



Artículo de revisión

La quitridiomycosis en los anfibios de México: una revisión

Chytridiomycosis in amphibians from Mexico: a revision

Cintha Mendoza-Almeralla^a, Patricia Burrowes^b y Gabriela Parra-Olea^{a,*}

^a Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510, México, D. F., México

^b Departamento de Biología, Universidad de Puerto Rico, P.O. Box 23360, 00931 San Juan, Puerto Rico

Recibido el 10 de octubre de 2013; aceptado el 7 de octubre de 2014

Resumen

La quitridiomycosis es una enfermedad causada por el hongo patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*), el cual afecta la piel de los anfibios y puede provocar la muerte. El declive de las poblaciones de anfibios como resultado del efecto de este patógeno se presentó simultáneamente en varias partes del mundo a partir de la década de 1980. En México se identificó una oleada epidémica por *Bd* en la década de 1970, la cual concuerda con el declive de poblaciones de salamandras (caudados) en el sur del país. Nuestro trabajo presenta una revisión sobre el estado actual del conocimiento de la quitridiomycosis como uno de los factores causales del declive de las poblaciones de anfibios a nivel mundial y se analiza la información recabada al momento sobre la presencia de este patógeno en México. A la fecha, se ha registrado la infección en 50 especies de anfibios que se distribuyen, principalmente en las regiones montañosas del centro y sur del país, y se ha determinado que las familias Hylidae y Plethodontidae son las más afectadas. Diversos autores han propuesto que el cambio climático global ha jugado un papel fundamental en la presencia y virulencia del género *Batrachochytrium*, ya que el incremento de temperatura induce un desequilibrio en la relación patógeno-hospedero provocando mayor virulencia de *Bd* y/o mayor susceptibilidad a la infección en los anfibios. Sobre este tema, analizamos las temperaturas registradas de 1964 a 1989 en las zonas donde el declive de caudados fue más drástico. No se encontró una asociación clara entre el declive de salamandras con la temperatura. Por otro lado, se determinó que al igual que otros países, el comercio internacional, la introducción y desplazamiento de la “rana toro” *Lithobates catesbeiana* son importantes para la dispersión del patógeno.

Derechos Reservados © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Palabras clave: Cambio climático global; Especies invasoras; Declive

Abstract

Chytridiomycosis is a disease caused by the fungal pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*), which affects the skin of amphibians and may cause death. The decline of amphibian populations as a result of the effect of this pathogen occurred simultaneously in various parts of the world from the early 1980's. In Mexico the epidemic wave of *Bd* was identified in the 1970's, which is consistent with the decline of salamander (caudate) populations in the southern part of the country. Our work presents a review of the state of knowledge of chytridiomycosis as a factor in the decline of amphibian populations worldwide and the information gathered until now of the presence of this pathogen in Mexico. To date, there has been infection in 50 Mexican amphibian species that are mainly distributed in the mountainous regions of central and southern Mexico, and was determined that the families Hylidae and Plethodontidae are the most affected. Several authors have suggested that global climate change has played a key role in the occurrence and virulence of *Batrachochytrium* because the temperature increase induces an imbalance in the pathogen-host relationship to increased virulence of *Bd* and / or increased susceptibility to infection in amphibians. On this matter, we analyzed the reported temperatures of 1964-1989 in areas where the decline of caudates was more drastic. We found no relationship between the decline of salamanders with temperature. However, the international trade, the introduction and displacement of the “bullfrog” *Lithobates catesbeiana* are important factors for the spread of the pathogen. All Rights Reserved © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

Keywords: Global climate change; Invasive species; Decline

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: gparra@ibiologia.unam.mx (G. Parral-Olea).

Introducción

En la década de 1980 herpetólogos de diversos países registraron disminuciones drásticas de poblaciones de anfibios, en lugares donde los efectos antropogénicos comunes como la destrucción del hábitat, la contaminación, sobreexplotación y la introducción de especies introducidas no eran evidentes (Crump, Hensley y Clark, 1992; Berger, Speare y Hyatt, 1999; Bosch, 2003; Pounds, Fogden, Savage y Gorman, 1997; Stuart et al., 2004; Young, Stuart, Chanson, Cox y Boucher, 2004). Los casos más conocidos de este declive sucedieron en Costa Rica y Australia (Berger et al., 1998; Crump et al., 1992), en donde en una temporada reproductiva se encontraron miles de individuos muertos (*Bufo periglenes* y *Reobatrachus silus*, respectivamente) (Berger et al., 1998; Crump et al., 1992; Pounds et al., 1997), y al año siguiente estas especies estaban prácticamente extintas (Berger et al., 1998; Crump et al., 1992; Pounds et al., 1997).

En un inicio, los científicos argumentaron que uno de los efectos del cambio climático era el incremento de la temperatura en los hábitats donde viven los anfibios (Pounds y Crump, 1994) y que el gran declive de anfibios pudo ser ocasionado por condiciones climáticas inusuales. Heyer, Rand, Da Cruz y Peixoto (1988) sugirieron que la extinción del anuro *Fritziana ohausi* en el sureste de Brasil en 1979 y la drástica disminución en las poblaciones de los anuros *Centrolenella eurygnatha*, *Ololygon perpusilla*, *Adenomera marmorata*, *Eleutherodactylus guentheri*, *E. parvus* e *Hylodes phyllodes* estaban asociados a una inusual helada en ese año. Hacia finales de siglo, se propuso que el declive podría explicarse por una enfermedad infecciosa (Crump et al., 1992; Laurance, McDonald y Speare, 1996). En 1999, Longcore, Pessier y Nichols encontraron zoosporangios característicos de hongos de la clase Chytridiomycota en la piel de individuos muertos de las especies *Dendrobates azureus* y *Litoria caerulea*, originarios de Centroamérica y Australia, pero viviendo en cautiverio en Estados Unidos. Los autores describieron al patógeno y lo llamaron *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*). Una vez identificado, se realizaron búsquedas exhaustivas en varias especies de anfibios y su presencia fue registrada en poblaciones de Australia, África, Norteamérica, Centroamérica y el Caribe (Burrowes, Joglar y Green, 2004; Hero y Shoo, 2003; Lips, 1999; Lips, Green y Papendick, 2003; Muths, Corn, Pessier y Green, 2003; Young et al., 2001).

Hoy en día, se ha registrado el patógeno prácticamente en todo el mundo (Fisher, Garner y Walker, 2009; Olson et al., 2013), desde los desiertos costeros hasta los bosques de alta montaña (Bradley, Rosen, Sredl, Jones y Longcore, 2002; Luján, Rodríguez-Estrella, Ratzlaff, Parra-Olea y Ramírez-Bautista, 2012; Ron, 2005). Sin embargo, dados los requerimientos térmicos del patógeno, los registros más comunes de infección se presentan en localidades montañosas en altitudes entre 1,000 y 3,500 m snm, las cuales a su vez, son zonas de alto endemismo y diversidad de anfibios (Berger et al., 2004; Ron, 2005; Young et al., 2004). Hasta el momento se ha registrado la infección en más de 516 especies de anfibios en 15 biomas (Gower et al., 2013; Olson et al., 2013).

La quitridiomycosis y su agente patógeno: Batrachochytrium dendrobatidis

El hongo quitridiomyceto, *B. dendrobatidis*, presenta formas de vida saprófitas o parasíticas y se caracteriza por tener una fase móvil infectiva y una fase sésil (Longcore et al., 1999; Voyles, Rosenblum y Berger, 2011). El ciclo de infección inicia con la llegada de las zoosporas móviles que se alojan en la piel de anfibios adultos, o bien, en las partes bucales de las larvas; ambos sitios poseen queratina, la cual es degradada por *Bd* para obtener sus nutrientes (Berger, Hyatt, Speare y Longcore, 2005). Después de un periodo de motilidad de 24 h, las zoosporas se enquistan y crecen finos rizoides a su alrededor, induciendo la formación de un esporangio joven; este crece y el citoplasma desarrolla divisiones mitóticas para formar las zoosporas que después serán liberadas, incrementando la abundancia de *Bd* en los anfibios (Berger, Hyatt et al., 2005; Berger, Speare y Skerratt, 2005). Las células huésped de *Bd* se ubican en el estrato córneo de la epidermis, el cual es la capa más superficial; sin embargo, también se han localizado zoosporangios de *Bd* en el estrato más interno, sugiriendo que el patógeno se desplaza hasta la capa más profunda de la piel para después proliferar en el estrato córneo (Berger, Hyatt et al., 2005; Berger, Speare et al., 2005).

La enfermedad provocada por este patógeno se conoce como quitridiomycosis y sus síntomas visibles son: la hiperqueratinización, decoloración, ulceración y erosión del estrato córneo de la piel, inapetencia, posturas anormales y ausencia de comportamiento de escape (Berger et al., 1999; Fellers, Green y Longcore, 2001; Pessier, Nichols, Longcore y Fuller, 1999). Algunas de las afecciones provocadas por la enfermedad y que en algunos casos provoca mortalidad incluyen: 1) desequilibrio osmótico originado por las perforaciones en la piel donde se sitúan los tubos de descarga de los zoosporangios o por la hiperqueratosis de la piel, en especies más vulnerables este desorden ocasiona un desbalance de electrolitos severo que redundará en un fallo cardíaco (Berger et al., 1999; Pessier et al., 1999; Voyles et al., 2007); 2) un bloqueo del intercambio de gases causado por la hiperplasia de la piel (Berger et al., 1998; Pessier et al., 1999) y 3) la liberación por parte del patógeno de enzimas proteolíticas tóxicas para los anfibios (Bosch, 2003). Por otro lado, Fites et al. (2013) encontraron que algunas micotoxinas secretadas por el patógeno inhiben la proliferación de linfocitos y causan la apoptosis de estos, provocando el incremento de la infección cuando los anfibios no presentan una respuesta eficaz por parte de macrófagos y otras células del sistema inmune innato.

Origen de Batrachochytrium dendrobatidis

Después que *Bd* fue descrito se inició un gran debate sobre su origen, y se propusieron 2 hipótesis principales: la hipótesis del patógeno endémico (Rachowicz et al., 2005) y la del patógeno incipiente (Daszak, Cunningham y Hyatt, 2000, 2003; Laurance et al., 1996; Rachowicz et al., 2005). La primera postula establece que *Bd* estaba presente históricamente en las localida-

des y un cambio en las condiciones ambientales (cambio climático) causó una disrupción en la relación parásito-huésped, volviendo a los anfibios susceptibles a la infección y a *Bd* más virulento. Por otro lado, la hipótesis del patógeno incipiente establece que *Bd* se originó en algún sitio geográfico particular y que se dispersó y arribó recientemente a nuevas áreas, causando una epidemia entre las especies de anfibios más vulnerables (Daszak et al., 2000, 2003; Laurance et al., 1996; Rachowicz et al., 2005).

Las primeras evidencias obtenidas para este tema fueron las espacio-temporales (Kilpatrick, Briggs y Daszak, 2010). Los registros más antiguos de *Bd* en ejemplares de colección corresponden a aquellos de *Andrias japonicus* colectados en Japón en 1902 (Goka et al., 2009) y a ejemplares de *Xenopus laevis* colectados en África en 1938 (Weldon, Du Preez, Hyatt, Muller y Speare, 2004), mientras que el registro más antiguo en otros continentes como América o Australia data de la década de 1980 (James et al., 2009). Diversos autores postularon que *Bd* fue transportado en la década de 1930 cuando miles de ejemplares de *X. laevis* fueron trasladados alrededor del mundo con fines farmacéuticos (James et al., 2009). Estos datos espacio-temporales proveen de evidencia clara y contundente de que *Bd* se estableció y dispersó por regiones geográficas en donde no se encontraba históricamente (Cheng, Rovito, Wake y Vredenburg, 2011; Lips, Diffendorfer, Mendelson III y Sears, 2008).

Por otro lado, se han llevado a cabo múltiples estudios a nivel molecular (Farrer et al., 2011; Rosenblum et al., 2013; Schloegel et al., 2009; Schloegel et al., 2012) que sugieren que la diversidad de *Bd* es mucho más grande de lo que se había considerado inicialmente, e incluye linajes de *Bd* endémicos y genéticamente aislados, cuyo ancestro común data de hasta 100,000 años (Rosenblum et al., 2013). Todos estos estudios en conjunto sugieren que este hongo quitridial ha infectado anfibios mucho antes que la gran pandemia del siglo xx (Blaustein y Wake, 1990).

Se han caracterizado múltiples linajes genéticamente divergentes de *Bd*. Farrer et al. (2011) encontraron que el linaje común “global panzootic lineage: BdGPL” emergió en 5 continentes durante el siglo xx y está claramente asociado a los episodios epizooticos de Norteamérica, Centroamérica, el Caribe, Australia y Europa. Ellos también documentan 2 linajes nuevos, el “Cape lineage (BdCAPE)” y el “Swiss lineage (BdCH)”, los cuales presentan diferencias en caracteres morfológicos comparados con el BdGPL. Farrer et al. (2011) encontraron que cepas de BdGPL tienen evidencia de recombinación genómica, por lo que postularon que el contacto entre cepas genéticamente aisladas de *Bd* generó recombinación resultando en una cepa hipervirulenta y la cual provocó la crisis de la biodiversidad contemporánea a través de su diseminación.

Factores causales a la quitridiomicosis

Independientemente de las teorías del origen de *Bd* se han encontrado 2 factores que están asociados a la prevalencia de este patógeno y a la respuesta de las comunidades de anfibios en diferentes partes del mundo:

I. *Cambio climático global*. Uno de los efectos del cambio climático es el incremento de la temperatura en los hábitats donde viven los anfibios (Pounds y Crump, 1994). Esta aseveración fue realizada por Pounds y Crump (1994) cuando encontraron que la desecación y el aumento de temperatura provocaron la muerte masiva de individuos adultos del género *Atelopus* en Costa Rica. Sin embargo, no descartaron que hubiera interacción con otro factor, por lo que postularon por primera vez la hipótesis de epidemia ligada al clima. Esta señala qué condiciones fisiológicas no letales, pero sí estresantes pueden alterar el comportamiento y el sistema inmunario comprometiendo la vitalidad del individuo. También señala que, al incrementarse la temperatura, los anfibios se agregan y hacen en un mismo hábitat, lo que promueve el acercamiento del parásito a los huéspedes. Recientemente Rohr y Palmer (2013) señalaron que la variabilidad climática tiene efectos directos sobre la pérdida de biomasa y la mortalidad en anfibios, ya que determinaron que a pesar de que los anfibios pueden presentar una gama de adaptaciones de comportamiento, como el forrajeo para resguardarse de condiciones cálidas, se presenta una elevada tasa de pérdida de masa y de mortalidad cuando la temperatura se incrementa a 27 °C y la humedad es baja. Por lo anterior, sugirieron que el cambio climático moderado puede causar declives poblacionales y que el efecto se incrementaría cuando se presenta sinergia de varios factores estresantes.

Por otra parte, Pounds et al. (2006) confirmaron que en altitudes intermedias el cambio climático es un factor clave para la desaparición de poblaciones de anfibios, ya que promueve un gradiente termal cercano al intervalo de 17 a 25 °C, el cual es adecuado para el crecimiento del patógeno. Los autores explicaron que en lugares con vegetación predominante de bosques nublados el aumento de temperatura provoca un incremento de nubosidad que impide la entrada de radiación solar, lo que trae como consecuencia la existencia de temperaturas templadas durante el día, mientras que en la noche las temperaturas son más cálidas, debido a que la nubosidad impide el escape de calor. De igual forma, en zonas tropicales y húmedas el incremento de temperatura provoca mayor evaporación de las aguas marinas y en consecuencia un aumento de nubosidad, lo cual impide que los rayos del sol calienten el suelo, favoreciendo de igual manera, el crecimiento del patógeno (La Marca et al., 2005; Pounds et al., 2006). Un ejemplo de sinergia entre el clima y *Bd* se ha descrito para *Eleutherodactylus coqui* en Puerto Rico. En estas ranas de desarrollo directo los niveles más altos de infección de *Bd* se registran en la época fría y seca del año. En esta época, las ranas tienden a agruparse en los sitios húmedos del bosque donde el hongo es más abundante (Longo, Burrowes y Joglar, 2010). Por lo tanto, el aumento de la sequía pronosticado para el Caribe como tendencia del cambio climático global, representa una amenaza contundente para especies como esta.

Recientemente Hof, Araujo, Jetz y Rahbek (2011) evaluaron si la diversidad de anfibios se podría ver afectada por la interacción espacial entre cambio climático y la quitridiomicosis entre los años 1980 a 2080. En cuanto al cambio climá-

tico, estos autores encontraron que las zonas geográficas potencialmente más afectadas o amenazadas para los anuros son: el norte de los Andes, el Amazonas y el cerrado en Sudamérica, el Subsáhara tropical en África y en una pequeña región del sureste de Asia. Para las salamandras las zonas con efectos del cambio climático se encuentran en el noroeste de América, en el norte de Centroamérica y en el sureste de Europa; mientras que para el grupo de las cecilias las zonas con efectos del cambio climático se presentan en el norte de Sudamérica. La presencia de la quitridiomycosis se localizó en áreas con climas templados en regiones montañosas y regiones costeras, por lo que determinaron pocos solapamientos de áreas con presencia de cambio climático y quitridiomycosis, sugiriendo que la quitridiomycosis tiene una asociación fuerte con condiciones de elevada humedad y bajas temperaturas; mientras que los efectos del cambio climático son prominentes en áreas cálidas y húmedas, por tanto, estos factores no se encuentran actuando juntos en la mayoría de las áreas geográficas provocando por separado el declive de poblaciones de anfibios.

II. Comercio internacional e introducción de especies exóticas.

Diversos estudios señalan que la aparición del patógeno en algunas regiones de Asia, Australia, Europa, Norte y Sudamérica ha sido provocada por el comercio y consecuente introducción de especies exóticas infectadas (Bai, Garner y Li, 2010; Fisher y Garner, 2007; Laurance et al., 1996; Lips et al., 2008;). Los anuros *Lithobates catesbeiana*, *X. laevis* y *Rhinella marina* han sido determinados como vectores de la enfermedad, debido a que: 1) se comercian e introducen en diversos hábitats (Bai et al., 2010; Schloegel et al., 2009); 2) son especies que se infectan y toleran la infección, por lo que a lo largo del tiempo provocan una alta prevalencia de *Bd* en los ecosistemas (Bai et al., 2010; Schloegel et al., 2009); 3) pueden coexistir con otras especies, mientras compiten con ellas (Bai et al., 2010) y 4) son asintomáticas, por lo que el comprador no advierte signos de enfermedad y obtiene animales que infectan los materiales utilizados para el cautiverio que ocuparán otros individuos (Daszak et al., 2004). Organismos de la rana toro infectados por *Bd* se han encontrado en países como Estados Unidos, Canadá, Brasil, Uruguay, Reino Unido, Francia, Italia y China (Bai et al., 2010; Garner et al., 2006; Peterson, Wood, Hopkins, Unrine y Mendoza, 2007).

Por otra parte, Kilburn, Ibáñez y Green (2011) comprobaron que otros vertebrados pueden ser vectores de la enfermedad. Ellos detectaron al patógeno en la piel de los reptiles *Anolis humilis*, *A. linotus*, *Pliocercus euryzonus*, *Imantodes cenchoa* y *Nothopsis rugosus* en Panamá, por lo que sugirieron que esas especies son hospederas del patógeno y que, por lo tanto, están vinculadas con la dispersión y prevalencia de la enfermedad en los ecosistemas de ese país. De igual manera, se ha planteado que otros posibles agentes de dispersión son las aves *Branta canadensis* y *Anser domesticus*, ya que el patógeno presenta una elevada afinidad y adhesión al tejido queratinoso de los dígitos de esas aves, por lo que podría dispersarse hasta 30 km en cada vuelo (Garmyn et al., 2012).

Respuestas de los anfibios para combatir la infección por *Bd*

Se han detectado 3 respuestas principales para la regulación de la infección por *Bd* por parte de los anfibios. La primera consiste en un incremento en la tasa de muda de piel, la cual contribuye a desechar las zoosporas del organismo (Bovero et al., 2008; Davidson et al., 2003; Padgett-Flohr y Hayes, 2011). Davidson et al. (2003) señalan que esta respuesta se presenta tanto en anuros como en caudados y funciona como una estrategia para controlar la infección por *Bd*. Sin embargo, sugieren que es más eficaz en los caudados y concluyen que las especies que muestran esta estrategia pueden actuar como reservorios de la enfermedad y que, por lo tanto, juegan un rol importante en el sostenimiento de la infección en los ecosistemas (Bovero et al., 2008; Davidson et al., 2003; Padgett-Flohr y Hayes, 2011).

La segunda respuesta sucede cuando las células de la primera fase de actividad del sistema inmune (fase innata) detectan la entrada de las zoosporas al organismo y activan al sistema nervioso, el cual estimula glándulas de la piel para que sinteticen y secreten péptidos antimicrobiales (Rollins-Smith y Conlon, 2005). Diversos autores señalan que los péptidos antimicrobiales de las familias caerina, citropina, uparina y dahelina son eficaces para reconocer e inducir la disrupción de la membrana celular del patógeno y eliminar la infección (Wiesner y Vilcinskis, 2010). Hasta el momento, se ha comprobado que algunas especies de las familias Alytidae, Bombinatoridae, Hylidae, Hyperoliidae, Leiopelmatidae, Leptodactylidae, Myobatrachidae, Pipidae y Ranidae secretan los péptidos eficaces para eliminar la infección por *Bd*; asimismo, se ha descubierto que algunas especies de las familias Bufonidae, Ceratophryidae, Dicroglossidae, Eleutherodactylidae, Microhylidae, Pelobatidae, Pyxicephalidae, Rhacophoridae y Scaphiropodidae presentan péptidos que no provocan la disrupción membranal de *Bd* (Conlon, 2011).

Igualmente se ha sugerido el combate de la infección por parte de la segunda fase de respuesta del sistema inmune (fase adaptativa) a través del incremento linfocitos T y B, así como de los anticuerpos IgM, IgX e IgY (Ramsey, Reinert, Harper, Woodhams y Rollins-Smith, 2010; Rollins-Smith, Ramsey, Pask, Reinert y Woodhams, 2011; Voyles et al., 2011). Sin embargo, se ha observado que esta fase se altera en el estadio metamórfico debido a que se presenta una destrucción de hasta 40% de linfocitos, con el fin de permitir la reorganización de tejidos (Conlon, 2011; Rollins-Smith, 1998; Rollins-Smith et al., 2011). Esto explicaría por qué en algunas especies se ha demostrado que los juveniles de los anuros representan la etapa más vulnerable a la quitridiomycosis (Longo y Burrows, 2010).

Otra posible respuesta de defensa por parte de los anfibios es la conducta de termorregulación. Por ello, algunos individuos infectados con *Bd* podrían modificar su comportamiento desplazándose de un microhábitat fresco a uno más caluroso (Richards-Zawacki, 2009). Actualmente, no se cuenta con otros estudios que respalden la conducta de termorregulación en anfibios infectados, pero es un hecho que poblaciones silvestres con climas más calurosos exhiben más resistencia a la

infección por *Bd*, en comparación con las poblaciones infectadas en climas templados o en zonas montañosas tropicales (Burrowes, Longo, Joglar Cunningham, 2008; Puschendorf et al., 2011).

Por último, se ha detectado que algunas bacterias de los géneros *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Kitasatospora*, *Lysobacter*, *Paenibacillus*, *Pedobacter*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* y *Janthinobacterium* se encuentran en la piel de estos vertebrados y adquieren un papel fundamental en el combate de la infección, ya que producen los metabolitos 2,4-diacetilfloroglucinol, indol-3-carboxaldehído y violaceína, los cuales actúan eliminando directamente al patógeno o provocando un movimiento de aislamiento de las zoosporas (Brucker, Baylor et al., 2008; Harris, James, Lauer, Simon y Patel, 2006; Lauer et al., 2007; Woodhams et al., 2007). Particularmente se ha encontrado que algunas salamandras combaten de manera eficaz la infección por *Bd*, debido a que presentan la bacteria *Janthinobacterium lividum*. Esta bacteria es la más efectiva para producir el metabolito violaceína (Brucker, Harris et al., 2008; Harris, Lauer, Simon, Banning y Alford, 2009). Sin embargo, estudios recientes demostraron que la inoculación de *Atelopus zeteki* con *J. lividum* no fue efectiva para evitar su mortandad por quitridiomycosis (Becker et al., 2011). Por lo tanto, aunque el uso de probióticos puede ser prometedor como medida de manejo y prevención de quitridiomycosis en algunos ecosistemas, es evidente que hacen falta más estudios sobre la interacción de los mecanismos del sistema inmune de los anfibios y las bacterias simbióticas para combatir la infección por *Bd*.

La quitridiomycosis en México

Los registros de quitridiomycosis en México datan de la década de 1980, cuando Scott (1993) observó una mortalidad masiva en individuos postmetamórficos de la especie *Lithobates tarahumare* distribuidos desde Arizona hasta Sonora. Scott (1993) sugirió que esto era provocado por un agente infeccioso, sin embargo, no determinó el patógeno causal de dicha mortalidad hasta que Hale, Rosen, Jarchow y Bradley (2005) detectaron al patógeno en la parte norte del país en ejemplares de colección colectados en 1981. Por otro lado, un declive dramático de las poblaciones de salamandras de los géneros *Bolitoglossa*, *Thorius*, *Pseudoeurycea* y *Chiropterotriton* en los estados de Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Hidalgo y Nuevo León fue documentado por Parra-Olea, García-Paris y Wake (1999) y Rovito, Parra-Olea, Vásquez-Almazán, Papenfuss y Wake (2009). Los autores señalaron que el declive debió de haber ocurrido a finales de los años 70 y principios de los 80. Posteriormente, Cheng et al. (2011) corroboraron la presencia de *Bd* en ejemplares colectados entre 1972 y 1974 en poblaciones de salamandras pletodóntidas en los estados de Oaxaca, Hidalgo y Veracruz.

De acuerdo con el trabajo de Cheng et al. (2011), la infección por el quitridio estaba presente desde 1972 a 1989 en Veracruz, desde 1974 a 1981 en Oaxaca y desde 1974 a 1982 en Hidalgo, por lo que concluyeron que los eventos de declive de anuros y salamandras pletodóntidas en el sur del país registrados entre 1970 y 1980 por Parra-Olea et al. (1999) y Rovito et al. (2009)

tienen relación con la onda epidémica de *Bd* en esas regiones, y que, por lo tanto, la presencia del patógeno pudo haber mermao otras poblaciones de anfibios en México. Adicionalmente, los autores realizaron experimentos de tolerancia máxima de la infección en el anuro *Plectrohyla matudai* y en los pletodóntidos *Pseudoeurycea leprosa* y *Bolitoglossa rufescens*. Los resultados indicaron que en ambas salamandras la infección incrementó rápidamente y que los individuos sucumbieron cuando la infección alcanzó niveles promedio de 37,841 zoosporas; mientras que los anuros persistieron con bajos niveles de infección durante los 50 días de duración del experimento. Otro trabajo de detección de *Bd* en pletodóntidos de México, fue el realizado por Van-Rooij et al. (2011). En este trabajo, los autores encontraron que el 48% de los 33 individuos de las especies *Bolitoglossa platydactyla*, *B. rufescens*, *Pseudoeurycea belli*, *P. cephalica*, *P. leprosa* y *P. longicauda* presentaron la infección con *Bd*. Además, registraron que el 50% de las salamandras infectadas exhibieron pérdida de cola, por lo que sugirieron que la infección por *Bd* puede inducir esta respuesta.

Por otra parte, Muñoz-Alonso (2010) realizó un muestreo de anfibios a lo largo de 3 transectos al este del istmo de Tehuantepec y obtuvo 1,106 frotis de piel correspondientes a 77 especies de anfibios. Los resultados del análisis de detección mostraron que 24 especies de anfibios pertenecientes a las familias Bufonidae, Hylidae, Leptodactylidae, Microhylidae, Plethodontidae y Ranidae, es decir, el 21% de las especies analizadas, presentaron la infección; por su parte, el análisis estadístico mostró que la familia Hylidae presenta una tendencia significativa a estar más infectada por *Bd* en comparación con las otras familias.

Hasta el momento se ha registrado la presencia de *Bd* a todo lo largo de la República Mexicana, en 13 de los 32 estados que la conforman (Cheng et al., 2011; Frías-Álvarez et al., 2008; Global *Bd* mapping project, 2013; Lips, Mendelson III, Muñoz-Alonso, Canseco-Márquez y Mulcahy, 2004; Luja et al., 2012; Muñoz-Alonso, 2010; Van-Rooij et al., 2011) (fig. 1; tabla 1).

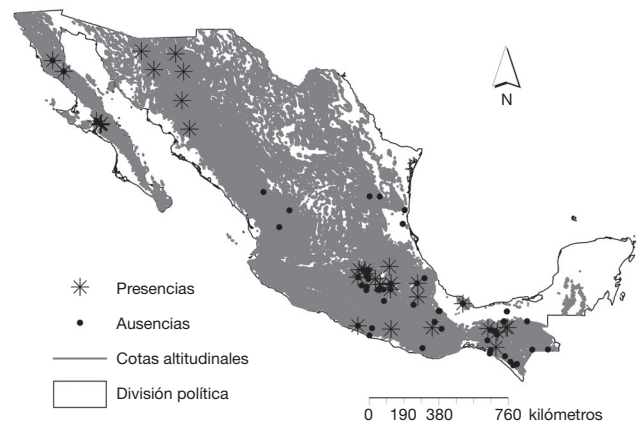


Figura 1. Mapa de la distribución de *Batrachochytrium dendrobatidis* en México. Los asteriscos señalan los sitios en el que se ha detectado la infección por el quitridio. Los círculos representan lugares donde no se ha detectado la presencia del mismo en los anfibios analizados.

Tabla 1
Especies de anfibios infectados por *Bd* en México hasta el año 2013

Número de anuros y caudados infectados con <i>Bd</i>	Nombre de la especie	Categoría de conservación de acuerdo con la IUCN	Estados donde se registra	Altitud (m snm)	Referencia bibliográfica
1	<i>Agalychnis moreletii</i>	CR	Guerrero, Chiapas	939, Nd	Frías-Álvarez et al., (2008) y Muñoz-Alonso (2010)
2	<i>Craugastor saltator</i>	SD	Guerrero	600-2,300	Lips et al. (2004)
3	<i>Dendropsophus ebraccatus</i>	LC	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
4	<i>Duellmanohyla schmidtorum</i>	VU	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
5	<i>Duellmanohyla schmidtorum</i>	VU	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
6	<i>Exerodonta melanomma</i>	VU	Guerrero	1,600	Frías-Álvarez et al. (2008)
7	<i>Hyla euphorbiacea</i>	NT	Oaxaca	2,924	Frías-Álvarez et al. (2008)
8	<i>Hyla eximia</i>	LC	Estado de México	2,604	Frías-Álvarez et al. (2008)
9	<i>Hyla walkeri</i>	VU	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
10	<i>Hypopachus barberi</i>	VU	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
11	<i>Incilius macrocristatus</i>	VU	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
12	<i>Incilius occidentalis</i>	LC	Puebla	Nd	Global <i>Bd</i> -Mapping Project (2013)
13	<i>Incilius valliceps</i>	LC	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
14	<i>Lithobates maculatus</i>	LC	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
15	<i>Lithobates magnaocularis</i>	LC	Sonora	Nd	Global <i>Bd</i> -Mapping Project (2013)
16	<i>Lithobates megapoda</i>	VU	Estado de México	2,863	Frías-Álvarez et al. (2008)
17	<i>Lithobates montezumae</i>	LC	Distrito Federal	2,337	Frías-Álvarez et al. (2008)
18	<i>Lithobates neovolcanica</i>	NT	Estado de México	2,841, 3,236	Frías-Álvarez et al. (2008)
19	<i>Lithobates pustulosus</i>	LC	Sonora	Nd	Global <i>Bd</i> -Mapping Project (2013)
20	<i>Lithobates spectabilis</i>	LC	Morelos	1,097	Frías-Álvarez et al. (2008)
21	<i>Lithobates tarahumarae</i>	VU	Sonora	Nd	(Hale et al., 2005)
22	<i>Plectrohyla ixil</i>	CR	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
23	<i>Plectrohyla lacertosa</i>	EN	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
24	<i>Plectrohyla matudai</i>	VU	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
25	<i>Plectrohyla sagorum</i>	EN	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
26	<i>Pseudacris hypochondriaca curta</i>	SD	Baja California	94, 97, 145, 154, 280	Luja et al., 2012
27	<i>Ptychohyla erythromma</i>	EN	Guerrero	600-2,300	Lips et al. (2004)
28	<i>Ptychohyla euthysanota</i>	NT	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
29	<i>Smilisca baudinii</i>	LC	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010) Global <i>Bd</i> -Mapping Project (2013)
30	<i>Tlalocohyla loquax</i> <i>Caudados</i>	LC	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
31	<i>Ambystoma altamirani</i>	EN	Estado de México	2,800	Global <i>Bd</i> -Mapping Project (2013)
32	<i>Ambystoma granulatum</i>	CR	Michoacán, Estado de México	2,300, 2,840	Frías-Álvarez et al. (2008)
33	<i>Ambystoma rivulare</i>	DD	Michoacán	3,236	Frías-Álvarez et al. (2008)
34	<i>Ambystoma velasci</i>	LC	Puebla	2,350	Frías-Álvarez et al. (2008)
35	<i>Bolitoglossa lincolni</i>	NT	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
36	<i>Bolitoglossa rufescens</i>	CR	Chiapas, Veracruz	Nd, 1,030, 1,025	Muñoz-Alonso (2010)
37	<i>Bolitoglossa platydactyla</i>	NT	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010) Van-Rooij et al. (2011)
38	<i>Chiropterotriton dimidiatus</i>	EN	Hidalgo	Nd	Van-Rooij et al. (2011)
39	<i>Chiropterotriton multidentatus</i>	EN	Hidalgo	Nd	Cheng et al. (2011)
40	<i>Dendrotriton megarhinus</i>	VU	Chiapas	Nd	Cheng et al. (2011) Muñoz-Alonso (2010)
41	<i>Dendrotriton xoloccalcae</i>	VU	Chiapas	Nd	Muñoz-Alonso (2010)
42	<i>Pseudoeurycea belli</i>	VU	Sin registro	Nd	Van-Rooij et al. (2011)
43	<i>Pseudoeurycea cephalica</i>	NT	Veracruz, Estado de México, Hidalgo,	3,044, 3,243, 2,942	Van-Rooij et al. (2011)
44	<i>Pseudoeurycea firscheini</i>	EN	Veracruz	2,337	Van Rooij et al, 2011
45	<i>Pseudoeurycea galeanae</i>	NT	Tamaulipas	Nd	Van Rooij et al., 2011
46	<i>Pseudoeurycea leprosa</i>	VU	Estado de México, Puebla	1,996, 3,079, Nd	Global <i>Bd</i> -Mapping Project (2013)
47	<i>Pseudoeurycea longicauda</i>	EN	Nd	Nd	Van-Rooij et al., 2011 Cheng et al. (2011)
48	<i>Pseudoeurycea nigromaculata</i>	CR	Veracruz	Nd	Van-Rooij et al. (2011)
49	<i>Pseudoeurycea smithi</i>	CR	Oaxaca	Nd	Cheng et al. (2011)
50	<i>Thorius pennatululus</i>	CR	Veracruz	Nd	Cheng et al. (2011)

Las categorías de conservación señaladas son las registradas en el libro rojo de la IUCN (2013), y se escriben con las siguientes abreviaturas: en peligro crítico (CR), en peligro de extinción (EN), preocupación menor (LC), poco amenazado (NT), vulnerable (VU), datos deficientes (DD) y sin datos (SD).

Estos registros corresponden a 50 especies de anfibios distribuidas desde el desierto costero (Luja et al., 2012) hasta el bosque de alta montaña (Frías-Álvarez et al., 2008; Lips et al., 2004); desde el nivel del mar (Luja et al., 2012) hasta una altitud de 2,336 m snm (Frías-Álvarez et al., 2008). De acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2013) 13 de estas especies son vulnerables, 8 se encuentran en peligro de extinción y 7 en peligro crítico (tabla 1).

Factores causales a la quitridiomycosis en México

Con respecto al cambio climático global en México, Pavía, Grae y Reyes (2006) evaluaron el cambio de la temperatura ambiental en México entre los periodos de 1940 a 1969 y de 1970 a 2004. Para ello, utilizaron datos de temperaturas máximas y mínimas de 1,400 estaciones meteorológicas de todo el país. Estos autores encontraron que a partir de 1970 se presentó un incremento significativo de temperatura en el sur de México y que este fue más marcado en la estación de verano. De igual manera, los brotes epidemiológicos del quitridio en México y el declive de anfibios sucedieron a partir de esa década (Cheng et al., 2011). Esta información podría sugerir que el cambio de temperatura en el país provocó una disrupción en la relación parásito-huésped propiciando el declive de pletodóntidos registrado por Parra-Olea et al. (1999) y Rovito et al. (2009). De acuerdo con Pounds y Crump (1994), la disrupción pudo llevarse a cabo porque el aumento de temperatura provocó estrés fisiológico en las salamandras, haciéndolas más vulnerables a la infección.

Con el fin de apreciar el intervalo de la temperatura a partir de 1970 en los sitios con declive de anfibios y prevalencia de *Bd*, se obtuvo el registro de la temperatura promedio anual en las localidades del Parque Nacional El Chico en Hidalgo, cerro Chicahuaxtla en Veracruz y cerro San Felipe en Oaxaca. Los datos de temperatura promedio anual fueron tomados de Cicese (2014) y corresponden a las estaciones meteorológicas: El Chico en Hidalgo; Coscomatepec (DGE) en Veracruz; presa El Estudiante, Santo Domingo Barrio y Oaxaca en Oaxaca. En el Parque Nacional El Chico la temperatura entre 1964 a 1988 se mantuvo en un intervalo de entre 18.89 a 21.96 °C. En la localidad del cerro Chicahuaxtla la temperatura osciló de 16.42 a 22.43 °C en el periodo de 1964 a 1989. En lo que respecta a la localidad de cerro San Felipe los valores de temperatura durante el periodo de 1955 a 1984 oscilaron entre 19.37 a 21.72 °C. Lo anterior sugiere que no hubo un cambio dramático en el promedio de temperatura, pero el quitridio pudo prevalecer con un crecimiento adecuado en esos sitios, debido a que la temperatura óptima para el crecimiento del patógeno se encuentra entre 17 y 23 °C (Piotrowski, Annis y Longcore, 2004). Al respecto Cheng et al. (2011) encontraron que en los 3 lugares el patógeno se detectó en 5 especies de pletodóntidos a partir de 1972. Por ejemplo, en el Parque Nacional El Chico se detectó a *Bd* en *Chiropetrotriton multidentatus* en 1974 con un valor de 3% de prevalencia y en 1982 la prevalencia fue de 14% en *C. dimidiatus*. En el cerro Chicahuaxtla la presencia de *Bd* se detectó en 1972 con un 2% de prevalencia en *Thorius pennatulus*; en 1976 la infección se detectó en *Pseudoeurycea nigromaculata* con

una prevalencia de 50% y en 1989 la prevalencia en *T. pennatulus* fue de 50%. En el cerro San Felipe los valores de prevalencia en *Pseudoeurycea smithi* fueron de 3% en 1974, 5% en 1976 y 54% en 1981. Estos datos sugieren que el declive de salamandras puede estar asociado al incremento en la prevalencia de la quitridiomycosis, pero no con el clima.

En lo concerniente a las especies invasoras como vectores de la enfermedad en México, se han registrado poblaciones exóticas de *L. catesbeiana* desde la primera mitad del siglo xx (Smith y Taylor, 1948). Actualmente existe una importación de la especie desde China y muchos de los individuos importados se encuentran infectados por *Bd*, por lo que son una fuente de transmisión de la enfermedad (Bai et al., 2010). Al respecto Luja et al. (2012) corroboraron que la presencia de *Bd* en diferentes oasis aislados en el estado de Baja California fue ocasionada por el constante desplazamiento de individuos infectados de la especie *L. catesbeiana*. En total se han encontrado poblaciones silvestres y de cautiverio de este anuro en los estados de Aguascalientes, Baja California, Chihuahua, Estado de México, Distrito Federal, Michoacán, Morelos, Puebla, Sonora, Veracruz y Yucatán (Casas-Andreu, Aguilar-Miguel y Cruz-Aviña, 2001; Conabio, 2013). En las poblaciones en cautiverio no se han tomado las medidas necesarias para impedir que los individuos escapen y se trasladen a hábitats silvestres (Casas-Andreu et al., 2001), por tanto, se introduce la enfermedad a nuevos sitios.

Consideraciones finales

La quitridiomycosis es una enfermedad infecciosa y emergente de la piel de los anfibios que surgió simultáneamente en todos los continentes a partir de la década de 1970. Las evidencias muestran que el patógeno estuvo presente desde la primera parte del siglo xx en Asia y África. Hasta el momento las hipótesis del origen del patógeno han sido respaldadas por trabajos en diferentes partes del mundo. Se ha documentado que el cambio climático global ha traído condiciones que favorecen el crecimiento del patógeno, y se ha postulado que la dispersión de diversas cepas de *Bd* ha sido ocasionada por la introducción y desplazamiento de especies vectoras o por medios abióticos como corrientes de agua, suelo húmedo o neblina. Asimismo, se ha determinado que estrategias fisiológicas y conductuales de los anfibios podrían favorecer la resistencia o la tolerancia a la infección de *Bd*.

En México la oleada epidémica de *Bd* inició en 1972 y de acuerdo con los estudios de extensión del patógeno en América por Lips et al. (2008) la dispersión del patógeno presentó una dirección hacia el sur. Hasta el momento se ha registrado la infección en 50 especies mayoritariamente distribuidas en las regiones montañosas del noroeste, centro y sur del país. Es importante señalar que 7 de esas especies se encuentran en peligro crítico de acuerdo con la UICN (2013), por lo que se deben de tomar medidas de conservación sobre sus poblaciones. En la tabla 1 se localiza el estatus de conservación de las especies infectadas por *Bd* en el país. Se ha constatado el declive de caudados por *Bd* en México, debido a los registros de monitoreo por Parra-Olea et al. (1999) y Rovito et al. (2009) en el Parque

Nacional El Chico, Hidalgo, cerro Chicahuaxtla, Veracruz y cerro San Felipe, Oaxaca, y por la detección del patógeno *Bd* en esos lugares realizada por Cheng et al. (2011).

Por otra parte, se ha documentado que el cambio climático global ha provocado la presencia de brotes epidemiológicos en varias regiones. Con respecto a México, el cambio significativo de temperatura fue evaluado a partir de 1970, lo cual coincide con el inicio de la oleada epidémica de *Bd* en el sur del país. El registro de la temperatura en los sitios con declive y prevalencia del patógeno sugiere que la temperatura permitió su supervivencia, pero no hay una asociación clara con el incremento en la prevalencia de *Bd*. Aún no se puede comprobar que el cambio climático global se encuentre relacionado con la aparición y virulencia de *Bd* en México, debido a que no se cuenta con datos suficientes de número de individuos infectados y grado de infección en los sitios monitoreados por Parra-Olea et al. (1999) y Rovito et al. (2009). Por lo anterior, es necesario realizar un análisis de detección histológica de *Bd* en los anfibios colectados durante el siglo xx, con el fin de determinar la relación entre las condiciones ambientales que se presentaron después del cambio climático y la prevalencia del patógeno.

La familia Plethodontidae es importante para el análisis de la quitridiomycosis, ya que refleja el efecto de la enfermedad en las poblaciones de anfibios completamente terrestres y porque se ha determinado que toleran altos grados de infección, por lo que pueden ser vectores del patógeno y causantes de la prevalencia de la infección en los ecosistemas. Recientemente se descubrió un nuevo quitrido, *Batrachochytrium salamandrivorans* (Martel et al., 2013) de elevada virulencia con especificidad aparente a los caudados en Europa. Este nuevo descubrimiento trae consigo varias incógnitas; por ejemplo, dada la especificidad a los caudados, emerge la necesidad de revisar si este estuvo involucrado en las extinciones y declinaciones observadas en México. Por otro lado, plantea la posibilidad de nuevas cepas emergentes en los diferentes grupos o en las diferentes regiones geográficas, por tanto, hay que estudiar a detalle las características genéticas y morfológicas de la cepa de *Bd* que infecta las poblaciones naturales de anfibios de México.

Adicionalmente, este trabajo sugiere que la dispersión del patógeno en México fue facilitada por la introducción y desplazamiento de *L. catesbeiana* ocurrido en la primera mitad del siglo xx. Es necesario obtener el cultivo de cepas de *Bd* provenientes de este anuro, con el fin de determinar los genotipos, conocer su virulencia y las posibles rutas de entrada y dispersión del patógeno.

Finalmente, en México los estudios futuros sobre la quitridiomycosis deberían centrarse en: 1) aislar las cepas de *Bd* de poblaciones de anfibios silvestres, ya que solo se cuenta con la cepa MexMkt que fue aislada de anfibios de comercio (Longo et al., 2013); 2) determinar las diferencias en la virulencia de las cepas del patógeno en una muestra representativa de las especies y poblaciones de anfibios, con el fin de establecer las zonas y poblaciones que son más susceptibles a la enfermedad; 3) identificar el impacto de la variabilidad ambiental en la virulencia de *Bd* y en las especies de anfibios; 4) identificar las estrategias que los anfibios pudieran estar realizando para combatir la infección y 5) estudiar detalladamente la respuesta inmune en

tre parásito-hospedero, con el fin de encontrar vías que beneficien los mecanismos que promuevan resistencia a la infección por *Bd*. Adicionalmente, se debe alertar e informar a la población acerca de las medidas de prevención y de desinfección de los materiales utilizados en el cautiverio de los anfibios. Es prioritario realizar estas medidas en Oaxaca, Chiapas y Veracruz, porque son los estados con más diversidad y endemismos de anfibios en México.

Agradecimientos

La primera autora establece que este artículo es un requisito para la obtención del grado de Doctora en Ciencias del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y, por lo tanto, le agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por colaborar en sus estudios, así como al Conacyt por otorgarle la beca con número (CVU/Becario) 2 05284/202580 durante sus estudios de doctorado. GP-O agradece a proyecto PAPIIT-UNAM IN209914.

Referencias

- Bai, C., Garner, T. W. y Li, Y. (2010). First evidence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in China: discovery of chytridiomycosis in introduced American bullfrogs and native amphibians in the Yunnan Province, China. *EcoHealth*, 7, 127–134.
- Becker, M. H., Harris, R. N., Minbiole, K. P., Schwantes, C. R., Rollins-Smith, L. A., Reinert, L. K. et al. (2011). Towards a better understanding of the use of probiotics for preventing chytridiomycosis in Panamanian golden frogs. *EcoHealth*, 8, 501–506.
- Berger, L., Speare, R., Daszak, P., Green, D. E., Cunningham, A. A., Goggin, C. L. et al. (1998). Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95, 9031–9036.
- Berger, L., Speare, R. y Hyatt, A. D. (1999). Chytrid fungi and amphibian declines: overview, implications and future directions. En A. Campbell (Ed.), *Declines and disappearances of Australian frogs* (pp. 23–33). Canberra: Environment Australia.
- Berger, L., Speare, R., Hines, H. B., Marantelli, G., Hyatt, A. D., McDonald, K. R. et al. (2004). Effect of season and temperature on mortality in amphibians due to chytridiomycosis. *Australian Veterinary Journal*, 82, 434–439.
- Berger, L., Hyatt, A. D., Speare, R. y Longcore, J. E. (2005). Life cycle stages of the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 68, 51–63.
- Berger, L., Speare, R. y Skerratt, L. F. (2005). Distribution of *Batrachochytrium dendrobatidis* and pathology in the skin of green tree frogs *Litoria caerulea* with severe chytridiomycosis. *Diseases of Aquatic Organisms*, 68, 65–70.
- Blaustein, A. R. y Wake, D. B. (1990). Declining amphibian populations: a global phenomenon? *Trends in Ecology and Evolution*, 5, 203–204.
- Bosch, J. (2003). Nuevas amenazas para los anfibios: enfermedades emergentes. *Munibe*, 16, 56–73.
- Bovero, S., Sotgiu, G., Angelini, C., Doglio, S., Gazzaniga, E., Cunningham, A. A. et al. (2008). Detection of chytridiomycosis caused by *Batrachochytrium dendrobatidis* in the endangered Sardinian Newt (*Euproctus platycephalus*) in Southern Sardinia, Italy. *Journal of Wildlife Diseases*, 44, 712–715.
- Bradley, G. A., Rosen, P. C., Sredl, M. J., Jones, T. R. y Longcore, J. E. (2002). Chytridiomycosis in native Arizona frogs. *Journal of Wildlife Diseases*, 38, 206–212.

- Brucker, R. M., Baylor, C. M., Walters, R. L., Lauer, A., Harris, R. N. y Minbiole, K. P. (2008). The identification of 2,4-diacetylphloroglucinol as an antifungal metabolite produced by cutaneous bacteria of the salamander *Plethodon cinereus*. *Journal of Chemical Ecology*, *34*, 39–43.
- Brucker, R. M., Harris, R. N., Schwantes, C. R., Gallaher, T. N., Flaherty, D. C., Lam, B. A. et al. (2008). Amphibian chemical defense: antifungal metabolites of the microsymbiont *Janthinobacterium lividum* on the salamander *Plethodon cinereus*. *Journal of Chemical Ecology*, *34*, 1422–1429.
- Burrowes, P. A., Joglar, R. L. y Green, D. E. (2004). Potential causes for amphibian declines in Puerto Rico. *Herpetologica*, *60*, 141–154.
- Burrowes, P. A., Longo, A. V., Joglar, R. L. y Cunningham, A. A. (2008). Geographic distribution of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Puerto Rico. *Herpetological Review*, *39*, 321–324.
- Casas-Andreu, G., Aguilar-Miguel, X. y Cruz-Aviña, R. (2001). La introducción y el cultivo de la rana toro (*Rana catesbeiana*) ¿Un atentado a la biodiversidad de México? *Ciencia Ergo Sum*, *8*, 62–67.
- Cheng, T. L., Rovito, S. M., Wake, D. B. y Vredenburg, V. T. (2011). Coincident mass extirpation of neotropical amphibians with the emergence of the infectious fungal pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*, 9502–9507.
- Cicese (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada). (2014). Datos climáticos diarios del CLICOM del SMN con gráficas del Cicese. Recuperado el 05 agosto 2014, de <http://clicom-mex.cicese.mx>.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2013). Recuperado el 05 diciembre 2013, de http://www.conabio.gob.mx/invasoras/index.php/Rana_toro
- Conlon, J. M. (2011). The contribution of skin antimicrobial peptides to the system of innate immunity in anurans. *Cell and Tissue Research*, *343*, 201–212.
- Crump, M. L., Hensley, F. R. y Clark, K. L. (1992). Apparent declines of the Golden toad: underground or extinct? *Copeia*, *2*, 413–420.
- Daszak, P., Cunningham, A. A. y Hyatt, A. D. (2000). Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science*, *287*, 443–449.
- Daszak, P., Cunningham, A. A. y Hyatt, A. D. (2003). Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity and Distributions*, *9*, 141–150.
- Daszak, P., Strieby, A., Cunningham, A. A., Longcore, J. E., Brown, C. C. y Porter, D. (2004). Experimental evidence that the bullfrog (*Rana catesbeiana*) is a potential carrier of chytridiomycosis, an emerging fungal disease of amphibians. *Herpetological Journal*, *14*, 201–207.
- Davidson, E. W., Parris, M., Collins, J. P., Longcore, J. E., Pessier, A. P. y Brunner, J. (2003). Pathogenicity and transmission of chytridiomycosis in tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*). *Copeia*, *3*, 601–607.
- Farrer, R. A., Weinert, L. A., Bielby, J., Garner, T. W. J., Balloux, F., Clare, F. et al. (2011). Multiple emergences of genetically diverse amphibian infecting chytrids include a globalized hypervirulent recombinant lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*, 18732–18736.
- Fellers, G. M., Green, D. E. y Longcore, J. E. (2001). Oral chytridiomycosis in the mountain yellow-legged frog (*Rana muscosa*). *Copeia*, *4*, 945–953.
- Fisher, M. C. y Garner, T. W. J. (2007). The relationship between the emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the international trade in amphibians and introduced amphibian species. *Fungal Biology Reviews*, *21*, 2–9.
- Fisher, M. C., Garner, T. W. y Walker, S. F. (2009). Global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and amphibian chytridiomycosis in space, time, and host. *Annual Review of Microbiology*, *63*, 291–310.
- Fites, J. S., Ramsey, J. P., Holden, W. M., Collier, S. P., Sutherland, D. M., Reinert, L. K. et al. (2013). The invasive chytrid fungus of amphibians paralyzes lymphocyte responses. *Science*, *342*, 366–369.
- Frías-Álvarez, P., Vredenburg, V. T., Familiar-López, M., Longcore, J. E., González-Bernal, E., Santos-Barrera, G. et al. (2008). Chytridiomycosis survey in wild and captive Mexican amphibians. *EcoHealth*, *5*, 18–26.
- Garmyn, A., Van-Rooij, P., Pasmans, F., Hellebuyck, T., Den Broeck, W. V., Haesebrouck, F. et al. (2012). Waterfowl: potential environmental reservoirs of the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis*. *PLoS ONE*, *7*, e35038.
- Garner, T. W. J., Perkins, M. W., Govindarajulu, P., Seglie, D., Walker, S., Cunningham, A. A. et al. (2006). The emerging pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* globally infects introduced populations of the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Biology Letters*, *2*, 455–459.
- Global Bd mapping proyect. (2013). Recuperado el 05 diciembre 2013, de http://www.bdmaps.net/surveillance/s_country.asp?country=MX
- Goka, K., Yokoyama, J., Une, Y., Kuroki, T., Suzuki, K., Nakahara, M. et al. (2009). Amphibian chytridiomycosis in Japan: distribution, haplotypes and possible route of entry into Japan. *Molecular Ecology*, *18*, 4757–4774.
- Gower, D. J., Doherty-Bone, T., Loader, S. P., Wilkinson, M., Kouete, M. T., Tapley, B. et al. (2013). *Batrachochytrium dendrobatidis* infection and lethal chytridiomycosis in caecilian amphibians (Gymnophiona). *EcoHealth*, *10*, 173–183.
- Hale, S. F., Rosen, P. C., Jarchow, J. L. y Bradley, G. A. (2005). Effects of the chytrid fungus on the Tarahumara frog (*Rana tarahumarae*) in Arizona and Sonora, Mexico. *USDA Forest Service Proceedings*, *36*, 407–411.
- Harris, R. N., James, T. Y., Lauer, A., Simon, M. A. y Patel, A. (2006). Amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* is inhibited by the cutaneous bacteria of amphibian species. *EcoHealth*, *3*, 53–56.
- Harris, R. N., Lauer, A., Simon, M. A., Banning, J. L. y Alford, R. A. (2009). Addition of antifungal skin bacteria to salamanders ameliorates the effects of chytridiomycosis. *Diseases of Aquatic Organisms*, *83*, 11–16.
- Heyer, W. R., Rand, A. S., Da Cruz, C. A. G. y Peixoto, O. L. (1988). Decimations, extinctions, and colonizations of frog populations in Southeast Brazil and their evolutionary implications. *Biotropica*, *20*, 230–235.
- Hero, J. M. y Shoo, L. (2003). Conservation of amphibians in the old world tropics: defining unique problems associated with regional fauna. En R. D. Semlitsch (Ed.), *Amphibian conservation* (pp. 70–84). Washington, D. C.: Smithsonian Press.
- Hof, C., Araujo, M. B., Jetz, W. y Rahbek, C. (2011). Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature*, *480*, 516–519.
- James, T. Y., Litvintseva, A. P., Vilgalys, R., Morgan, J. A. T., Taylor, J. W., Fisher, M. C. et al. (2009). Rapid global expansion of the fungal disease chytridiomycosis into declining and healthy amphibian populations. *Plos Pathogens*, *5*, e1000458.
- Kilburn, V. L., Ibáñez, R. y Green, D. M. (2011). Reptiles as potential vectors and hosts of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in Panama. *Diseases of Aquatic Organisms*, *97*, 127–134.
- Kilpatrick, A. M., Briggs C. J. y Daszak, P. (2010). The ecology and impact of chytridiomycosis: an emerging disease of amphibians. *Trends in Ecology and Evolution*, *25*, 109–118.
- La Marca, E., Lips, K. R., Lötters, S., Puschendorf, R., Ibáñez, R., Rueda-Almonacid, J. V. et al. (2005). Catastrophic population declines and extinctions in Neotropical harlequin frogs (Bufonidae: *Atelopus*). *Biotropica*, *37*, 190–201.
- Lauer, A., Simon, M. A., Banning, J. L., André, E., Duncan, K. y Harris, R. N. (2007). Common cutaneous bacteria from the Eastern red-backed salamander can inhibit pathogenic fungi. *Copeia*, *3*, 630–640.
- Laurance, W. F., McDonald, K. R. y Speare, R. (1996). Epidemic disease and the catastrophic decline of Australian rain forest frogs. *Conservation Biology*, *10*, 406–413.
- Lips, K. R. (1999). Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in Western Panama. *Conservation Biology*, *13*, 117–125.
- Lips, K. R., Diffendorfer, J., Mendelson III, J. R. y Sears M. W. (2008). Riding the wave: reconciling the roles of disease and climate change in amphibian declines. *Plos Biology*, *6*, e72.

- Lips, K. R., Green, D. E. y Papendick, R. (2003). Chytridiomycosis in wild frogs from Southern Costa Rica. *Journal of Herpetology*, 37, 215–218.
- Lips, K. R., Mendelson III, J. R., Muñoz-Alonso, A., Canseco-Márquez, L. y Mulcahy, D. G. (2004). Amphibian population declines in montane Southern Mexico: resurveys of historical localities. *Biological Conservation*, 119, 555–564.
- Longcore, J. E., Pessier, A. P. y Nichols, D. K. (1999). *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia*, 91, 219–227.
- Longo, A. V., Burrowes, P. A. y Joglar, R. L. (2010). Seasonality of *Batrachochytrium dendrobatidis* infection in direct-developing frogs suggests a mechanism for persistence. *Diseases of Aquatic Organisms*, 92, 253–260.
- Longo, A. V. y Burrowes, P. A. (2010). Persistence with chytridiomycosis does not assure survival of direct-developing frogs. *EcoHealth*, 7, 185–195.
- Longo, A. V., Rodríguez, D., Da Silva-Leite, D., Toledo, L. F., Mendoza-Almeralla, C., Burrowes, P. A. et al. (2013). ITS1 copy number varies among *Batrachochytrium dendrobatidis* strains: implications for qPCR estimates of infection intensity from field-collected amphibian skin swabs. *PLoS One*, 8, e59499.
- Luja, V. H., Rodríguez-Estrella, R., Ratzlaff, K., Parra-Olea G. y Ramírez-Bautista, A. (2012). The chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* in isolated populations of the Baja California tree frog *Pseudacris hypochondriaca curta* in Baja California Sur, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 57, 323–327.
- Martel, A., Spitzen-Van der Sluijs, S. A., Blooi, M., Bert, W., Ducatelle, R., Fisher, M. C. et al. (2013). *Batrachochytrium salamandrivorans* sp. nov. causes lethal chytridiomycosis in amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 15325–15329.
- Muñoz-Alonso, L. A. (2010). *Riqueza, diversidad y estatus de los anfibios amenazados en el sureste de México; una evaluación para determinar las posibles causas de la declinación de las poblaciones*. San Cristóbal de las Casas, Chiapas: Colegio de la Frontera Sur.
- Muths, E., Corn, P. S., Pessier, A. P. y Green, D. E. (2003). Evidence for disease-related amphibian decline in Colorado. *Biological Conservation*, 110, 357–365.
- Olson, D. H., Aanensen, D. M., Ronnenberg, K. L., Powell, C. I., Walker, S. F., Bielby, J. et al. (2013). Mapping the global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the amphibian chytrid fungus. *PLoS One*, 8, e56802.
- Padgett-Flohr, G. E. y Hayes, M. P. (2011). Assessment of the vulnerability of the Oregon spottedfrog (*Rana pretiosa*) to the amphibian chytrid fungus (*Batrachochytrium dendrobatidis*). *Herpetological Conservation and Biology*, 6, 99–106.
- Parra-Olea, G., García-Paris, M. y Wake, D. B. (1999). Status of some populations of Mexican salamanders (Amphibia: Plethodontidae). *Revista de Biología Tropical*, 47, 217–223.
- Pavía, E. G., Grae, F. y Reyes, J. (2006). PDO-ENSO effects in the climate of Mexico. *Journal of Climate*, 19, 6433–6438.
- Pessier, A. P., Nichols, D. K., Longcore, J. E. y Fuller, M. S. (1999). Cutaneous chytridiomycosis in poison dart frogs (*Dendrobates* spp.) and white's tree frogs (*Litoria caerulea*). *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*, 11, 194–199.
- Peterson, J. D., Wood, M. B., Hopkins, W. A., Unrine, J. M. y Mendoza, M. T. (2007). Prevalence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in American bullfrog and Southern leopard frog larvae from wetlands on the Savannah river site, South Carolina. *Journal of Wildlife Diseases*, 43, 450–460.
- Piotrowski, J. S., Annis, S. L. y Longcore, J. F. (2004). Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia*, 96, 9–15.
- Pounds, J. A. y Crump, M. L. (1994). Amphibian declines and climate disturbance: the case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology*, 8, 72–85.
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. L., Savage, J. M. y Gorman, G. C. (1997). Tests of null models for amphibian declines on a tropical mountain. *Conservation Biology*, 11, 1307–1322.
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N. et al. (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439, 161–167.
- Puschendorf, R., Hoskin, C. J., Cashins, S. D., McDonald, K., Skerratt, L. F., Vanderwal, J. et al. (2011). Environmental refuge from disease-driven amphibian extinction. *Conservation Biology*, 25, 956–964.
- Rachowicz, L. J., Hero, J., Alford, R. A., Taylor, J. W., Morgan, J. A. T., Vredenburg, V. T. et al. (2005). The novel and endemic pathogen hypotheses: competing explanations for the origin of emerging infectious diseases of wildlife. *Conservation Biology*, 19, 1441–1448.
- Ramsey, J., Reinert, L., Harper, L., Woodhams, D. C. y Rollins-Smith, L. A. (2010). Innate and adaptive immune defenses against a fungus linked to global amphibian declines in the South African clawed frog, *Xenopus laevis*. *Infection and Immunity*, 78, 3981–3992.
- Richards-Zawacki, C. (2009). Thermoregulatory behaviour affects prevalence of chytrid fungal infection in a wild population of Panamanian golden frogs. *Proceedings the Royal Society of London*, 277, 519–528.
- Rohr, J. R. y Palmer, B. D. (2013). Climate change, multiple stressors, and the decline of ectotherms. *Conservation Biology*, 27, 741–751.
- Rollins-Smith, L. A. (1998). Metamorphosis and the amphibian immune system. *Immunological Reviews*, 166, 221–30.
- Rollins-Smith, L. A. y Conlon, J. M. (2005). Antimicrobial peptide defenses against chytridiomycosis, an emerging infectious disease of amphibian populations. *Microbiology and Immunology*, 29, 589–598.
- Rollins-Smith, L. A., Ramsey, J. P., Pask, J. D., Reinert, L. K. y Woodhams, D. C. (2011). Amphibian immune defenses against C chytridiomycosis: impacts of changing environments. *Integrative and Comparative Biology*, 51, 552–562.
- Ron, S. R. (2005). Predicting the distribution of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the new world. *Biotropica*, 37, 209–221.
- Rosenblum, E. B., James, T. Y., Zamudio, K. R., Poorten, T. J., Ilut, D., Rodríguez, D. et al. (2013). Complex history of the amphibian-killing chytrid fungus revealed with genome resequencing data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 9385–9390.
- Rovito, S. M., Parra-Olea, G., Vásquez-Almazán, C. R., Papenfuss, T. J. y Wake, D. B. (2009). Dramatic declines in neotropical salamander populations are an important part of the global amphibian crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 3231–3236.
- Schloegel, L. M., Picco, A. M., Kilpatrick, A. M., Davies, A. J., Hyatt, A. D. y Daszak, P. (2009). Magnitude of the US trade in amphibians and presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus infection in imported North American bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Biological Conservation*, 142, 1420–1426.
- Schloegel, L. M., Toledo, L. F., Longcore, J. E., Greenspan, S. E., Vieira, C. A., Lee, M. et al. (2012). Novel, panzootic and hybrid genotypes of amphibian chytridiomycosis associated with the bullfrog trade. *Molecular Ecology*, 21, 5162–5177.
- Scott, N. J. (1993). Post-metamorphic death syndrome. *Froglog*, 7, 1–2.
- Smith, H. M. y Taylor, E. H. (1948). An annotated checklist and key to the Amphibia of Mexico. *Bulletin of the United States National Museum*, 194, 1–118.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S., Fishman, D. L. et al. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306, 1783–1786.
- UICN (Union Internacional para la Conservación de la Naturaleza). (2013). Recuperado el 05 diciembre 2013, de <http://www.iucnredlist.org>
- Van Rooij, P., Martel, A., Nerz, J., Voitell, S., Van Immerseel, F., Haesebrouck, F. et al. (2011). Detection of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Mexican Bolitoglossine salamanders using an optimal sampling protocol. *EcoHealth*, 8, 237–243.
- Voyles, J., Berger, L., Young, S., Speare, R., Webb, R., Warner, J. et al. (2007). Electrolyte depletion and osmotic imbalance in amphibians with chytridiomycosis. *Diseases of Aquatic Organisms*, 77, 113–118.
- Voyles, J., Rosenblum, E. B. y Berger, L. (2011). Interactions between *Batrachochytrium dendrobatidis* and its amphibian hosts: a review of pathogenesis and immunity. *Microbes and Infection*, 13, 25–32.

- Weldon, C., Du Preez, L. H., Hyatt, A. D., Muller, R. y Speare, R. (2004). Origin of the amphibian chytrid fungus. *Emerging Infectious Diseases*, *10*, 2100–2105.
- Wiesner, J. y Vilcinskas, A. (2010). Antimicrobial peptides: the ancient arm of the human immune system. *Virulence*, *1*, 440–464.
- Woodhams, D. C., Vredenburg, V. T., Simon, M., Billheimer, D., Shakhtour, B., Shyr, Y. et al. (2007). Symbiotic bacteria contribute to innate immune defenses of the threatened mountain yellow-legged frog, *Rana muscosa*. *Biological Conservation*, *138*, 390–398.
- Young, B. E., Lips, K. R., Reaser, J. K., Ibáñez, R., Salas, A. W., Cedeño, J. R. et al. (2001). Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology*, *15*, 1213–1223.
- Young, B. E., Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A. y Boucher, T. M. (2004). *Joyas que están desapareciendo: el estado de los anfibios en el Nuevo Mundo*. Arlington Virginia: Nature Serve.