 5 (A) y (B); Cuadro 3), sin embargo los incrementos en DO, LCI y AnCl en cuanto al LHC fueron significativamente mayores en machos que en hembras (Figuras 5 (C) y (D); Cuadro 3).

Cuadro 3. Comparación de pendientes y ordenadas de machos y hembras en la población de *Ambystoma rivulare* de Amanalco de Becerra, Estado de México. Los valores significativos se resaltan en negritas.

Característica	Sexo	REGRESIÓN					ANCOVA		
		r	F	g. l.	Pend.	Ord.	Pend.	Ord.	g. l.
Peso	M	5.79	36.86	1,73	0.58	-19.69	F 0.00	10.07	3,126
	H	4.78	15.72	1,53	0.59	-17.27	P 0.95	0.001	
Lco	M	0.73	0.30	1,56	0.15	57.87	F 3.11	0.13	3,97
	H	4.17	8.66	1,41	0.89	-15.95	P 0.08	0.71	
AC	M	2.36	0.76	1,13	0.09	7.56	F 0.63	0.08	3,26
	H	0.14	0.00	1,13	0.002	16.23	P 0.43	0.78	
LSB	M	4.96	4.24	1,13	0.11	-2.77	F 1.32	0.05	3,26
	H	2.88	1.18	1,13	0.04	4.58	P 0.26	0.82	
LIB	M	1.85	0.46	1,13	-0.04	12.92	F 1.29	0.68	3,26
	H	3.14	1.43	1,13	0.03	5.30	P 0.26	0.41	
LIB2	M	1.47	0.29	1,13	-0.05	22.30	F 0.49	1.18	3,26
	H	3.21	1.5	1,13	-0.17	35.97	P 0.49	0.28	
LTB	M	0.70	0.15	1,30	0.37	17.48	F 0.12	0.00	3,55
	H	0.22	0.01	1,25	-0.11	65.19	P 0.72	0.97	
DSB	M	6.09	7.67	1,13	-0.06	10.86	F 6.41	1.19	3,26
	H	3.30	1.59	1,13	0.04	0.71	P 0.01	0.28	
DIB	M	3.45	1.76	1,13	-0.02	8.30	F 7.41	0.68	3,26
	H	5.90	6.94	1,13	0.04	1.01	P 0.01	0.41	
LOPD	M	1.52	0.71	1,30	0.06	22.84	F 0.14	4.77	3,55
	H	2.62	1.84	1,25	0.10	20.18	P 0.71	0.03	
LSP	M	2.23	0.68	1,13	0.09	0.79	F 0.08	0.06	3,26
	H	5.21	4.84	1,13	0.12	-2.22	P 0.78	0.8	
LIP	M	2.64	0.97	1,13	-0.05	14.87	F 0.13	1.37	3,26
	H	0.98	0.13	1,13	-0.02	12.41	P 0.72	0.25	
LIP2	M	2.24	0.69	1,13	0.08	11.19	F 0.03	0.46	3,26
	H	0.68	0.06	1,13	0.04	16.24	P 0.85	0.5	
LTP	M	0.33	0.01	1,13	0.01	28.47	F 0.72	4	3,26
	H	2.84	1.14	1,13	-0.14	46.56	P 0.4	0.05	
DSP	M	1.73	0.4	1,13	0.03	2.89	F 0.04	0.51	3,26
	H	1.32	0.23	1,13	0.02	4.50	P 0.84	0.48	
DIP	M	1.39	0.26	1,13	0.01	5.40	F 0.02	0.13	3,26
	H	0.84	0.09	1,13	0.01	6.08	P 0.9	0.72	
LCI	M	2.93	2.82	1,30	0.09	1.70	F 0.33	10.32	3,55
	H	1.91	0.95	1,25	0.04	4.51	P 0.56	0.002	
AnCI	M	0.57	0.1	1,30	-0.03	10.47	F 0.01	4.66	3,55
	H	0.67	0.11	1,25	-0.01	7.41	P 0.9	0.03	
AnP	M	1.82	1.07	1,31	0.08	9.37	F 0.05	2.15	3,57
	H	2.06	1.15	1,26	0.06	12.62	P 0.81	0.14	
AnCu	M	2.07	1.35	1,30	0.10	11.86	F 0.86	5.68	3,55
	H	0.49	0.06	1,25	-0.02	27.63	P 0.35	0.02	

DII	M	0.35	0.02	1,13	0.00	10.30	F	0.00	0.5	3,26
	H	0.80	0.08	1,13	0.01	10.57	P	0.98	0.48	
DEE	M	4.22	6.52	1,30	0.50	-4.19	F	0.17	3.13	3,55
	H	4.73	7.2	1,25	0.63	-13.24	P	0.68	0.08	
LIC	M	0.17	0.00	1,13	-0.009	21.02	F	0.46	0.68	3,26
	H	3.09	1.37	1,13	0.09	11.43	P	0.5	0.41	
Lca	M	3.17	1.45	1,13	0.07	23.21	F	0.5	0.53	3,26
	H	4.54	3.38	1,13	0.13	16.86	P	0.48	0.47	
AnCa	M	2.70	2.35	1,30	0.11	10.82	F	0.00	1.74	3,55
	H	3.00	2.47	1,25	0.11	11.61	P	0.99	0.19	
Aca	M	0.75	0.07	1,13	0.01	9.86	F	0.29	0.00	3,26
	H	3.16	1.44	1,13	0.05	6.32	P	0.59	0.98	
DO	M	2.88	1.17	1,13	0.03	1.13	F	4.71	0.04	3,26
	H	5.10	4.57	1,13	-0.04	9.06	P	0.03	0.83	
DNO	M	1.36	0.25	1,13	0.02	4.11	F	0.62	0.01	3,26
	H	6.32	8.63	1,13	0.05	0.56	P	0.43	0.92	
DI	M	4.36	7.03	1,30	0,06	5.25	F	0.2	0.94	3,55
	H	4.97	8.22	1,25	0.08	3.77	P	0.65	0.33	
DIO	M	2.45	0.83	1,13	4.23	0.03	F	0.65	0.00	3,26
	H	5.46	5.53	1,13	0.09	0.07	P	0.42	0.96	
DEN	M	0.98	0.13	1,13	0.01	5.50	F	0.11	0.01	3,26
	H	2.48	0.85	1,13	0.03	3.88	P	0.73	0.91	
LHO	M	4.14	2.68	1,13	0.05	3.55	F	0.33	0.28	3,26
	H	3.94	2.39	1,13	0.09	-0.18	P	0.57	0.6	
LH	M	0.53	0.04	1,13	-0.01	14.25	F	0.51	0.08	3,26
	H	2.50	0.86	1,13	0.05	7.23	P	0.48	0.78	

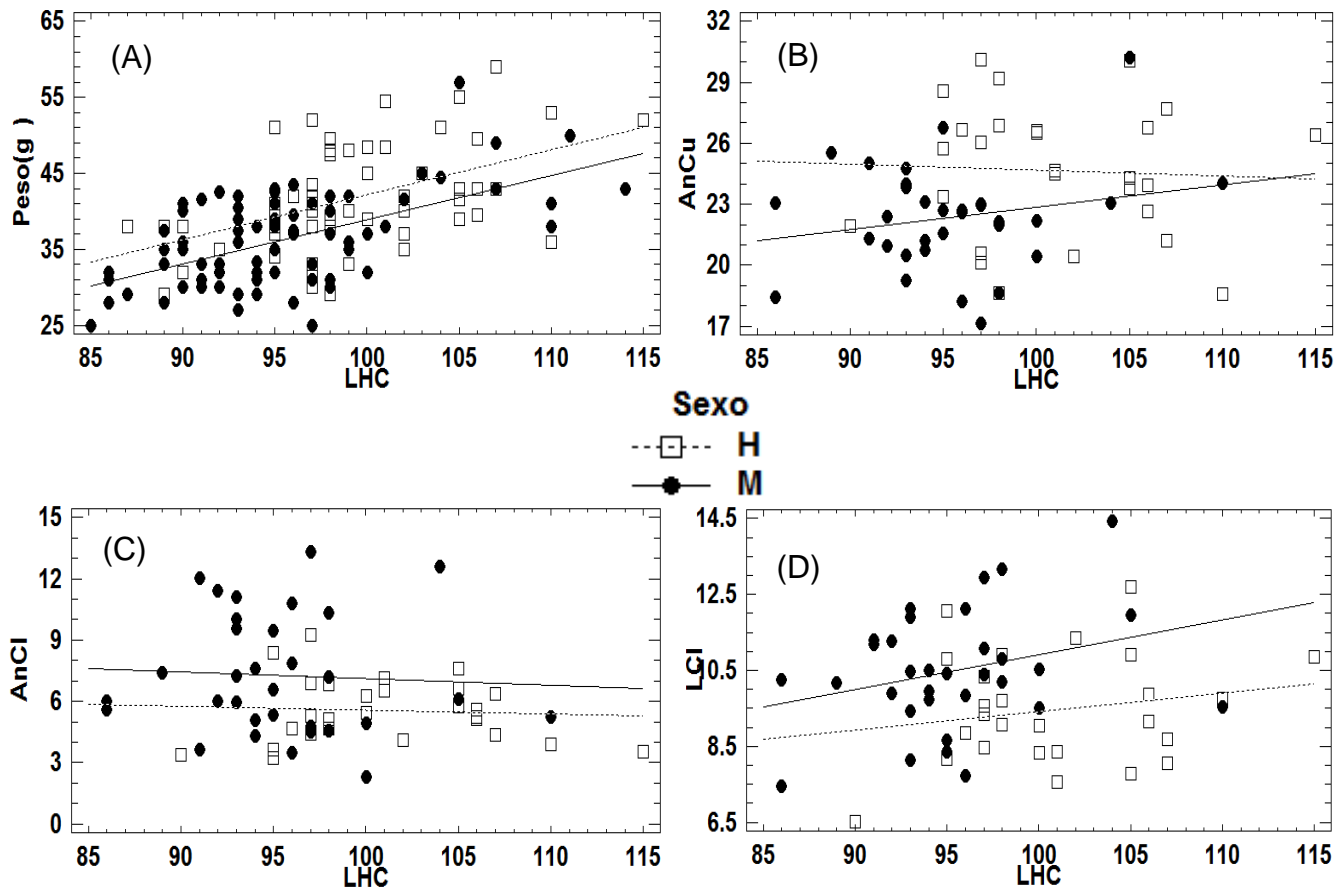


Figura 5. Gráficas de regresión y comparación de rectas del peso (A), ancho del cuerpo = AnCu (B), ancho de la cloaca = AnCl (C) y longitud de la cloaca = LCl (D), con respecto a la longitud hocico-cloaca = LHC de machos (M) y hembras (H), en la población de *Ambystoma rivulare* de Amanalco de Becerra, Estado de México.

El análisis de componentes principales (ACP), del dimorfismo sexual en *Ambystoma rivulare* explicó el 31.6% de la varianza entre sexos y no mostró diferencias significativas entre machos y hembras en las medias de las variables del componente principal 1 (CP1; $t=1.79$, $P=0.08$) y en el componente principal 2 (CP2; $t=0.02$, $P=0.97$) (Cuadro 4 y Figura 6).

Cuadro 4. Peso de cada variable analizada en machos y hembras de *Ambystoma rivulare* en la población de Amanalco de Becerra, Estado de México, para los componentes uno y dos

Característica	Componente 1	Componente 2
Peso	0.31251	-0.0493059
Lco	0.256134	0.0943289
AC	0.180018	0.0133381
LSB	-0.0701483	-0.201741
LIB	0.00945295	0.236414
LIB2	0.171599	0.145426
DSB	0.161772	-0.138602
DIB	0.268436	-0.132775
LOPD	0.136246	-0.257811
LSP	0.0601193	-0.185054
LIP	0.0492595	0.207219
LIP2	0.0162457	0.102578
LTP	0.105178	0.080404
DSP	0.0626438	-0.407584
DIP	0.146933	-0.181934
LCI	-0.0345778	-0.232614
AnCl	-0.0421387	0.342258
AnP	0.272056	-0.0707456
AnCu	0.260364	0.0170587
DII	0.119111	-0.0874206
DEE	0.181772	0.109702
LIC	0.150613	-0.14284
Lca	0.161416	0.0728886
AnCa	0.317657	-0.0939453
Aca	0.161752	-0.056882
DO	-0.0206483	-0.304721
DNO	0.168194	-0.00701483
DI	0.269097	0.156253
DIO	0.203028	0.322273
DEN	0.2194	0.112521
LHO	0.182089	0.0679913
LH	0.136907	-0.0398564
% de Varianza explicada	20.7	10.9

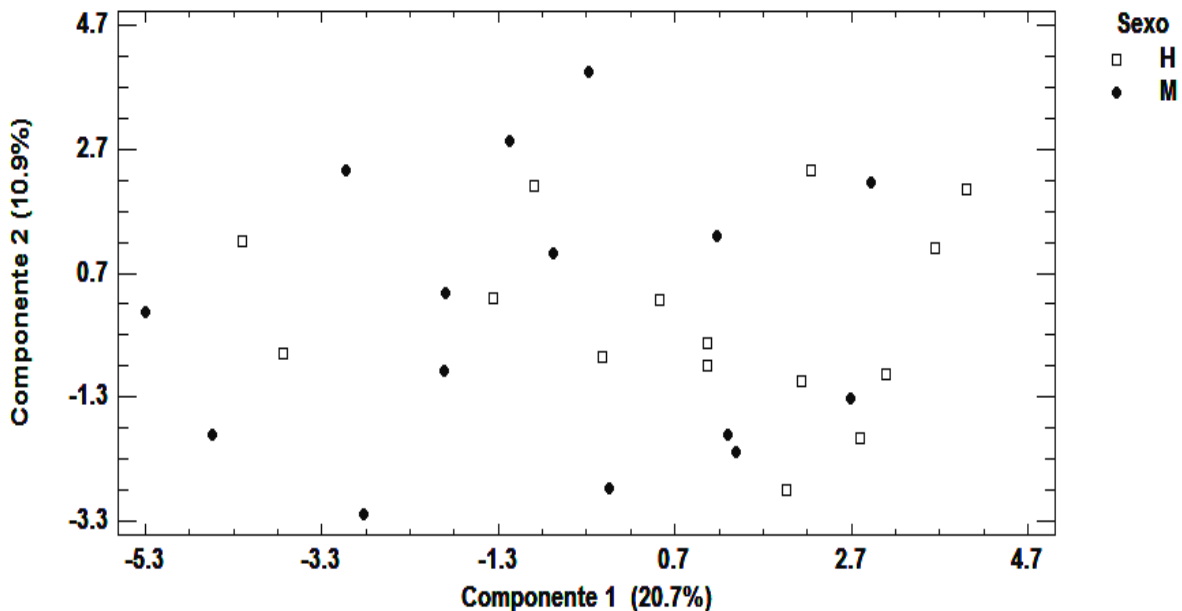


Figura 6. Gráfico de dispersión X-Y de los componentes uno y dos obtenidos mediante ACP de las variables morfométricas en *Ambystoma rivulare* de Amanalco de Becerra, Estado de México.

DISCUSIÓN

Las hembras de *Ambystoma rivulare* de la población ubicada en Corral de Piedra, Amanalco de Becerra, Estado de México son distinguibles, de forma univariada, por presentar mayor peso, talla (LHC) y ancho del cuerpo (AnCu), mientras que los machos son reconocibles por una apertura cloacal mayor (AnCl y LCl) (Cuadro 5). Se registró dimorfismo sexual en otras variables de las extremidades delanteras (DBS; DBI; LOPD) donde las hembras presentan valores mayores respecto a machos de su misma LHC, y en el diámetro ocular (DO), el cual es mayor en los machos. Sin embargo, de forma multivariada, estas características no suponen medios definitivos para distinguir el sexo de *A. rivulare*, debido a que la variación entre los sexos (variación inter-sexual) de estas características en algunos casos es casi tan extendida como la variación encontrada dentro de los sexos (variación intra-sexual).

Cuadro 5. Variables que presentaron diferencias significativas entre sexos en *Ambystoma rivulare* de la población de Corral de Piedra, Amanalco de Becerra, Estado de México. Se observa el sexo hacia el cual el sesgo del dimorfismo sexual dio positivo con las pruebas “t” de Student, y el sexo con los valores de pendiente u ordenada más altos en caso de existir diferencia significativa en los valores de las mismas, obtenidos mediante pruebas de ANCOVA. **Donde** SDS = sin diferencia significativa.

CARACTERÍSTICA	t de Student	ANCOVA'S	
		Pendiente	Ordenada
LHC	♀	---	---
PESO	♀	SDS	Mayor para ♀
LOPD	♀	SDS	Mayor para ♂
DSB	♀	Mayor para ♀	SDS
DIB	♀	Mayor para ♀	SDS
LCl	♂	SDS	Mayor para ♀
AnCl	♂	SDS	Mayor para ♂
AnP	♀	SDS	SDS
AnCu	♀	SDS	Mayor para ♀
DEE	♀	SDS	SDS
AnCa	♀	SDS	SDS
DO	♂	Mayor para ♂	SDS
DI	♀	SDS	SDS

Se conoce que un gran número de anfibios las hembras presentan una mayor talla, independientemente de su tipo de reproducción (Gomez-Mestre *et al.*, 2012; Han y Fu, 2013). En diversas familias de caudados como Salamandridae, Plethodontidae y Ambystomatidae, un mayor tamaño corporal en las hembras parece ser la tendencia común (Shine, 1979; Duellman y Trueb, 1986; Hulse *et al.*, 2001; Isaac, 2005; Reinhard *et al.*, 2014). Los resultados de este estudio concuerdan con esa tendencia en *A. rivulare*.

Estos patrones en el dimorfismo sexual respecto a la talla de las hembras han sido explicados en la literatura como el resultado de la selección sexual (Darwin, 1874), que confiere una estrategia evolutiva que maximiza el éxito reproductor de las especies mediante una cavidad celómica de mayores dimensiones en las hembras (Kaplan y Salthe, 1979). De manera general, se estipula que la fecundidad de las hembras está directamente relacionada con el incremento de su talla y que esto aumenta el éxito reproductor de una especie, lo cual conlleva a una selección por fecundidad en las hembras de mayor tamaño y mayor ancho del cuerpo (Trivers, 1972; Crump, 1974).

La selección por fecundidad en caudados implica que una vez que la etapa sexual del proceso reproductor concluye, entran en juego los caracteres fenotípicos que contribuyen a optimizar al máximo el rendimiento reproductor, que en este caso operan sobre el fenotipo de las hembras para aumentar su eficiencia reproductora (Pincheira-Donoso, 2012). Para Darwin (1871, 1874), esta maximización en la eficiencia reproductora se logra mediante el incremento del tamaño corporal de las hembras, siendo sostenida esta teoría por 2 ideas: (1) un mayor tamaño y volumen corporal permite almacenar un mayor número de huevos o huevos de un mayor tamaño (Williams, 1966) y (2) este incremento en la longitud y el ancho corporal permitiría el almacenamiento de una mayor cantidad de reservas energéticas que posteriormente puedan ser invertidas en la reproducción (Calder, 1984).

Sin embargo, la hipótesis de fecundidad no necesariamente es la razón última de la presencia de dimorfismo sexual en *A. rivulare*, ya que la selección por la explotación de diferentes recursos puede promover la segregación de los sexos con diferentes presiones ecológicas seleccionando atributos particulares en cada sexo (Shine, 1989). De tal manera, la selección por la explotación de recursos diferentes produce como consecuencia un cambio en la morfología de los sexos, determinando un cambio en el tamaño y características de machos y hembras de acuerdo a la biomasa transformada a través de los diferentes recursos explotados (Serrano-Meneses, 2014), y probablemente al uso diferencial de los microhábitats

por parte de cada sexo como: sitios de alimentación, desove y termorregulación, los cuales sería necesario evaluar; estas teorías podrían explicar la diferencia en el mayor diámetro ocular (DO) presente en los machos de *A. rivulare*.

Shine (1989) ilustra este modelo diciendo que una gran diferencia en el tamaño corporal de los sexos promueve diferencias en las tasas de alimentación de los sexos; y añade que en especies donde el rol reproductor de las hembras requiere una mayor inversión energética durante la reproducción, se observa una mayor tasa de alimentación en hembras que en machos, lo cual provoca una diferencia en las características relacionadas con la alimentación, como resultado de las diferencias intersexuales de las preferencias dietéticas.

La presencia de dimorfismo sexual sesgado hacia las hembras para el diámetro superior e inferior de las patas delanteras (DSB y DIB), y la longitud ojo-pata delantera (LOPD), es contrastante con los resultados registrados en otras especies de caudados en donde se presenta dimorfismo sexual sesgado hacia los machos para características como longitud y diámetro de las extremidades delanteras (Reinhard *et al.*, 2014, Malmgren y Thollesson, 1999). Los autores atribuyen el dimorfismo a los rituales de cortejo y amplexos llevados a cabo por los machos de algunas especies (Reinhard *et al.*, 2014, Malmgren y Thollesson, 1999). Los trabajos realizados sobre el comportamiento durante el cortejo de la familia Ambystomatidae indican ausencia de amplexo en muchas especies del género *Ambystoma* (Houck y Arnold, 2003), reportándose la práctica del amplexo dorsal para *A. gracile*, *A. laterale*, *A. jeffersonianum* y *A. macrodactylum* (Uzzell, 1964; Licht, 1969; Storez, 1969; Licht y Bogart, 1990) y ausencia de amplexo en la conducta reproductora de *A. maculatum*, *A. opacum*, *A. tigrinum* y *A. mexicanum* (Houck y Arnold, 2003).

El mayor diámetro en las extremidades delanteras y la distancia con respecto a la cabeza de las hembras de *A. rivulare* en comparación con los machos podría conferir una ventaja al momento de realizar el desove sobre alguna superficie como rocas, vegetación, etc., como medida de sujeción dentro de los cuerpos de agua en los cuales habita esta especie. Sin embargo, la información acerca de la

conducta reproductora de *A. rivulare* es muy limitada (Fairbairn *et al.*, 2007; Kupfer, 2007), por lo tanto no es posible descartar la relación del mayor diámetro en las extremidades delanteras de las hembras con respecto a los machos de *A. rivulare*, con alguna conducta reproductora no estudiada.

Como se sabe para diversas familias de caudados, una de las características más conspicuas del dimorfismo sexual en salamandras es la longitud y el ancho de los labios cloacales en los machos, también llamado abultamiento cloacal. Los machos de *A. rivulare* de la población de Corral de Piedra presentan valores significativamente mayores de longitud y ancho de la cloaca (AnCl y LCl) con respecto a hembras del mismo tamaño, esta constante se presenta en muchas especies de caudados debido a que la cloaca está equipada con un conjunto complejo de glándulas (Sever, 2003), necesarias para la creación del espermatóforo y la secreción de feromonas durante el cortejo que permiten incrementar la receptividad de las hembras mediante señales químicas, la presencia de estas glándulas, así como una alta actividad glandular se traduce en un mayor tamaño cloacal en los machos (Verrell, 1989; Halliday, 1990). En los machos de los caudados las hormonas sexuales asociadas con la maduración y la actividad sexual controlan el desarrollo de las glándulas cloacales (Sever, 2003). El dimorfismo encontrado contrasta con algunos estudios realizados con especies del género *Ambystoma* del centro de México, donde no se registraron diferencias significativas en dichas características (Aguilar-Miguel *et al.*, 2009).

CONCLUSIONES

Ambystoma rivulare presenta dimorfismo sexual, de forma univariada, sesgado hacia las hembras en características como: talla, peso, ancho del cuerpo y, diámetro y distancia de las extremidades anteriores con respecto a la cabeza.

Ambystoma rivulare presenta dimorfismo sexual, de forma univariada, sesgado hacia los machos en características como: el diámetro ocular y la longitud y el ancho de la cloaca.

De forma multivariada, machos y hembras de *Ambystoma rivulare* presentan amplio solapamiento morfométrico.

LITERATURA CITADA

- **Aguilar-Miguel, X.,** B. G. Legorreta y G. Casas-Andreu. 2009. Reproducción *ex situ* en *Ambystoma granulorum* y *Ambystoma lermaense* (Amphibia: Ambystomatidae). *Acta Zoológica Mexicana*. 25(3): 443-454.
- **Alcorn, A. M.,** J. Deitloff, P. S. Graham y K. E. Timpe 2013. Sexual Dimorphism in Head Shape, Relative Head Width, and Body Size of *Eurycea aquatica* and *Eurycea cirrigera* *Journal of Herpetology*, 47(2): 321–327.
- **AmphibiaWeb:** Information on amphibian biology and conservation. (web application). 2013. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Disponible: <http://amphibiaweb.org/>; última consulta: 27/01/2017.
- **Barriga-Vallejo, C,** O. Hernández-Gallegos, I. H. Von-Herbing, A.E. López-Moreno, M.L. Ruiz-Gómez, G. Granados-González, M.V. Garduño-Paz, J.F. Méndez-Sánchez, J. Banda-Leal, A.K. Davis 2015. Assessing population health of the Toluca Axolotl *Ambystoma rivulare* (Taylor, 1940) from México using leukocyte profiles. *Herpetol Conserv Biol* 10(2):592–601.
- **Becerril-Piña, R.** 2005. Aplicación de un índice de integridad biótica basado en las comunidades de macroinvertebrados para arroyos del centro de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México. 97 p.
- **Blanckenhorn, W. U.,** 2005. Behavioural causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111: 977–1016.
- **Boulenger, G. A.** 1882. Catalogue of the *Batrachia Gradientia*, S. Caudata and *Batrachia Apoda* in the collection of the British Museum. 2nd ed., London.
- **Bruce, R. C.** 1969. Fecundity in primitive plethodontid salamanders. *Evolution* 23: 50–54.
- **Calder, W. A.** 1984. Size, function and life history. Harvard University Press 423 p.

- **Casas-Andreu, G.**, R. Cruz-Aviña y X. Aguilar-Miguel. 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: 304-308.
- **Colleoni, E.**, M. Denoël, E. Padoa-Schioppa, S. Scali y G. F. Ficetola. 2014. Rensch's rule and sexual dimorphism in salamanders: patterns and potential processes. *Journal of Zoology*, 2014. The Zoological Society of London.
- **Collins, J. P.**, M.L. Crump 2009 Extinction in our times. Global amphibian decline. Oxford University Press, Oxford.
- **Crump, M. L.** 1974. Reproductive strategies in a Tropical anuran community. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications 61: 1-78.
- **Darwin, C. R.** 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London, U.K.
- **Darwin, C.R.** 1874. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 2nd edition. John Murray, London, UK.
- **Duellman, W. E.** y L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- **Eagleson, W.** 1976. A comparison of life histories and growth patterns of populations of the salamander *Ambystoma gracile* (Baird) from permanent low-altitude and montane lakes. Canada. *J. Zool.*54:2098-2111.
- **Fairbairn, D.J.**, 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28,659–687.
- **Fairbairn, D.J.**, W.U. Blanckenhorn y T. Székely 2007. Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. In: Fairbairn, D.J., W.U. Blanckenhorn, T. Székely (Eds.), *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press, New York, pp. 1–15.
- **Flores-Villela, O.** 1993. Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. In *Biological diversity of Mexico: origins and distributions*, T. P.

Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. Oxford University Press, New York. p. 253-280.

- **Flores-Villela, O** y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, vegetación y uso del suelo. 2da. Ed. México. UAM, Facultad de Ciencias.
- **Frías-Álvarez, P.**, V. T. Vredenburg, M. Familiar-López, J. E. Longcore, E. González-Bernal, G. Santos-Barrera et al. 2008. Chytridiomycosis survey in wild and captive Mexican amphibians. *EcoHealth*, 5, 18–26.
- **Frías-Álvarez, P.**, J. J. Zúñiga-Vega, y O. Flores-Villela. 2010. A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodiversity and Conservation* 19: 3699–3742.
- **Frost, D. R.** 2016. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. Electronic Database accessible at American Museum of Natural History, New York, USA.
- **Gomez-Mestre, I.**, R.A. Pyron, J.J. Wiens, 2012. Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evolution* 66, 3687–3700.
- **Halliday, T.R.**, 1990. The evolution of courtship behaviour in newts and salamanders. *Adv. Stud. Behav.* 19, 137–169.
- **Halliday, T.R.** y K. Adler. 2007. La gran enciclopedia de los anfibios y reptiles. Libsa, Madrid. 240 p.
- **Han, X.**, J. Fu, 2013. Does life history shape sexual size dimorphism in anurans? A comparative analysis. *BMC Evol. Biol.* 13, 27, 7.
- **Heyer, R.**, M. Donnelly, R. McDiarmid, L. Hayek y F. Mercedes. 2001. Medición y monitoreo de la diversidad biológica, metodos estandarizados para anfibios. Editorial Universitaria de la Patagonia, Argentina. 349 p.
- **Houck, L. D.** y Stevan J. Arnold. 2003. Overview of courtship and mating behavior. En: *Reproductive Biology and Phylogeny of Urodela* p.p. 384-424. Department of Zoology, Oregon State University, Corvallis, Oregon, USA.

- **Hulse, A. C.**, C.J. McCoy, E.J. Censky, 2001. Amphibians and Reptiles of Pennsylvania and the Northeast. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- **Husting, E. L.** 1965. Survival and breeding structure in a population of *Ambystoma maculatum*. *Copeia* 1965:352-362.
- **Hutchins, M.**, J. B. Murphy y N. Schlager 2003. Grzimek's Animal life encyclopedia, second edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills (Editors), MI: Gale Group.
- **Isaac, J. L.**, 2005. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mamm. Rev.* 35, 101–115.
- **Ivanovic, A.**, K. Sotiropoulos, M. Furtula, G. Dzukic, M. L. Kalezic. 2008. Sexual size and shape evolution in European newts (Amphibia: Caudata: Salamandridae) on the Balkan Peninsula. *Journal of zoological systematics and evolutionary research.* 46 (4). Pages 381–387
- **Kaplan, R.H.** S.N. Salthe, 1979. The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders. *The American Naturalist* 113: 671-689.
- **Klemens, M. W.** 1993. Amphibians and Reptiles of Connecticut and Adjacent Regions. Series: State Geological and Natural History Survey of Connecticut Bulletin, vol. 112. Connecticut Department of Environmental Protection, Hartford, Connecticut, USA.
- **Kupfer, A.**, J. Nabhitabhata y W. Himstedt. 2004. Reproductive ecology of female caecilian amphibians (genus *Ichthyophis*): a baseline study. *Biological Journal of the Linnean Society* 83:207–217.
- **Kupfer, A.**, 2007. Sexual size dimorphism in amphibians: an overview. En: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.), *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism.* Oxford University Press, New York, pp. 50–59.
- **Lemos-Espinal, J. A.**, G. R. Smith, y G. A. Woolrich-Piña. 2015. Diet of Larval *Ambystoma altamiranoi* from Llano de los Axolotes, México. *Current Herpetology* 34(1): 75–79, February 2015

- **Licht, L.** 1969. Observations on the courtship behavior of *Ambystoma gracile*. *Herpetologica* 25: 49-52.
- **Licht, L., J.P. Bogart,** 1990. Courtship behavior of *Ambystoma texanum* on Pelee Island, Ontario. *Journal of Herpetology* 24: 450-452.
- **Makowsky, R., L. A. Wilson y T. K. Pauley.** Sexual dimorphism in the eastern hellbender (*cryptobranchus alleganiensis alleganiensis*). 2010. *Herpetological Conservation and Biology* 5(1):44-48.
- **Malmgren, J. C y Mikael Thollesson.** 1999. Sexual size and shape dimorphism in two species of newts, *Triturus cristatus* and *T. vulgaris* (Caudata: Salamandridae). *J. Zool., Lond.* 249, 127±136.
- **Mendoza-Almeralla, C., P. Burrowesb y G. Parra-Olea.** 2015. La quitridiomycosis en los anfibios de México: una revisión. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86 (2015) 238-248
- **Minton, S. A.,** 2001. *Amphibians and Reptiles of Indiana*, 2nd edition. Indiana University Press, Indianapolis, Indiana, USA.
- **Parra-Olea, G., K. R. Zamudio, E. Recuero, X. Aguilar-Miguel, D. Huacuz, y L. Zambrano** 2011. Conservation genetics of threatened Mexican axolotls (*Ambystoma*). *Animal Conservation* 15: 61-72.
- **Parra-Olea, G., O. Flores-Villela y C. Mendoza-Almeralla** 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85:S460-S466.
- **Pincheira-Donoso, D.** 2012. Selección y evolución adaptativa: fundamentos teóricos y empíricos desde la perspectiva de los lagartos. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.
- **Pokhrel, L. R., I. Karsai, M.K. Hamed y T.F. Laughlin.** 2013. Dorsal body pigmentation and sexual dimorphism in the marbled salamander. *Rev. Biol.* 51: 245-276.
- **Pough, F. Harvey., R. M. Andrews, M. L. Crump, A. H. Savitzky, K. D. Wells y M. C. Brandley.** 2016. *Herpetology*. 4th Edition. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.

- **Ralls, K.** 1976. Mammals in which females are larger than males. The quarterly review of biology. Vol. 51. Smithsonian Institution, Washington, D.C
- **Reinhard, S., S. Renner, A. Kupfer.** 2014. Sexual dimorphism and age of Mediterranean salamanders. *Zoology* 118 (2015) 19–26.
- **Scott, D. E. y M.R. Fore** 1995. The effect of food limitation on lipid levels, growth, and reproduction in the marbled salamander, *Ambystoma opacum*. *Herpetologica* 51: 462–471.
- **Selander, R. K.** 1972. In *Sexual Selection and the Descent of Man (1871-1971)* Campbell, B.C., ed.1, pp. 180-230.
- **SEMARNAT** 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.
- **Serrano-Meneses, M. A., M. R. Hernández, A. I. Carrillo-Muñoz y M. A. Rivas-Soto.** 2014. La conducta reproductiva y la evolución del dimorfismo sexual en tamaño. En: *Biología del comportamiento: aportaciones desde la fisiología*, capítulo: 24. Universidad Autónoma de Tlaxcala, pp.285-298
- **Sever, D.M.,** 2003. Courtship and mating glands. In: Sever, D.M. (Ed.), *Biology and Phylogeny of Urodela*. Science Publishers, Inc., Enfield, pp. 323–382.
- **Sever, D. M. y N. L. Staub** 2011. Hormones, sex accessory structures, and secondary sexual characteristics in amphibians. In: Norris, D.O., Lopez, K.H. (Eds.), *Hormones and Reproduction of Vertebrates*. Academic Press, London, pp. 83–98.
- **Shaffer, H. B. y M. L. McKnight.** 1996. The polytypic species revisited. Genetic differentiation and molecular phylogenetic of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum* (Amphibia: Caudata) complex. *Evolution* 50(1): 417:433.
- **Shine, R.** 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979:297–306.

- **Shine, R.** 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Q Rev Biol* 64: 419-461.
- **Storez, R. A.** 1969. Observations on the courtship of *Ambystoma laterale*. *Journal of Herpetology* 3: 87-95.
- **Stuart, S. N., S. C. Janice, A. C. Neil, E. Young-Bruce, S. L. Rodrigues-Ana, L. Fischman Debra y W. Waller Robert.** 2004. Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science* 306 (5702), 1783-1786.
- **The IUCN Red List of Threatened Species 2008: *Ambystoma rivulare*.** Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/>. Ultima consulta Febrero del 2017.
- **Tilley, S. G.** 1968. Size-fecundity relationships and their evolutionary implications in five desmognathine salamanders. *Evolution* 22:806–816.
- **Trivers, R. L.** 1972. Parental investment and sexual selection, In B. Campbell (ed.) *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*. Aldine Publishing Company, Chicago, Illinois, USA, pp. 136-179.
- **Uzzell, T. M.,** 1964. Relations of the diploid and triploid species of the *Ambystoma jeffersonianum* complex (Amphibia, Caudata). *Copeia* 1964: 257-300.
- **Verrell, P. A.,** 1989. The sexual strategies of natural populations of newts and sala-manders. *Herpetologica* 45, 265–282.
- **Vitt, L. L. y J. P. Caldwell.** 2009. *Herpetology an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, Burlington, Massachusetts. 697 p.
- **Wells, K. D.** 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago press. USA. 1148 pp.
- **Williams, G. C.** (1966): *Adaptation and Natural Selection*; Oxford University Press; Oxford.