



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

INTERACCIÓN DE DEPREDACIÓN ENTRE
EL AJOLOTE (*Ambystoma mexicanum*) Y
EL ACOCIL (*Cambarellus montezumae*)
ESPECIES NATIVAS DE XOCHIMILCO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

HUGO ANTONIO CORTÉS ORELLANA

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

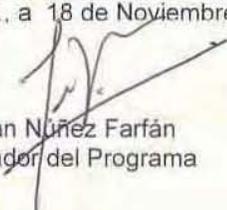
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **CORTES ORELLANA HUGO ANTONIO** con número de cuenta **508450916** con la tesis titulada **"INTERACCIÓN DE DEPREDACIÓN ENTRE EL AJOLOTE (*AMBYSTOMA MEXICANUM*) Y EL ACOCIL (*CAMBARELLUS MONTEZUMAE*) ESPECIES NATIVAS DE XOCHIMILCO."**, realizada bajo la dirección del **DR. LUIS ZAMBRANO GONZALEZ**:

Presidente: DR. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA
Vocal: DRA. MARISA MAZARI HIRIART
Secretario: DR. LUIS ZAMBRANO GONZALEZ
Suplente: DR. ALFONSO LUGO VAZQUEZ
Suplente: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 18 de Noviembre de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por haber aceptado mi aplicación a su programa. A través de éste he sido beneficiado tanto en el plano profesional como en el plano personal. La Fundación Packard me apoyó económicamente durante dos años y la Coordinación de Posgrado, a través del Programa de Fomento a la Graduación, financió mi estadía en México durante los meses de trámites administrativos.

El Dr. Luis Zambrano González aceptó trabajar conmigo sin tener antecedentes previos de mi desarrollo profesional y, durante toda la investigación realizada para la presente tesis, me proporcionó su apoyo en un amplio orden de cosas. Afortunadamente, todo llegó a muy buen término. La Dra. Marisa Mazari Hiriart y la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia fueron de gran ayuda durante todo el proceso.

Quiero agradecer a la gente del Laboratorio de Restauración Ecológica sin quienes los dos años y medio de estadía en la UNAM hubieran sido mucho más aburridos. Lupis, Sandra, Elsa, Vicky, Julio, Teo, Iris, Fish, Chipis, Patty, Cris, Homis, Chiquitica, Laura y Armando. A la gente de la Maestría en Restauración Ecológica por transformar las clases y los trámites en ratos mucho más agradables de lo que suelen ser. Ruth, Lilia, Mayrén, Yared, Fabiola, Laura y el Vic. Además de Geo y Luzma. Por supuesto, a la banda de la fiesta. Rosa, Mary, Pachi, Caro, Wolke, Diego, Primo y Neto. Creo que no necesito decir porqué.

Un abrazo con todo mi cariño a Jessica, principal artífice de mi aventura por el hemisferio norte.

A la Dra. Virginia Cervantes y a la Dra. Julia Carabias, por recordarme que, independientemente del resultado, siempre vale la pena luchar contra lo que crees que no es correcto.

Finalmente, a mi familia, de quienes salen casi todos mis ejemplos de vida y quienes han tenido la paciencia durante años para seguir junto a mí.

ÍNDICE

Lista de Figuras y Tablas	5
Resumen	6
Abstract	8
Introducción	
• Las interacciones entre especies en el marco de la restauración ecológica	10
• El ajolote	13
• El acocil	15
• Las amenazas a las especies	17
• Sitio de estudio	18
Hipótesis y Objetivos	25
Metodología	
• Reproducción y mantenimiento de ajolotes	26
• Colecta y mantenimiento de acociles	28
• Diseños experimentales	29
Resultados	
• Ajolote adulto vs. acociles de diferentes tallas	35
• Ajolote vs. 5 acociles recién eclosionados	38
• Acocil adulto vs. ajolotes de diferentes tallas	40
• Acocil vs. 5 ajolotes recién eclosionados	43
• Acocil adulto vs. 5 huevos de ajolote	45
• Cambio de roles en ambas especies	46
Discusión	
• El ajolote como depredador del acocil	47
• El acocil como depredador del ajolote	50
• Relación entre talla del depredador y número de ataques, capturas y eficiencia	51
• Cambio de roles en ambas especies	54
Referencias	57

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

Figuras

1. Esquema de tina utilizada para reproducción de ajolotes	27
2. Diagrama de los diferentes diseños experimentales	34
3. Número total de acociles capturados (diseño 1)	36
4. Talla de ajolotes adultos vs. ataques, capturas y eficiencia (diseño 1)	37
5. Talla de ajolotes vs. ataques, capturas y eficiencia (diseño 2)	39
6. Número total de ajolotes capturados (diseño 3a)	40
7. Talla de acociles adultos vs. ataques, capturas y eficiencia (diseño 3a)	42
8. Talla de acociles vs. ataques, capturas y eficiencia (diseño 4)	44
9. Talla de acociles adultos y número de huevos capturados (diseño 5)	45
10. Cambio de rol desde presa a depredador para ajolotes y acociles	46

Tablas

1. Experimentos realizados para el diseño 1	36
2. Experimentos realizados para el diseño 2	38
3. Experimentos realizados para el diseño 3a	41
4. Experimentos realizados para el diseño 4	43
5. Experimentos realizados para el diseño 5	45

RESUMEN

El punto de vista más común en la investigación sobre el aspecto de la depredación refleja un sesgo filético, donde los invertebrados sirven de presas a los vertebrados. Sin embargo, la depredación en la dirección contraria es muy común y ha sido observada en una variedad de ecosistemas, sobretodo en ambientes acuáticos. En estos ambientes, se ha documentado que los crustáceos se alimentan de muchas especies de peces pero se desconoce el impacto específico que tiene la depredación por parte de los invertebrados sobre otros vertebrados como los anfibios. Debido a que muchas especies de anfibios están sufriendo reducciones en su distribución y extinciones de poblaciones en todo el mundo, aumenta la necesidad de entender los factores que regulan sus poblaciones. Si se puede utilizar la relación de tamaño entre el depredador y la presa para evaluar los alcances de la interacción entre invertebrados y anfibios, habría más herramientas para determinar los efectos de la desaparición de especies en la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas, en el momento de restaurarlos. En este sentido, el sistema lacustre de Xochimilco constituye un lugar de estudio importante debido a la diversidad de especies que habitan en él, a los problemas ambientales que presenta por estar contenido en una de las zonas metropolitanas más pobladas del planeta, además del valor cultural que tiene para sus habitantes. Entre los organismos más representativos del sistema lacustre de Xochimilco, el ajolote (*Ambystoma mexicanum*) y el acocil (*Cambarellus montezumae*) son de especial importancia, debido a que comparten el ambiente de forma muy estrecha y a sus respectivos papeles en la red de alimentos del

ecosistema. El objetivo de este estudio fue investigar las posibles interacciones depredador-presa entre el ajolote y el acocil en cuanto a la dirección de la interacción y a los tamaños involucrados en ella. A través de cinco diseños experimentales, donde se analizó la interacción de depredación entre crías y adultos de ambas especies, este estudio reafirma la existencia de una relación de depredación entre el ajolote y el acocil, la cual es bidireccional. Los ajolotes adultos depredan a los acociles de diferentes tamaños, desde que éstos se separan del abdomen de la hembra hasta que alcanzan la madurez sexual. Por otro lado, los acociles adultos son capaces de alimentarse de huevos y crías de ajolote. Para ambas especies existe una talla determinada, entre 2.6 y 3.5 cm, en la cual la relación de depredación se invierte y la presa se convierte en depredador. Además, cuando el depredador es pequeño hay una correlación entre su talla y las siguientes variables: a) el número de ataques b) el número de capturas y c) la eficiencia de depredación. Esta correlación se pierde a medida que el depredador aumenta de tamaño.

ABSTRACT

Research's most common point of view about predation reflects a phyletic bias, whereby invertebrates serve as prey for vertebrates. However, predation in the opposite direction is quite common and has been observed in a variety of ecosystems, especially in aquatic environments. In those environments, it has been discovered that crustaceans feed on many fish species but the specific impact of invertebrates feeding on other vertebrates such as amphibians remains unknown. Given that many amphibian species have been undergoing distribution reductions and population extinctions around the world, increases the necessity of understanding the factors that regulate their population. If predator-prey size relation can be used to assess the interaction between invertebrates and amphibians, there would be more tools to determine the effects of species loss on ecosystem stability and functioning, when it comes to restoration issues. In that sense, the Xochimilco wetland represents an important study site due to the species diversity inhabiting it, the environmental problems derived from being localized in one of the most populated metropolitan zones of the planet, besides of the cultural value that this wetland has for its habitants. Among the most representative organisms of Xochimilco wetland, the axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and the crayfish (*Cambarellus montezumae*) are of particular importance, given that they share the environment in a very close way and because of their respective roles in the ecosystem food web. The goal of this study was to investigate on the possible predator-prey interaction between the axolotl and the crayfish with regard to the direction of the interaction and the sizes

involved in it. Through five experimental designs, where the predation interaction between XXX and adults of both species was analyzed, this study confirms the existence of a predation interaction between the axolotl and the crayfish, which seems to be bidirectional. Adult axolotls prey upon crayfish of different sizes, since they separate from the female's abdomen until reaching sexual maturation. On the other hand, adult crayfish are capable of feeding on axolotl eggs and XXX. For both species there is a determined size, between 2.6 and 3.5 cm, in which the predation relation reverses and the prey turns into the predator. In addition, when the predator is small there is a correlation between its size and the following variables: a) number of attacks b) number of captures and c) predation efficiency. This correlation is lost as the predator increases its size.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre especies en el marco de la restauración ecológica

La restauración ecológica busca reconstruir un ecosistema degradado, restituyendo su diversidad biológica, componentes estructurales y funcionamiento. Desde la perspectiva de quienes trabajan en limnología, la restauración busca entender cuáles son los patrones de interacción entre las especies nativas, con el fin de modificar únicamente las relaciones necesarias para llevar al sistema al estado prístino previo a su degradación (Scheffer, 1998). Para lograr lo anterior, es necesario comprender el efecto que tienen las interacciones entre las especies en la estructura de las comunidades animales y el funcionamiento de la red trófica de un ecosistema (Sih *et al.*, 1985; Chase *et al.*, 2002; Rubbo *et al.*, 2003). Específicamente, la interacción depredador-presa ha demostrado ser uno de los mecanismos que determinan el crecimiento de una población y su composición por tallas, a través de la relación de tamaño existente entre la presa y el depredador (Sih *et al.*, 1985; Chase *et al.*, 2002). En otras palabras, el intervalo de tallas de presas que un depredador es capaz de consumir depende de su propio tamaño, por lo que la estructura de tallas de la población del depredador influye directamente en la composición por tallas de la población de la presa (Hance y Van Impe, 1999). De esta manera, la interacción depredador-presa juega un papel importante en el establecimiento de la estructura de la comunidad y en parte del funcionamiento de la red trófica (Warren, 1996).

El punto de vista más común en la investigación sobre el aspecto de la depredación refleja un sesgo filético, en el que los invertebrados sirven de presas

a los vertebrados. Sin embargo, la depredación en la dirección contraria es muy común y ha sido observada en una variedad de ecosistemas, sobretodo en ambientes acuáticos (McCormick y Polis, 1982). En estos ambientes, se ha documentado que los crustáceos se alimentan de muchas especies de peces (West y Williams, 1986; Perez y Bellwood, 1988; Hines *et al.*, 1990; Ansell y Gibson, 1993; Smith y Weis, 1997) pero se desconoce el impacto específico que tiene la depredación por parte de los invertebrados sobre otros vertebrados como los anfibios. La depredación sobre las larvas de este grupo influye a nivel de población y altera los patrones tanto de distribución como la composición de especies a nivel de comunidad. Debido a que muchas especies de anfibios están sufriendo reducciones en su distribución y extinciones de poblaciones en todo el mundo, aumenta la necesidad de entender los factores que regulan sus poblaciones (Houlahan *et al.*, 2000; Kiesecker *et al.*, 2001; Rubbo *et al.*, 2006). Si se puede utilizar la relación de tamaño entre el depredador y la presa para evaluar los alcances de la interacción entre invertebrados y anfibios, habría más herramientas para determinar los efectos de la desaparición de especies en la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas en el momento de restaurarlos (McCann, 2000; Loreau *et al.*, 2001).

Dentro de los ambientes acuáticos, los ecosistemas de lagunas temporales han recibido gran atención en términos del papel de los anfibios en la red trófica y las dinámicas de la interacción depredador-presa (Wilbur, 1997). Los anfibios dominan la comunidad de vertebrados en estos hábitats, regulando la red trófica y contribuyendo a la estabilidad del sistema de varias maneras. Por una parte, son depredadores de especies de invertebrados asociadas con la descomposición de

la materia orgánica, por lo que modulan los flujos de energía del ecosistema y, por otro lado, proveen un control biótico directo e indirecto sobre la diversidad de las especies, por ser depredadores clave (Davic y Welsh, 2004). Sin embargo, la función de los anfibios en cuerpos de agua permanentes y someros ha sido poco investigada. Particularmente, en ambientes que han sufrido grandes reducciones de área debido a perturbaciones de origen antrópico y que contienen especies endémicas de anfibios es a donde es necesario dirigir las investigaciones (Rubbo y Kiesecker, 2005). En este sentido, el sistema lacustre de Xochimilco, ubicado al sur de la Ciudad de México, constituye un lugar de estudio importante debido a la diversidad de especies que habitan en él, a los problemas ambientales que presenta por estar contenido en una de las zonas metropolitanas más pobladas del planeta (ONU, 2009), además del valor cultural que tiene para sus habitantes.

Entre los organismos más representativos del sistema lacustre de Xochimilco existen dos que son de especial importancia debido, por un lado, a que comparten el ambiente de forma muy estrecha y, por el otro, en base a sus respectivos papeles en la red de alimentos del ecosistema. Estas son el ajolote (*Ambystoma mexicanum*) y el acocil (*Cambarellus montezumae*). Ambas especies viven asociadas al fondo del sistema y las hembras de ajolote ponen sus huevos en macrofitas cuya estructura les brinde resguardo como el lirio (*Eichhornia crassipes*) y la elodea (*Egeria densa*), las mismas que utiliza el acocil como refugio y sitios de reclutamiento (Hobbs, 1989; Rangel, 2004; Marín, 2007). Además, ambas especies son generalistas y se ha encontrado que uno de los componentes potenciales en la dieta del ajolote adulto es el acocil, por lo que forman parte de la misma cadena trófica (Valiente, 2006). Debido a esto, hay una alta probabilidad de

que exista una relación de depredación más compleja entre ellos, situación que no ha sido investigada en las distintas etapas del ciclo de vida de ambas especies. Los únicos antecedentes, donde la interacción depredador-presa entre anfibios e invertebrados podría llegar a invertirse se refieren a una especie de salamandra terrestre (*Ambystoma maculatum*) y a la rana de bosque (*Lithobates sylvaticus*) (Rubbo *et al.*, 2003; 2006).

Este estudio está orientado a investigar las posibles interacciones depredador-presa entre el ajolote y el acocil en cuanto a la dirección de la interacción y a los tamaños involucrados en ella.

El ajolote

El ajolote es un anfibio endémico de la cuenca de México y su distribución última es el sistema lacustre de Xochimilco. Es una de las 17 especies del género *Ambystoma* que se reconocen para México y está dentro de un pequeño grupo de cinco especies que tienen la particularidad de ser neoténicas, es decir, pueden alcanzar la madurez sexual reteniendo los caracteres juveniles, por lo que no necesitan salir del agua, a menos que las condiciones del medio no le sean favorables y sufran metamorfosis (Brandon, 1989; Schaffer, 1989).

En cuanto a su desarrollo se ha observado que, a partir del primer mes de edad, la tasa de crecimiento de las crías en condiciones óptimas es de 1.5 cm/mes (Ensastigue, 2002), por lo que a los tres o cuatro meses alcanza la talla a la cual es considerado como juvenil, es decir los 5 cm. Potencialmente, el ajolote puede llegar hasta los 39.5 cm, pero en Xochimilco la población remanente no alcanza a llegar a los 33.5 cm y no tienen más de tres años de edad (Zambrano *et al.*, 2007).

Además, la mayor parte de la población está compuesta por individuos de cerca de un año, edad a la cual pueden alcanzar la madurez sexual, aunque es más usual que lo hagan al año y medio. De este período de vida, que es el más vulnerable, dependerá el éxito de la población (Armstrong *et al.*, 1989; Zambrano *et al.*, 2004; 2007). Por cada puesta pueden producir entre 200 y 1500 huevos aproximadamente. Su ciclo reproductivo es anual y se da entre enero y marzo inducido por un descenso en la temperatura del agua (Contreras, 2006). Se consideran como adultos reproductivos a todos aquellos organismos con una longitud total promedio cercana a los 20 cm, tanto en hembras como en machos (Ensastigue, 2003; Maya, 2003). En condiciones óptimas, las hembras maduran sexualmente algunos meses después que los machos y su vida reproductiva óptima tiene una duración de 5 a 6 años. Al incrementarse la edad, la calidad de los gametos va disminuyendo y se reduce el número de puestas. La vida media en su forma neoténica en condiciones de laboratorio es de 10 a 12 años como media y 25 como máxima (Armstrong *et al.*, 1989).

La densidad poblacional del ajolote ha disminuido seis veces entre 1998 y 2003, quedando tan sólo 0.001org/m^2 . Esto constituye una disminución poblacional drástica de la especie, pues es el valor más bajo reportado hasta hoy, y crítico en comparación con otros ambistómidos mexicanos que se distribuyen en hábitats más conservados (Graue, 1998; Zambrano *et al.*, 2007; Molina, 2008). Además, existe un sesgo en la distribución del ajolote, encontrándose una mayor abundancia de la especie en la zona agrícola en comparación con las zonas urbana y semi-urbana (Graue, 1998; Zambrano *et al.*, 2004).

Una característica ecológica muy importante, es que el ajolote es uno de los depredadores punta en la pirámide alimenticia del sistema en el que habita. En el estado juvenil su dieta está compuesta por crustáceos, larvas de insectos, caracoles, anfípodos y zooplancton (Valiente, 2006).

Dado el deterioro de las poblaciones de ajolotes, la especie se encuentra amenazada de extinción y por tanto está bajo protección especial según la NOM-059-ECOL/1994. A la vez, está ubicado en el Apéndice II de la Convención Internacional sobre Especies Amenazadas (CITES). En este apéndice se enlistan especies que no están necesariamente amenazadas de extinción pero que podrían llegar a estarlo a menos que se controle estrictamente su comercio. (CITES, 2008) En la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) figura como especie amenazada críticamente (IUCN, 2009).

El acocil

El acocil es un crustáceo decápodo y es uno de los invertebrados bentónicos dominantes en muchos ambientes dulceacuícolas (Momot *et al.*, 1978). Pertenece al género *Cambarellus* y al subgénero del mismo nombre, el cual incluye 10 especies exclusivas de México, siendo muy importante en cuanto a su distribución, ya que va a lo largo del centro del país, desde el estado de Puebla en el este, hasta el estado de Jalisco en el oeste. En esta región ocupa ríos, lagos, represas, bordos y canales, y está asociado con la vegetación riparia en los primeros 50 cm de profundidad (Hobbs, 1989). En el centro del país, se distribuye en el sistema lacustre Xochimilco y en el lago de Chapultepec, así como en

remanentes del lago de Texcoco y en cuerpos residuales de agua del Estado de México, Hidalgo y Morelos (Villalobos, 1983; Vargas, 1989).

En Xochimilco, la talla máxima que pueden alcanzar los acociles es cercana a los 4.5 cm y la tasa de crecimiento promedio es de 0.25 cm/mes. La madurez sexual puede ser alcanzada a partir de los 2 cm para hembras y machos o a los 9 meses de edad aproximadamente. Se reproducen durante todo el año y las hembras ponen entre 12 y 120 huevos que son retenidos en el abdomen durante tres meses. Viven cerca de 15 meses y presentan una alta mortalidad en los primeros dos meses de vida, por lo que sólo el 4 % de la población alcanza las tallas reproductivas (Rangel, 2004; Álvarez y Rangel, 2007).

Dentro de las estrategias reproductivas que han desarrollado para asegurar su permanencia en condiciones adversas de temperatura y desecación, se encuentra el desarrollo larvario abreviado, que puede considerarse como el punto clave en el éxito que ha tenido este grupo en la colonización de los ambientes dulceacuícolas (Huner y Barr, 1984; Hobbs, 1991). La hembra carga los huevos en su abdomen por un período variable de 2 a 20 semanas y éstos sólo eclosionarán cuando las condiciones climáticas sean adecuadas. Además, las crías eclosionadas permanecerán de 4 a 14 días en el abdomen de la hembra, en el cual tendrán la primera muda. Esto les permite estar protegidos de las corrientes en el cuerpo de agua y la depredación hasta que sus apéndices estén bien desarrollados y puedan abandonar a la madre (Rangel, 2004).

Su dieta está basada principalmente en diatomeas, protozoarios, rotíferos, en clorófitas y micro crustáceos, pero puede variar dependiendo de la edad del organismo, así como de los recursos presentes en la zona. También, pueden

especializarse en algún tipo de alimento, aunque generalmente se han catalogado como oportunistas generalistas, siendo herbívoros, depredadores y detritívoros por lo que se alimentan de todos los niveles tróficos (Holdich y Lowery, 1988; Hobbs y Jass, 1991). Además, pueden depredar tanto individuos vertebrados como invertebrados, ocasionando un impacto sobre la estructura y dinámica de los ecosistemas acuáticos, lo que se ve reflejado en las relaciones que establece con diversas especies en los diferentes niveles tróficos (Foster y Slater, 1995; Nystrom *et al.*, 1996; Nystrom *et al.*, 2001; Sagova, 2002). Gracias a esta plasticidad alimenticia puede mantener altas densidades poblacionales, sobre todo en zonas con gran abundancia de macrofitas que son una fuente importante de alimento y, debido a que constituyen un sustrato filamentosos y con ramas disectadas, proveen una amplia diversidad de hábitats y refugio, sobre todo para el reclutamiento de las crías (Lorman y Magnuson, 1978; Lodge y Lorman, 1987; Lodge, 1991; Newman, 1991; Nystrom y Strand, 1996). Por otro lado, son consumidos por diversos carnívoros como odonatos, reptiles, anfibios, algunos peces y crustáceos, incluyendo a los mismos acociles (Rosas, 1976; Huner, 1993 Foster y Slater, 1995; Davis *et al.*, 1999; Hinojosa-Garro y Zambrano, 2004).

Las amenazas a las especies

Los principales problemas que deben enfrentar las especies nativas en Xochimilco se refieren a la reducción de su hábitat, la alteración de la calidad del agua y la introducción de especies. Quizás, la que tiene influencia más directa sea esta última, ya que el ajolote no sólo es afectado por la depredación de sus juveniles por parte de la carpa, sino que también sus puestas de huevos pueden

estar siendo consumidas por la tilapia. Además, las especies exóticas generan una competencia por los recursos, lo que está llevando a la reducción del alimento (Zambrano *et al.*, 2004; 2007). Por otro lado, la carpa genera destrucción y fragmentación del hábitat, a través de la modificación de variables como el aumento de la turbidez de la columna de agua y la disminución de la cobertura de macrofitas sumergidas (Hinojosa-Garro, 1999). Debido a que la distribución y abundancia de acociles está relacionada directamente con la diversidad y abundancia de la vegetación sumergida y enraizada emergente, cambios en la comunidad de macrofitas causados por la carpa pueden promover una reducción en la abundancia de acociles (Hinojosa-Garro y Zambrano, 2004). De la misma manera, las plantas sumergidas son fundamentales para la reproducción y mantenimiento de las poblaciones de ajolotes, por lo que una disminución en su cobertura puede significar la reducción de los sitios de puestas (Zambrano *et al.*, 1999).

Sitio de estudio

El sistema lacustre de Xochimilco (19°15' N y 99°06' W) constituye un ecosistema remanente de los lagos que caracterizaban la cuenca de México. Está ubicado dentro del Área Natural Protegida de la delegación de Xochimilco (19°09'-19°19' N y 98°56'-99°09' W) en el sector suroeste del Distrito Federal. Posee un área de 24 km² y se reduce a una serie de canales, acequias, lagunas permanentes y otras temporales que hasta mediados del siglo pasado formaban un área natural de descarga de agua subterránea. Se calcula que este sistema tiene una longitud aproximada de 189 km de canales interconectados, cuya

profundidad varía entre 0.6 y 6.0 m (Ortiz y Ruvalcaba, 2005; Contreras, 2006). Este sistema se caracteriza por la presencia de estructuras para cultivo utilizadas desde épocas prehispánicas llamadas chinampas, las cuales constituyen una porción de tierra fértil construida por la agregación de vegetación acuática y lodo provenientes del mismo cuerpo de agua, fijada por ahuejotes (*Salix bonplandiana*) y varas para evitar su desmoronamiento (Fernández, 1986). Las chinampas son el principal tipo de terreno en el sistema lacustre de Xochimilco, por lo que le otorgan una relevancia histórico-cultural. Además, este sistema alberga una gran cantidad de especies de flora y fauna, tanto acuática como terrestre, algunas de ellas vulnerables y de distribución muy restringida. Se registran 20 especies bajo alguna categoría de riesgo según la NOM-059-ECOL-2001, de las cuales siete son endémicas (*Ambystoma mexicanum* o ajolote, *Lithobates montezumae* o rana de Moctezuma, *Lithobates tlaloci* o rana de Xochimilco, *Phrynosoma orbiculare* o camaleón de montaña, *Pituophis deppei* o cincuate, *Crotalus polisticus* o víbora de cascabel y *Anas platyrhynchos diazi* o pato mexicano). Debido al deterioro de las demás áreas naturales del Distrito Federal, constituye un hábitat importante, en ocasiones único, para la reproducción, refugio y alimentación de mamíferos, reptiles y aves locales y migratorias que dependen de los cuerpos de agua para su supervivencia.

Las características mencionadas anteriormente fueron consideradas por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura para declarar a Xochimilco como Patrimonio Natural y Cultural de la Humanidad (UNESCO, 1987). Además, en 1992 el área comprendida entre las coordenadas 19°17'99.05" y 19°17'99.03" fue decretada como Área Natural Protegida dentro de

la categoría de zona sujeta a conservación ecológica bajo el nombre “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco” (INEGI, 2002). Por último, debido a que el sistema lacustre de Xochimilco es considerado una zona de humedales y se sabe que están dentro de los ecosistemas más perturbados por el ser humano, siendo particularmente sensibles (Rubbo y Kiesecker, 2005), fue incorporado dentro del Convenio sobre Conservación de Humedales de Importancia Internacional (Ramsar, 2004).

Se ha calculado que el área aproximada de los canales de Xochimilco y el lago de Chalco se habría reducido de 260 a 200 km² desde 1500 a 1850. Entre 1850 y 1940 la reducción fue de 200 a 35 km². Entre 1940 y 1959, de 35 a 8 km² y entre 1959 y 1989, de 8 a 3 km² (Bojórquez, 1991). En 1995, el área de los canales de Xochimilco se reduce a 2.3 km² (Graue, 1998). Por otro lado, la población de la ciudad de México ha crecido de tal manera que ha llegado a ser una de las tres ciudades más pobladas del planeta, bordeando los 23 millones de habitantes (INEGI, 2005). La delegación de Xochimilco concentra el 4.6% de la vivienda del Distrito Federal, con un total de 404,458 habitantes (INEGI, 2005).

La alta tasa de crecimiento demográfico de Xochimilco ha puesto en riesgo el nombramiento otorgado por la UNESCO como Patrimonio de la Humanidad, ya que a lo largo de todo su perímetro norte limita con aproximadamente 49 colonias de las delegaciones de Tlalpan, Coyoacán, Iztapalapa y Tláhuac, por lo que existe una fuerte presión al interior de Xochimilco. Esta situación ha generado asentamientos humanos irregulares en la zona de conservación, reduciendo el área de rescate y preservación ecológica, en particular en la zona lacustre,

llegando a reportarse en 1997 sólo el 42.2% de lo que se había establecido originalmente (Zambrano *et al.*, 2004).

Una de las consecuencias negativas del crecimiento desmedido de la ciudad de México ha sido la sobreexplotación de los manantiales naturales. A principios del siglo XX comenzó el desvío de agua de Xochimilco para satisfacer las necesidades de la ciudad, lo que provocó que para 1950 el sistema quedara muy reducido, afectando las actividades productivas de las comunidades aledañas así como la biodiversidad existente (Romero, 1993). Para contrarrestar tales efectos, las autoridades deciden el tratamiento de las aguas negras de la ciudad de México y su re-canalización a la zona de Xochimilco a través de la planta del Cerro de la Estrella. Desafortunadamente, las aguas vertidas causaron graves disturbios ecológicos por su tratamiento secundario deficiente (Balanzario, 1976). La contaminación desmedida en los sistemas de agua subterránea disminuyó considerablemente las especies de la zona lacustre, poniendo en riesgo la biodiversidad del ecosistema (Pérez-Fons, 1993).

Actualmente, los canales y lagunas siguen siendo alimentados con aguas residuales tratadas a nivel secundario por las plantas del Cerro de la Estrella, San Luis Tlaxialtemalco y San Lorenzo Tezonco (UNESCO, 2006). La primera contribuye con cerca del 80% del suministro de agua al sistema y realiza una descarga diaria de aproximadamente 1600 L/s (González, 2006). A diferencia de lo que sucede en el resto de México, en que la mayoría de las plantas de tratamiento trabajan a un nivel cercano al 70% de su capacidad, ésta sólo lo hace al 52% y junto a las demás plantas aportan aproximadamente 2200L/s a través de nueve descargas distribuidas por todo el sistema (CNA, 2007).

Distintos investigadores han reportado niveles de concentración de contaminantes básicos (grasas y aceites, sólidos suspendidos totales, demanda bioquímica de oxígeno₅, nitrógeno total, fósforo total y pH), además de metales pesados y cianuros en el agua, que están muy por encima de lo estipulado por la NOM-003-ECOL-1997 y por la Ley Federal de Derechos de Agua 2007. En el caso de la Demanda Bioquímica de Oxígeno (DBO₅), Montiel (2005) y Solís (2005) encontraron niveles que duplicaron lo establecido en la norma. Para los 8 metales considerados en la legislación (As, Cd, Cr, Cu, Hg, Ni, Pb y Zn), las investigaciones conducidas desde 1979 hasta 2006 reportaron valores por sobre el límite en varias ocasiones (Flores, 1982; Ramírez, 1990; Bojorquez, 1994; Bojorquez & Amaro, 2003; Sandoval, 2004; González, 2006).

Por otro lado, no existe una legislación que delimite la concentración máxima de estos contaminantes en el sedimento, siendo que se han encontrado niveles de concentración de As, Cd y Pb, de más de 500 veces sobre el nivel permitido en el agua (Flores, 1982; Ramírez, 1990; Sandoval, 2004; González, 2006). Además, se ha demostrado que existe una correlación significativa entre la presencia de algunos metales como As, Ni y Zn, en el agua y sedimento, y la acumulación de éstos en los tejidos de organismos que habitan en el sistema, como el ajolote y el charal (*Chirostoma jordanii*) (Rangel, 1981; Flores, 1982; Ramírez, 1990; Sandoval, 2003; González, 2006).

En cuanto al contenido de coliformes fecales en aguas de re-uso al público, la NOM-003-ECOL-1997 determina que no se deben superar las 1000 Unidades Formadoras de Colonia (UFC) por cada 100 ml. Sin embargo, durante los años

2000, 2001 y 2002, se encontraron hasta 890 millones de UFC/100ml (Mazari-Hiriart *et al.*, 2008; Cisneros, 2005).

Otro proceso que ha llevado al aumento en la alteración de la calidad del agua se refiere a la agricultura, una de las principales actividades económicas en Xochimilco y que ocupa el 41.4% de la superficie de esta delegación (INEGI, 2002). Desde la introducción de aguas negras parcialmente tratadas a partir de 1958, se ha presentado el problema del ensalitramiento del suelo. Esto, sumado a la disminución de la calidad del agua y la oportunidad de aumentar la producción a través del uso de mejor tecnología, produjo un cambio desde las actividades agrícolas de forma tradicional a invernaderos que se comenzaron a construir hace 25 años, resultando en el abuso en la utilización de agroquímicos (López *et al.*, 2006; Méndez 2006; Ramos, 2006).

Como reflejo de la situación descrita antes, se ha llegado a catalogar al sistema lacustre de Xochimilco como hiper-eutrófico, según las clasificaciones mencionadas por Ortiz y Ruvalcaba (2005), quienes utilizaron tres índices para determinar el Índice de Estado Trófico (Transparencia al disco de Secchi, fósforo total y clorofila a). El estado hiper-eutrófico implica condiciones inestables y deterioradas, las cuales han llevado a la pérdida de la biodiversidad y los recursos acuáticos en Xochimilco.

Otro factor preponderante en la problemática del sistema lacustre de Xochimilco tiene relación con la ya mencionada introducción de especies exóticas. Por más de un siglo, peces bentívoros han sido introducidos en muchos lagos a través del mundo para acuacultura y pesca deportiva. Los estudios de los efectos ecológicos de esta introducción indican un deterioro severo de los ecosistemas

lagunares (Cahoon, 1953). El efecto más conspicuo es el incremento de los sólidos suspendidos, que reduce la disponibilidad de luz en la columna de agua, afectando el crecimiento de la vegetación sumergida (Crowder y Painter, 1991; Skubinna *et al.*, 1995; Sidorkewicj *et al.*, 1996). Hay un umbral en la densidad de peces bentívoros, sobre el cual las demás poblaciones del bentos colapsan y la turbidez aumenta bruscamente debido a la intensificación del comportamiento alimenticio de estos peces (Zambrano *et al.*, 2001).

En el caso de Xochimilco, la introducción de la carpa (*Cyprinus carpio*) y la tilapia (*Oreochromis niloticus*) fue llevada a cabo por el gobierno federal mediante el Programa Nacional de Acuicultura en los años 70's y 80's, respectivamente. Ambas especies fueron declaradas de interés público y social por corresponder a bienes de consumo popular y cuya explotación permitiría la integración de ejidatarios, comuneros y pequeños propietarios, en unidades de producción para la obtención y comercialización de un producto de alto rendimiento económico (Valiente, 2006). Estas especies en particular, tienen un intervalo amplio de tolerancia a las variaciones en la calidad del agua y son especies generalistas en cuanto a sus hábitos alimenticios, por lo que normalmente producen una alteración o incluso el agotamiento de los recursos, llevando a la pérdida de la diversidad de especies nativas (Brumley, 1991; Richardson *et al.*, 1995). La falta de fuentes de alimento como el zooplancton o el aumento de la depredación por parte de las especies exóticas son capaces de reducir la densidad de las especies nativas hasta niveles alarmantes, como es el caso del ajolote y el acocil (Hinojosa-Garro y Zambrano, 2004; Zambrano *et al.*, 2007).

HIPÓTESIS

Dado que el ajolote y el acocil son especies generalistas que conviven en un mismo sistema y son parte de la misma cadena trófica, es posible que exista una relación de depredación entre ambos, que podría funcionar en ambas direcciones y depender del tamaño de los individuos involucrados.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar y evaluar las posibles interacciones de depredador-presa entre *A. mexicanum* y *C. montezumae* durante el ciclo de vida de ambas especies.

Objetivos particulares

1. Determinar si los ajolotes adultos depredan a los acociles de diferentes tallas, desde la eclosión y liberación del abdomen de la hembra, hasta la etapa adulta.
2. Determinar a partir de qué intervalo de talla los ajolotes empiezan a depredar a los acociles recién liberados.
3. Determinar si los acociles adultos depredan a los ajolotes de diferentes tallas, desde la eclosión del huevo hasta el intervalo de talla equivalente al del acocil adulto.
4. Determinar a partir de qué intervalo de talla los acociles son capaces de depredar a los ajolotes recién eclosionados.
5. Determinar si los acociles adultos depredan los huevos de ajolote.

METODOLOGÍA

Reproducción y mantenimiento de ajolotes

En el Laboratorio de Restauración Ecológica del Instituto de Biología de la UNAM, se cuenta con una colonia experimental de ajolotes en distintas etapas de su ciclo de vida. Durante el primer año del proyecto (agosto de 2007 a julio de 2008) fueron inducidos a la reproducción aquellos adultos que presentaron las condiciones necesarias para ello, como la cloaca hinchada, en el caso de los machos, y el sector abdominal abultado, en el caso de las hembras. En cada ocasión, se utilizó una tina circular de fibra de vidrio (Figura 1) con dos niveles de profundidad, el más bajo de 60 cm de diámetro, el siguiente de 100 cm de diámetro y una capacidad aproximada de 200 L. Esta tina fue llenada hasta su nivel más alto con agua de la llave tratada con PentabioCare (fórmula líquida de la marca Bioma, que contiene Tiosulfato de sodio y Ácido poliamino carbónico, como ingredientes principales) para fijar el cloro. Esto se logra diluyendo 7 mL, aproximadamente, por cada 40 L de agua. En el fondo se colocaron estructuras hechas con platos desechables de unicel y rafia, afirmadas con grava, con la finalidad de simular plantas acuáticas que proporcionaran un soporte para la fijación de los huevos. Los ajolotes tienen una alta preferencia por este tipo de estructura, en condiciones de laboratorio (Marín, 2007). Además, se colocaron estos platos de unicel con rafia, flotando en la superficie del agua, de manera de aumentar los posibles lugares donde adherir los huevos y proveer de sombra a los ajolotes.

Dos machos y una hembra fueron colocados en la tina durante tres a cinco días, hasta que esta última comenzó a poner los huevos. En ese momento, los machos fueron retirados para evitar que depredaran la puesta. Al día siguiente, se retiró a la hembra y los huevos fueron colocados en un recipiente plástico de 7.5 L que contenía agua, aireada y tratada, hasta su nivel medio. Luego de la eclosión, unos 15 días después, las crías fueron separadas, en cantidades que les permitieran una buena movilidad, en diferentes envases plásticos de 11 L, con agua preparada hasta su nivel medio, para permitir que los organismos subieran a boquear a la superficie. El cambio de agua se realizó tres veces por semana. Las crías, de un tamaño entre 1.0-1.5 cm al momento de la eclosión, fueron alimentadas *ad libitum* con *Artemia salina* hasta que tuvieron un tamaño suficiente para cambiar su dieta a *Daphnia* sp. y, posteriormente, a *Tubifex* sp. A medida que los ajolotes adquirieron mayor tamaño, fueron trasladados progresivamente a envases más grandes de 20 L, donde se les suministraba charales.

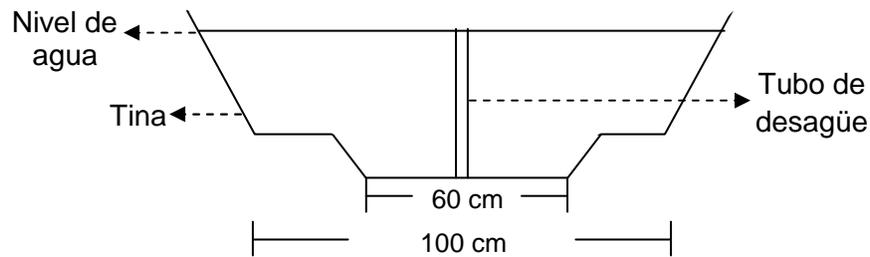


Figura 1. Esquema lateral de la tina de fibra de vidrio utilizada para la reproducción de los ajolotes.

Colecta y mantenimiento de acociles

Entre septiembre y diciembre de 2007, se recolectaron acociles adultos, de ambos sexos, en la Pista de Remo y Canotaje Virgilio Uribe, mismos que fueron trasladados al laboratorio, en recipientes plásticos herméticos que contenían agua de la pista. Es necesario aclarar que, aunque se ha reportado que algunos acociles son capaces de reproducirse a partir de los 2.1 cm de longitud, para efectos de la recolección y manejo llevadas a cabo en este estudio, se consideraron como acociles adultos todos aquellos que presentaran una longitud total entre 3.6-4.5 cm. Esta medida corresponde al intervalo de talla más alto en que es posible encontrar acociles en el medio natural (Rangel, 2004). Una vez en el laboratorio, los animales fueron colocados en una caja plástica de 20 L, que contenía agua de la llave tratada con Pentabiocare hasta su nivel medio y estaba provista de grava en el fondo más un aireador. Cada vez que se encontraron hembras ovígeras dentro de la caja, éstas fueron trasladadas a envases plásticos más pequeños, para esperar la eclosión de las crías y evitar la depredación de los huevos por parte de los machos.

Luego de la eclosión, las hembras fueron recolocadas con los demás adultos y las crías fueron reubicadas en una caja plástica de 3 L, con agua tratada hasta su nivel medio. Las crías, un tamaño promedio de 0.5 cm, fueron mantenidas en el volumen de agua mencionado hasta alcanzar un tamaño de 1.6-2.5 cm. A partir de este intervalo de talla, fueron trasladadas a otra caja plástica de 7.5 L, hasta que alcanzaron los 2.6-3.5 cm. Cuando las crías sobrepasaron esta medida, fueron colocadas en el envase con los demás adultos. Estas acciones fueron llevadas a cabo de manera precautoria, debido a la alta agresividad de los

acociles en condiciones de laboratorio (Delgado, 2001). Este procedimiento permitió evitar la depredación por parte de los ejemplares más grandes. El cambio de agua se realizó una vez a la semana y la alimentación consistió en mini barras sumergibles de pellet marca Tetra proporcionadas *ad libitum*.

Diseños experimentales

Durante los meses de experimentación en el laboratorio (febrero a septiembre de 2008), se mantuvo un fotoperiodo de 12 horas de luz (4:00-16:00 horas) y 12 de oscuridad (16:00-4:00 horas), que fueron establecidas de manera paulatina mediante controladores de tiempo, a partir de dos semanas antes del inicio de los experimentos. Además, la temperatura ambiente se mantuvo entre 17-19°C, utilizando el aire acondicionado, lo que provocó una oscilación de la temperatura del agua, entre 14-16°C.

Se diseñaron cinco diseños experimentales para cumplir con los objetivos particulares planteados. Para cada diseño experimental, con excepción del diseño para el objetivo 1, se llenó un recipiente de plástico transparente redondo de 314 cm² de área con agua tratada hasta su nivel medio, lo que determinó un volumen de 1.3 L y fue envuelto por el costado con una cubierta blanca opaca para disminuir posibles perturbaciones externas. En todos los experimentos, el interior del recipiente estuvo dividido en dos partes iguales, por una malla (Figura 2). A cada lado se colocó cierto número de organismos de cada especie, dependiendo del objetivo planteado, por un período de aclimatación de un mínimo de 15 horas. Los ejemplares utilizados y el lado de la malla donde se colocaron, fueron escogidos al azar. El momento de retirar la malla del recipiente fue considerado

como el inicio de cada experimento. Todos se llevaron a cabo durante ocho horas, las cuales que fueron grabadas con una cámara digital Sony Handycam DCR-DVD610. Además, se tuvo cuidado de no reutilizar a los ejemplares y que ninguno presentara daños físicos.

Todos los experimentos se iniciaron cuatro horas antes de apagar las luces y finalizaron cuatro horas después. Con esto se buscaba comparar la actividad de los depredadores entre los períodos de luz y oscuridad, pero este factor fue descartado posteriormente debido a que los datos no eran independientes. Esta situación hacía difícil llevar a cabo un análisis del cual se lograra extraer una interpretación biológica acertada.

Para todos aquellos experimentos en que se utilizó un ajolote como depredador, se definió el ataque como el intento de éste por atrapar un acocil. Dicho intento, se evidencia por el rápido movimiento que realiza el ajolote, de abrir y cerrar la boca en dirección a la presa, cuando ésta se encuentra cerca. La captura fue definida como la ocasión en que un acocil fue depredado mediante un ataque. Asimismo, en aquellos casos en que se utilizó como depredador a un acocil, el ataque se consideró como el movimiento de tijeras con las quelas en dirección hacia el ajolote. La captura fue considerada como la ocasión en que el acocil depredó a un ajolote mediante un ataque.

En todos los experimentos realizados, con excepción del diseño cinco, se contó el número de ataques y capturas, con lo que se calculó la eficiencia de depredación (capturas/ataques). Luego, se estudió la relación entre las tallas de los depredadores y el número total de ataques, de capturas y la eficiencia total,

mediante análisis de regresión. A continuación se describe cada diseño experimental:

Diseño 1, ajolote adulto vs. acociles de diferentes tallas:

Para este diseño en particular, se utilizó una tina circular de fibra de vidrio con dos niveles de profundidad, como la utilizada para la reproducción de los ajolotes (Figura 1), con agua de la llave tratada hasta el nivel más bajo, lo que corresponde a un volumen de 28.3 L. Se colocó un ajolote adulto junto a 5 acociles. Cada acocil pertenecía a un intervalo de talla diferente entre 0.5 cm (talla de liberación) y el intervalo 3.6-4.5 cm (talla del adulto). Se realizaron 10 réplicas de este experimento y se registró en qué intervalos de tallas los acociles fueron depredados.

Diseño 2, ajolote vs. acociles recién liberados:

Para este diseño, se colocó un ajolote que tenía una apertura de boca de 1 cm, aproximadamente (intervalo de talla 4.6-5.5 cm), junto a 5 acociles recién liberados (0.5 cm). Este experimento fue replicado varias veces, utilizando un ajolote de apertura de boca cada vez menor. En la última réplica, el ajolote estaba en el intervalo de talla 1.6-2.5 cm. Con esto, se completaron 16 experimentos en total.

Diseño 3, acocil adulto vs. ajolotes de diferentes tallas:

Se colocó un acocil adulto junto a 4 ajolotes. Cada ajolote pertenecía a un intervalo de talla diferente, entre 1.0-1.5 cm (talla de eclosión) y 3.6-4.5 cm (talla equivalente a un acocil adulto). El experimento se llevó a cabo en sólo una ocasión, debido a que el ajolote de mayor tamaño comenzó a alimentarse de aquellos de tallas menores, por lo que fue modificado al diseño 3a.

Diseño 3a, acocil adulto vs. ajolotes de diferentes tallas:

En este diseño, se consideraron 4 etapas destinadas a dejar interactuar, por separado, a un acocil adulto con 5 ajolotes de cada uno de los intervalos de talla considerados en el diseño original (Diseño 3). En la primera etapa, fue colocado un acocil adulto con ajolotes recién eclosionados (intervalo de talla 1.0-1.5 cm) y se replicó el experimento 10 veces. En la segunda etapa, se utilizaron ajolotes del intervalo de talla siguiente (1.6-2.5 cm) y se realizaron 8 replicas. La última etapa llevada a cabo fue la tercera (intervalo de talla 2.6-3.5 cm) y se llevaron a cabo 8 replicas.

Diseño 4, acocil vs. ajolotes recién eclosionados:

Se colocó un acocil de un intervalo de talla menor al adulto (2.6-3.5 cm) junto a cinco ajolotes recién eclosionados (1-1.5 cm). Luego, se utilizó un acocil de un intervalo de tamaño menor (1.6-2.5 cm). Se realizaron 11 réplicas de este experimento, en total.

Diseño 5, acocil adulto vs. huevos de ajolote:

Se colocó un acocil adulto junto a 5 huevos de ajolote recién puestos y se contaron los huevos depredados por el acocil. El experimento se replicó en 10 ocasiones y se analizó la relación entre la talla de los acociles y el número de capturas.

Cambio de roles en ambas especies:

A partir de los datos de capturas y las tallas correspondientes, de todos los experimentos realizados (excepto el diseño 5), se elaboraron tablas de capturas promedio por intervalos de tallas, tanto para los depredadores como para las presas, en ambas especies. Con esto se estimaron las tallas más vulnerables a ser depredadas y la talla a la cual la presa se convierte en depredador.

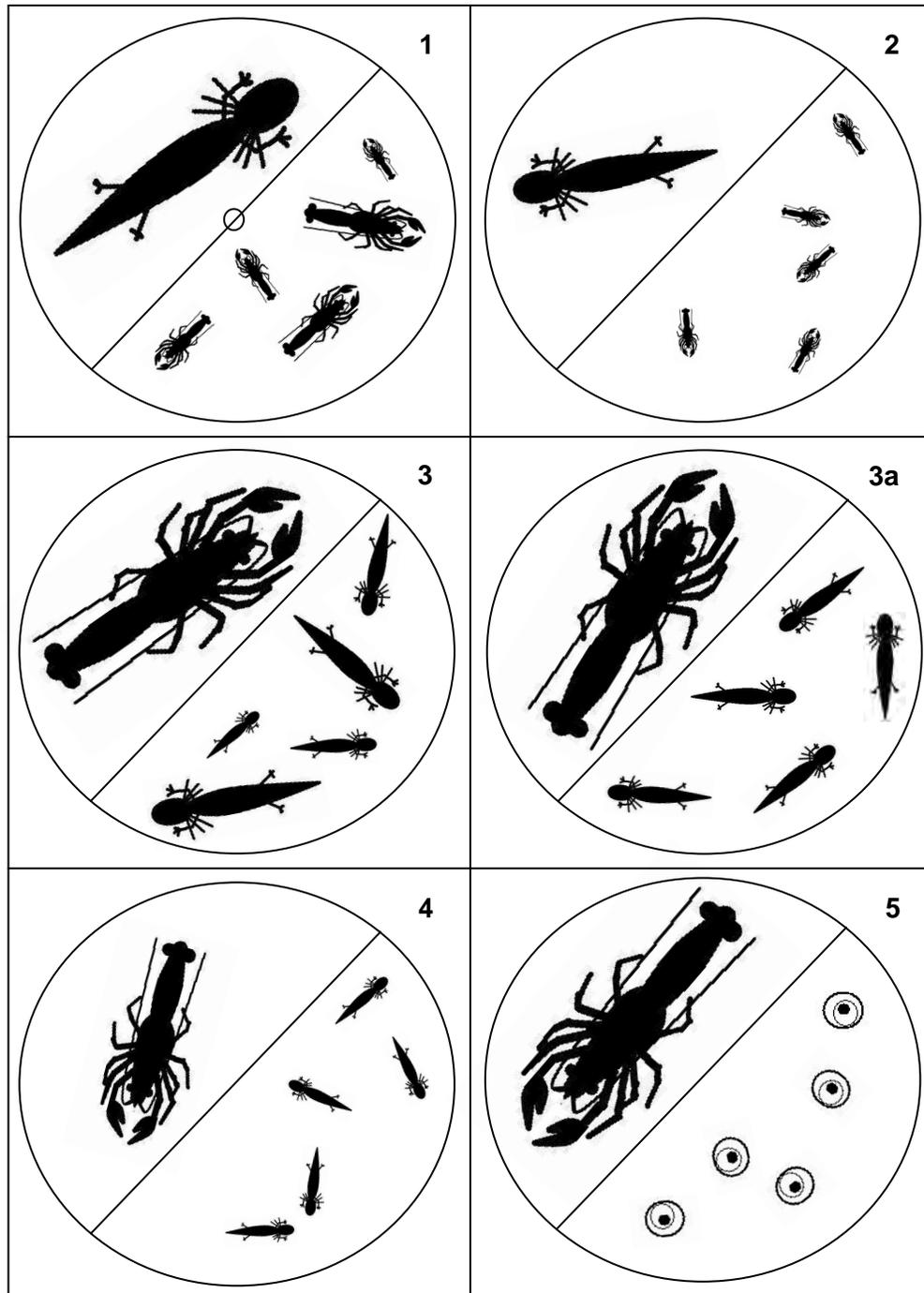


Figura 2. Diagrama que describe los diferentes diseños numerados de 1 a 5. En cada esquema, excepto 5, se representa a ajolotes y acociles separados por una malla, en el interior del nivel bajo de una tina de fibra de vidrio de 60 cm de diámetro (1) o de un recipiente de 20 cm de diámetro (2 a 5). **1:** Ajolote adulto vs. 5 acociles de distintos intervalos de talla. **2:** Ajolote vs. 5 acociles recién liberados. **3:** Acocil adulto vs. 4 ajolotes de distintos intervalos de talla. **3a:** Primera etapa del diseño modificado. Acocil adulto vs. 5 ajolotes del intervalo de talla 1.0-1.5 cm. En las etapas posteriores, se utilizaron ajolotes de intervalos de talla más grandes. **4:** Acocil vs. 5 ajolotes recién eclosionados. **5:** Acocil adulto vs. 5 huevos de ajolote.

RESULTADOS

1. Ajolote adulto vs. acociles de diferentes tallas

Los ajolotes adultos capturaron acociles de todas las tallas, presentando una preferencia por los intervalos 0.6-1.5 cm y 1.6-2.5 cm (Figura 3). Hay un pequeño sesgo hacia las tallas inferiores y el intervalo de talla menos depredado fue el más alto (3.6-4.5 cm) del que sólo fue capturado un acocil, en los diez experimentos realizados. Por otro lado, en promedio los ajolotes realizaron 17 ataques (Tabla 1) con solamente dos capturas lo cual se ve reflejado en la eficiencia, para la que se obtuvo una media de 0.21. Sin embargo, la eficiencia de depredación más alta fue observada para el ajolote macho de mayor tamaño que logró atrapar a un acocil en el primer intento. Por último, no se observó una relación, estadísticamente significativa, entre las tallas de los ajolotes adultos y el número total de ataques, capturas y la eficiencia de captura (Figura 4).

Tabla 1. Experimentos realizados para el diseño 1, ordenados por la talla de los ajolotes adultos (Aj). Se indica el sexo del depredador (H= hembra, M= macho); y el número de ataques, capturas, y la eficiencia de captura.

Experimento	Talla Aj (cm)	Sexo	Ataque	Captura	Eficiencia
1	28	H	3	1	0.33
2	27.5	M	1	1	1.00
3	26	M	5	0	0.00
4	26	H	29	2	0.07
5	26	H	8	1	0.13
6	23	M	10	4	0.40
7	22	M	1	0	0.00
8	22	M	20	1	0.05
9	21.5	M	36	2	0.06
10	21	M	61	3	0.05
Media	24.3		17	2	0.21
E. E.	0.8		6	0	0.10

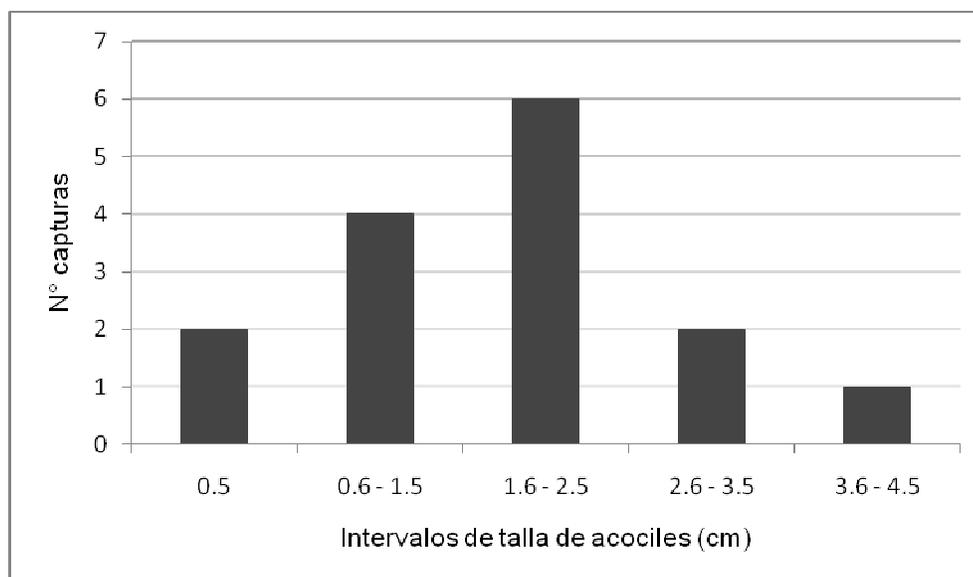


Figura 3. Número total de acociles capturados, de cada intervalo de talla, por ajolotes adultos durante el diseño 1.

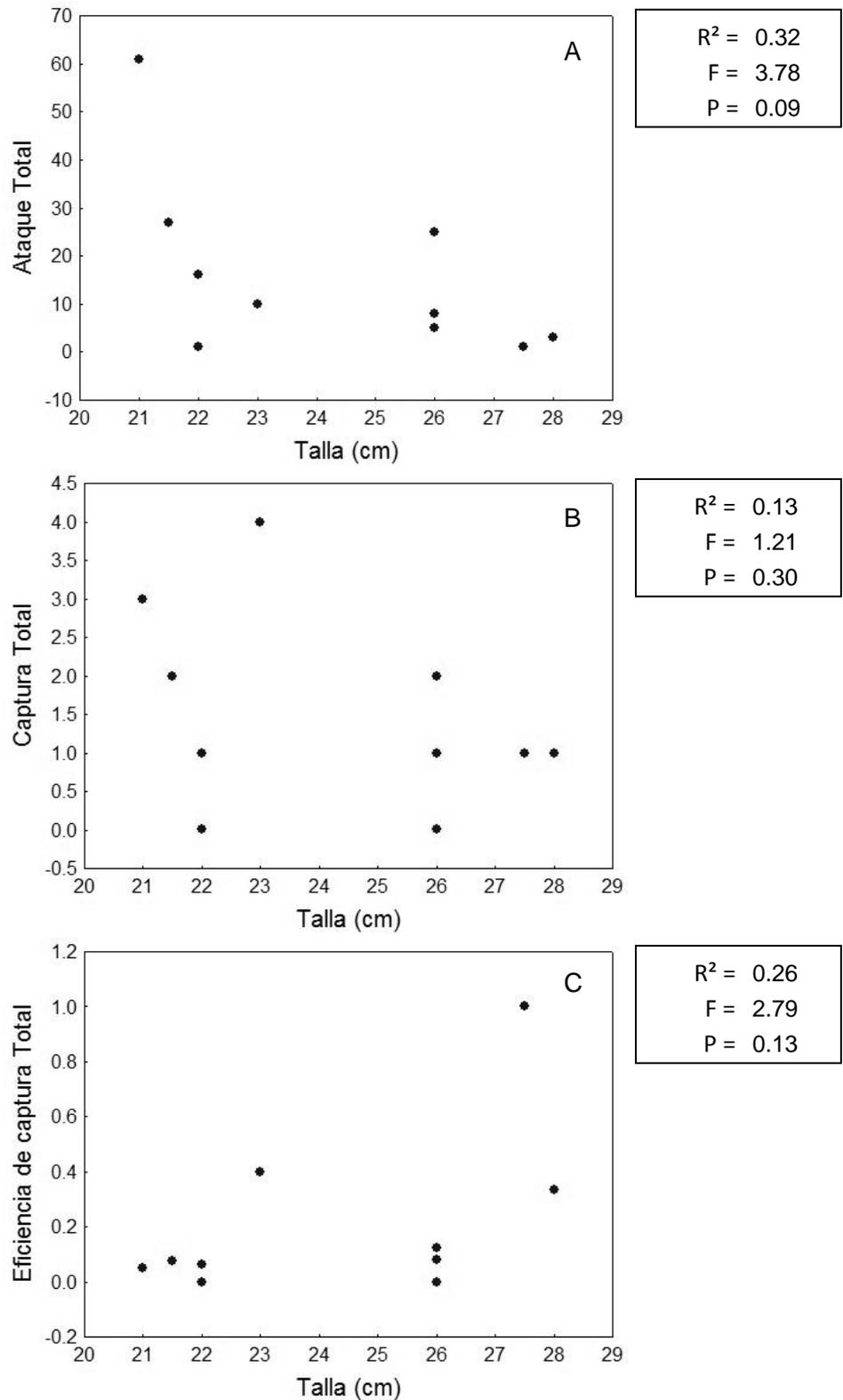


Figura 4. Relación entre la talla de los ajolotes adultos utilizados en el diseño 1 y: A) Ataques, B) Capturas, C) Eficiencia de captura.

2. Ajolote vs. 5 acociles recién eclosionados

Los ajolotes atacaron a los acociles recién eclosionados, aunque sólo lograron capturarlos aquellos ajolotes que midieron entre 2.9 cm y 5.1 cm (Tabla 2). Al igual que en el diseño anterior, los ajolotes lograron sólo dos capturas, en promedio, del total de los ataques realizados, en este caso 33. Debido a esto, la eficiencia resultó ser siete veces menor que en el diseño anterior. Por otro lado, se encontró una fuerte relación entre el número de ataques, capturas y la eficiencia de depredación con la talla de los ajolotes (Figura 5).

Tabla 2. Detalle de los experimentos realizados para el diseño 2, ordenados por la talla de los ajolotes (Aj). Se indica el número de ataques, capturas y la eficiencia de captura.

Experimento	Talla Aj (cm)	Ataque	Captura	Eficiencia
1	5.1	60	5	0.08
2	5.0	43	4	0.09
3	4.6	88	1	0.01
4	4.5	57	3	0.05
5	3.8	47	3	0.06
6	3.4	12	1	0.08
7	3.1	10	0	0.00
8	3.1	34	2	0.06
9	3.0	50	2	0.04
10	2.9	41	3	0.07
11	2.9	32	1	0.03
12	2.6	20	0	0.00
13	2.5	11	0	0.00
14	2.5	16	0	0.00
15	2.4	3	0	0.00
16	2.3	5	0	0.00
Media	3.4	33	2	0.04
E. E.	0.2	6	0	0.00

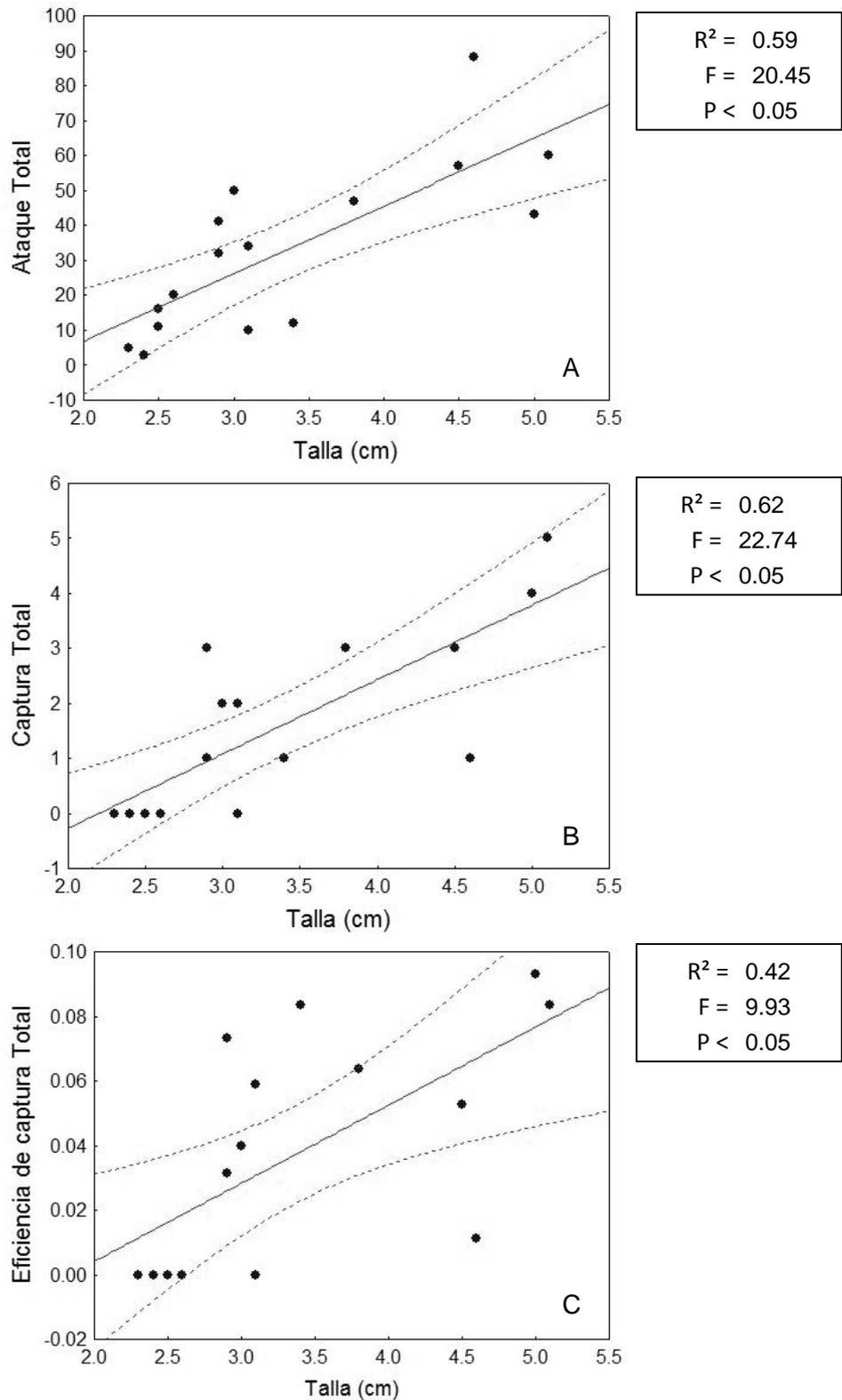


Figura 5. Relación entre la talla de los ajolotes utilizados en el diseño 2 y: A) Ataques, B) Capturas, C) Eficiencia de captura. Las líneas punteadas muestran los límites por donde pasa la curva de regresión con un 95% de confianza.

3. Acocil adulto vs. ajolotes de diferentes tallas

Los acociles adultos capturaron ajolotes de todos los intervalos de talla y se observó una preferencia por el intervalo correspondiente a la talla de eclosión (1.0-1.5 cm). Las capturas disminuyeron notoriamente a medida que los acociles fueron enfrentados a ajolotes de mayor tamaño (Figura 6), siendo el intervalo menos depredado el de 2.6-3.5 cm, en el que sólo un ajolote fue capturado. Los acociles adultos atacaron constantemente a los ajolotes de todos los intervalos de talla (Tabla 3). Sin embargo, debido a que la captura disminuyó a medida que los acociles adultos fueron enfrentados a ajolotes de mayor tamaño, la eficiencia de depredación también fue disminuyendo. En la etapa 3 no se produjeron capturas, excepto en una ocasión, lo que determinó una eficiencia media de cero. Por último, no se observó una relación estadísticamente significativa entre las tallas de los acociles adultos y el número total de ataques, capturas y la eficiencia (Figura 7).

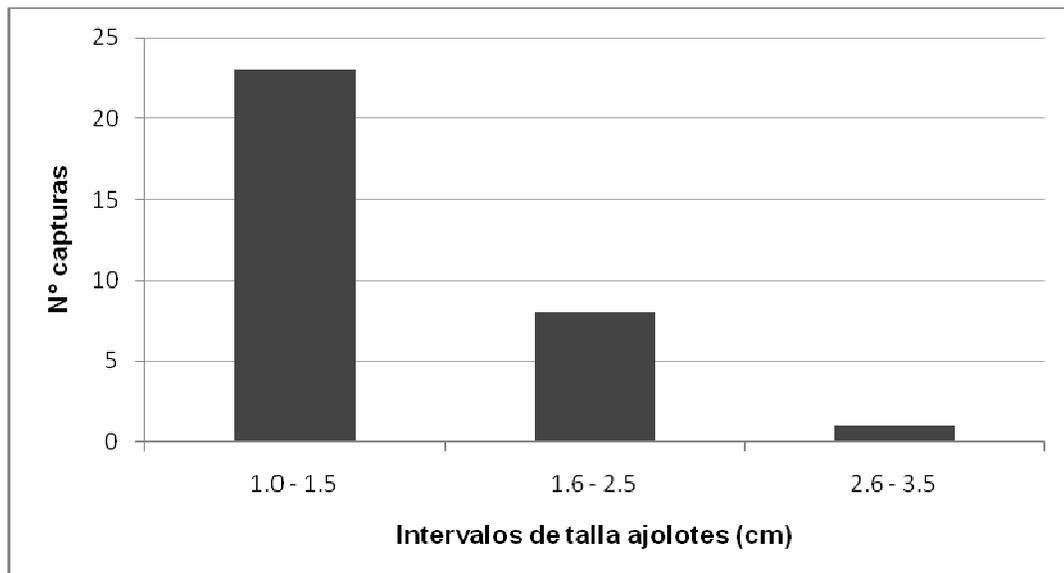


Figura 6. Número total de ajolotes capturados, por cada talla utilizada en el diseño 3a.

Tabla 3. Detalle de los experimentos realizados para el diseño 3a, ordenados por la talla de los acociles adultos (Ac), en cada etapa. Se indica el sexo del depredador (H= hembra, M= macho); y el número de ataques, capturas, y la eficiencia de captura.

Etapa 1: Acocil adulto vs. ajolotes recién eclosionados					
Experimento	Talla Ac (cm)	Sexo	Ataque	Captura	Eficiencia
1	4.2	M	19	2	0.11
2	4.0	M	28	1	0.04
3	4.0	M	18	5	0.28
4	4.0	H	36	1	0.03
5	3.8	H	78	1	0.01
6	3.6	H	37	2	0.05
7	3.5	M	37	3	0.08
8	3.3	H	25	3	0.12
9	3.2	M	28	3	0.11
10	3.0	M	25	2	0.08
Media	3.7		33	2	0.09
E. E.	0.1		5	0	0.00

Etapa 2: Acocil adulto vs. ajolotes del intervalo de talla 1.6-2.5 cm					
Experimento	Talla Ac (cm)	Sexo	Ataque	Captura	Eficiencia
1	3.4	M	38	3	0.08
2	3.4	H	19	0	0.00
3	3.3	M	45	1	0.02
4	3.3	H	36	2	0.06
5	3.2	H	43	1	0.02
6	3.2	M	28	0	0.00
7	3.1	H	36	0	0.00
8	3.1	M	65	1	0.02
Media	3.3		39	1	0.02
E. E.	0.0		4	0	0.00

Etapa 3: Acocil adulto vs. ajolotes del intervalo de talla 2.6-3.5 cm					
Experimento	Talla Ac (cm)	Sexo	Ataque	Captura	Eficiencia
1	4.1	M	41	0	0.00
2	3.7	H	51	1	0.04
3	3.5	M	34	0	0.00
4	3.5	M	44	0	0.00
5	3.4	H	35	0	0.00
6	3.4	M	40	0	0.00
7	3.3	H	30	0	0.00
8	3.3	M	28	0	0.00
Media	3.5		38	0	0.00
E. E.	0.1		3	0	0.00

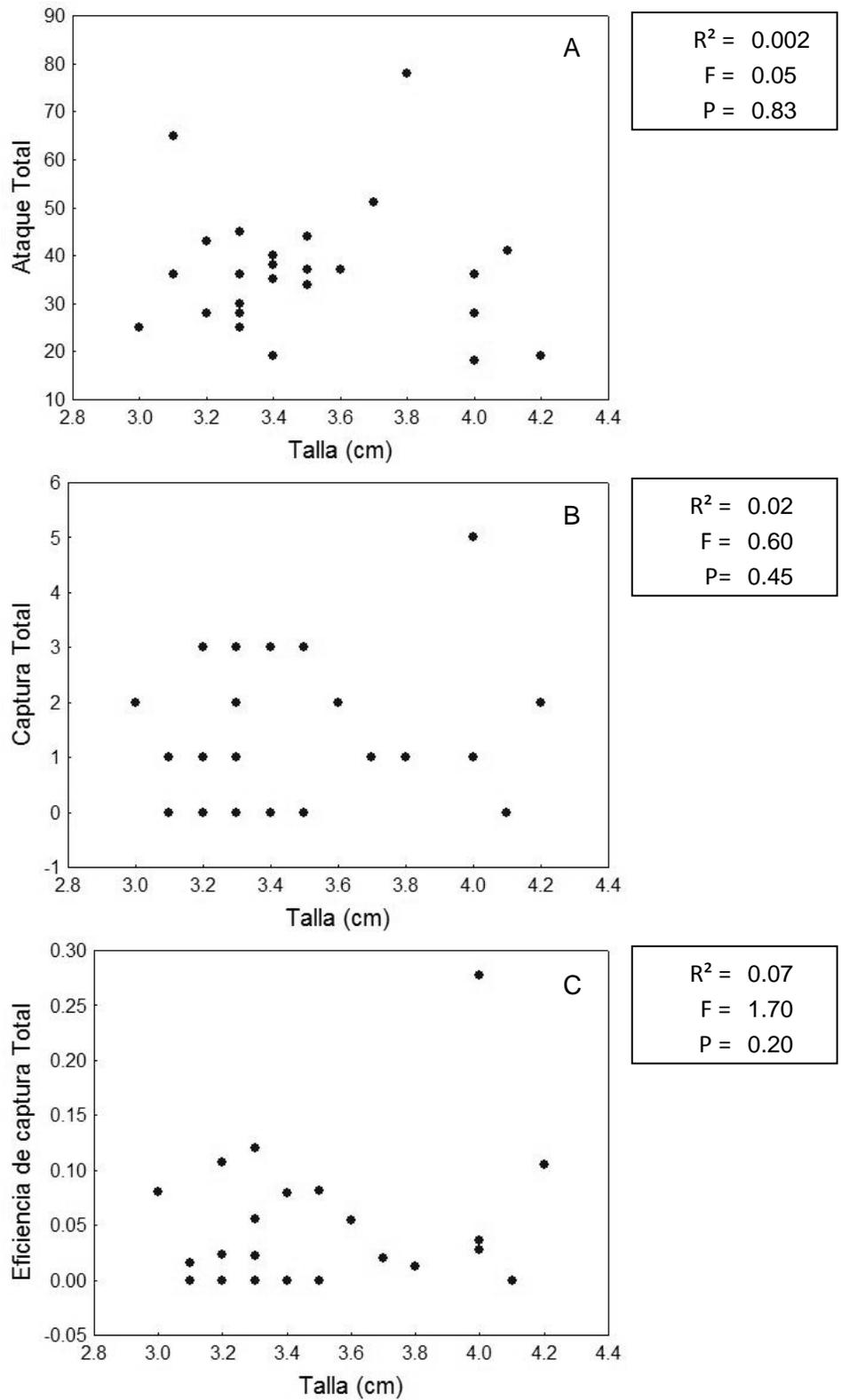


Figura 7. Relación entre la talla de los acociles adultos del diseño 3a y: A) Ataques, B) Capturas, C) Eficiencia de captura.

4. Acocil vs. 5 ajolotes recién eclosionados

Los acociles de todas las tallas atacaron a los ajolotes recién eclosionados, pero sólo se alimentaron de ellos aquellos acociles que medían desde 2.7 cm hasta 3.5 cm (Tabla 4). Nuevamente, el promedio de capturas fue mucho menor al de los ataques. Se encontró una fuerte relación entre la talla de los acociles y el número total de ataques, de capturas y la eficiencia total de depredación (Figura 8).

Tabla 4. Detalle de los experimentos realizados para el diseño 4, ordenados por la talla de los acociles (Ac). Se indica el sexo del depredador (H= hembra, M= macho, J= juvenil); y el número de ataques, de capturas, y la eficiencia de captura.

Experimento	Talla Ac (cm)	Sexo	Ataque	Captura	Eficiencia
1	3.5	M	37	3	0.08
2	3.3	H	25	3	0.12
3	3.2	M	28	3	0.11
4	3.0	M	25	2	0.08
5	2.7	H	25	4	0.16
6	2.5	H	17	0	0.00
7	2.4	J	9	0	0.00
8	2.0	J	13	0	0.00
9	1.8	J	14	0	0.00
10	1.7	J	7	0	0.00
11	1.6	J	10	0	0.00
Media	2.5		19	1	0.05
E. E.	0.2		3	0	0.00

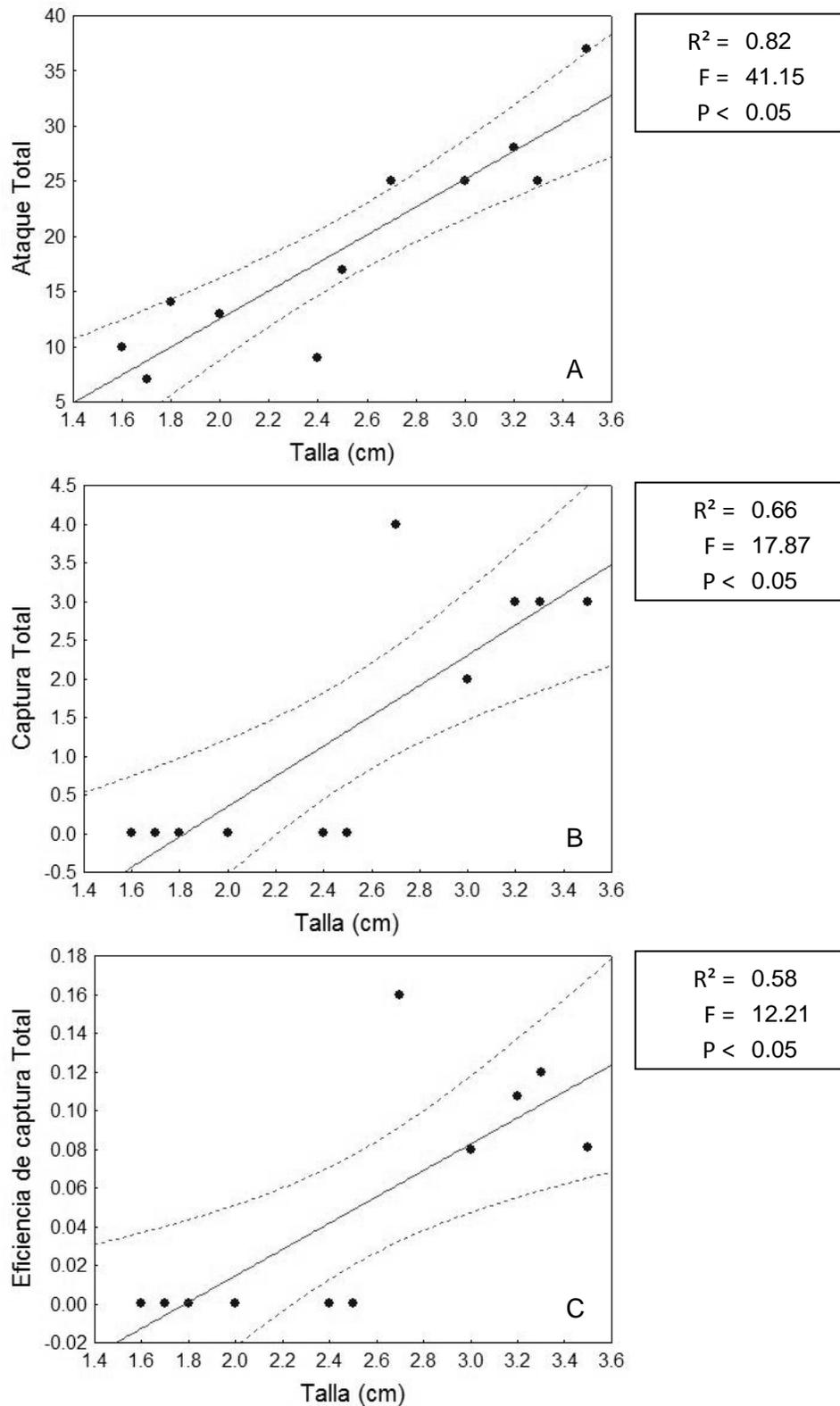


Figura 8. Relación entre la talla de los acociles utilizados en el diseño 4 y: A) Ataques, B) Capturas, C) Eficiencia de captura. Las líneas punteadas muestran los límites por donde pasa la curva de regresión con un 95% de confianza.

5. Acocil adulto vs. 5 huevos de ajolote

Todos los acociles se alimentaron de por lo menos un huevo de ajolote (Tabla 5). Además, no se observó relación directa entre el número de capturas totales y la talla de los acociles (Figura 9).

Tabla 5. Detalle de los experimentos realizados para el diseño 5, ordenados por la talla de los acociles adultos (Ac). Se indica el sexo del depredador (H= hembra, M= macho) y el número de capturas de captura.

Experimento	Talla Ac (cm)	Sexo	Captura
1	4.1	H	4
2	4.0	M	2
3	3.8	H	1
4	3.7	M	2
5	3.5	H	2
6	3.4	H	1
7	3.2	M	2
8	3.1	H	1
9	3.0	M	2
10	2.8	M	1
Media	3.5		2
E. E.	0.1		0

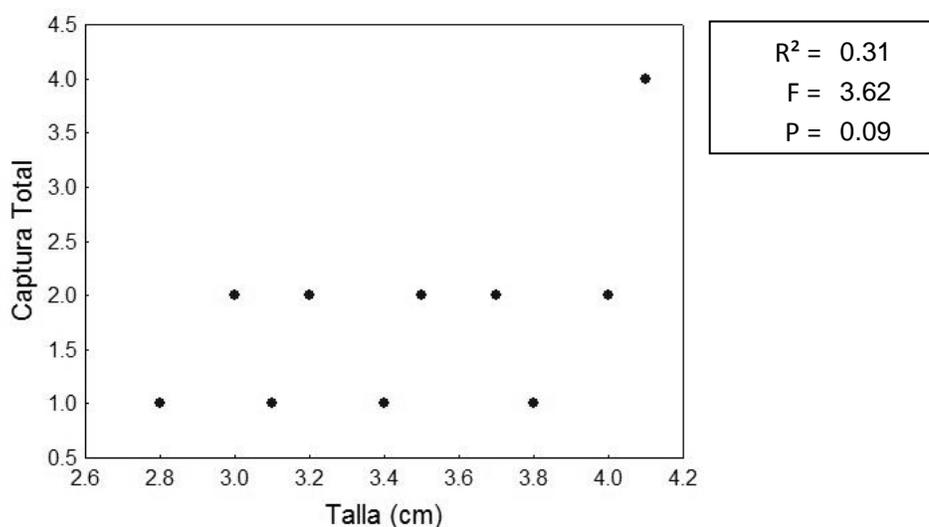


Figura 9. Relación entre la talla de los acociles adultos utilizados en el diseño 5 y el número de huevos capturados por éstos.

6. Cambio de roles en ambas especies

Acerca de la interacción depredador-presa entre ajolotes y acociles, se estimaron las tallas más vulnerables a ser depredadas y la talla a la cual la presa se convierte en depredador para ambas especies. En el caso del ajolote, se observó que es depredado por el acocil hasta el intervalo de talla 2.6-3.5 cm y, desde ese tamaño en adelante, el rol se invierte (Figura 10A). El acocil (Figura 10B), en el mismo intervalo de talla (2.6-3.5 cm) comienza a depredar al ajolote y deja de ser depredado por éste en el intervalo siguiente (3.6-4.5 cm).

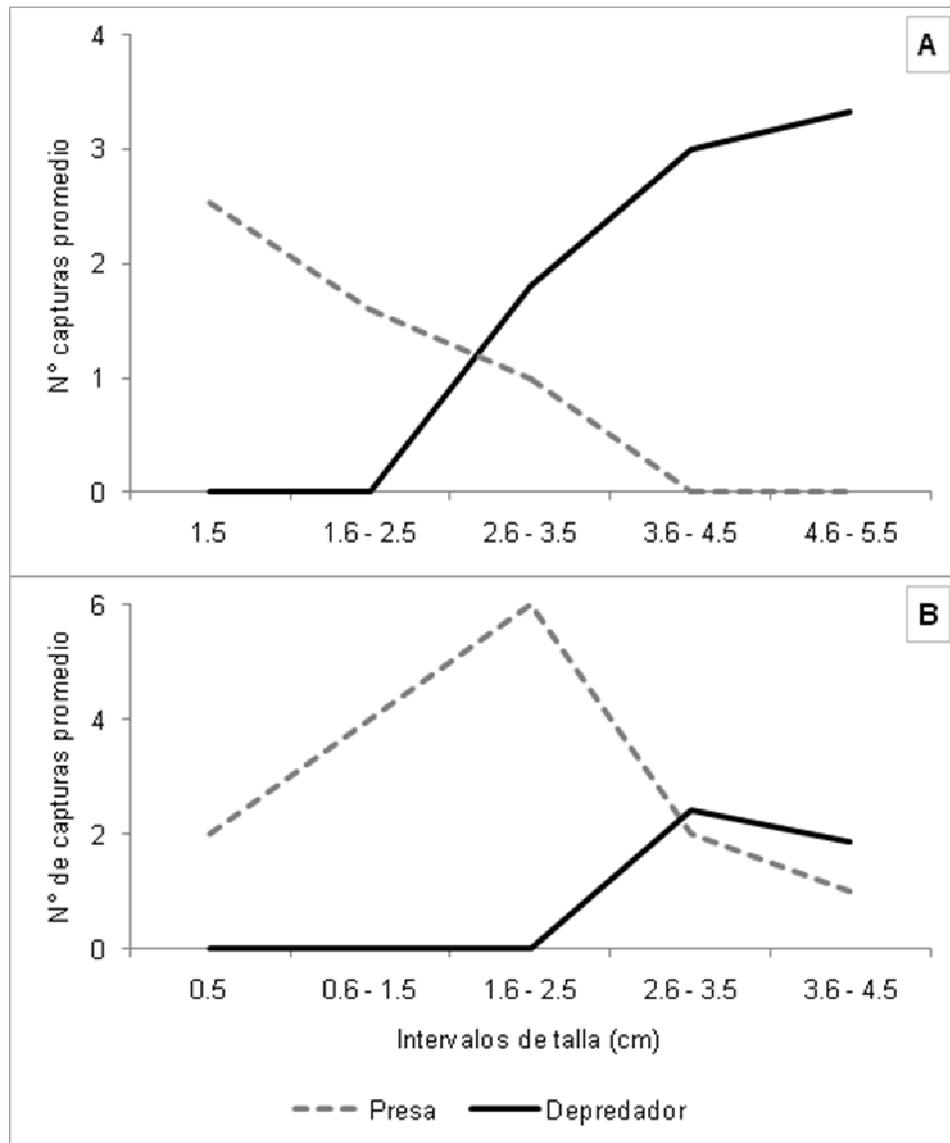


Figura 10. Intervalos de talla en que se produce el cambio de rol desde presa a depredador para cada especie. A: ajolotes, B: acociles.

DISCUSIÓN

Este estudio reafirma la existencia de una relación de depredación entre el ajolote y el acocil, la cual es bidireccional. Los ajolotes adultos depredan a los acociles de diferentes tamaños, desde que éstos se separan del abdomen de la hembra hasta antes de alcanzar el tamaño adulto considerado para este estudio. Por otro lado, los acociles adultos son capaces de alimentarse de huevos y crías de ajolote. Para ambas especies existe una talla determinada, en la cual esta relación de depredación se invierte y la presa se convierte en depredador. Además, en ambas especies cuando el depredador es pequeño, hay una correlación entre su talla y las siguientes variables: a) el número de ataques b) el número de capturas y c) la eficiencia de depredación. Esta correlación se pierde a medida que el depredador aumenta de tamaño.

El ajolote como depredador del acocil

Desde etapas muy tempranas de desarrollo, el ajolote es capaz de alimentarse del acocil. Al llegar al estado adulto, este anfibio parece consumir preferentemente las tallas medianas. El sesgo observado hacia esos tamaños podría ser producto de que los acociles de tallas superiores tienen una mayor capacidad de escapar a la depredación. Una de las razones de esta capacidad es que su tamaño los hace más difíciles de manejar. En algunos casos, los acociles más grandes fueron atrapados sólo por una quela o el telson, pero escaparon en el momento en que el ajolote intentó introducirlos completamente en su boca. Además, los acociles grandes utilizan sus quelas, más desarrolladas que las de

los acociles más pequeños, para prensar la piel del ajolote y facilitar el escape. Por otro lado, las tallas más pequeñas pueden haber sido menos detectables y, por lo tanto, menos accesibles para los ajolotes adultos.

Para entender la selección de tallas por parte del ajolote, es necesario considerar su estrategia de captura, la cual se presentó de dos maneras durante el estudio. En la forma pasiva (“sit and wait”), que es la más efectiva, el organismo espera quieto a que una posible presa se acerque a su cabeza, momento en que realiza un rápido movimiento de abrir y cerrar la boca en dirección al objetivo. Debido a que el ajolote tiene una amplia apertura bucal, al realizar este movimiento se genera un vacío que lleva a la presa al interior de su boca en una fracción de segundo. La segunda forma de capturar se puede considerar como activa (o de “persecución”) y consiste en acercarse lentamente, con la boca pegada al fondo del recipiente, hacia la presa ya detectada. Esta última estrategia es la que reportó menos capturas, debido a que la presa escapó en el 90% de las ocasiones, antes que el ajolote estuviera lo suficientemente cerca.

Usualmente, la selección pasiva resulta de las propiedades físicas del depredador y de la presa, tales como la relación de tamaño entre ambos expresada en la probabilidad de captura (Hughes, 1979; Rodríguez *et al.*, 1987). La selección activa puede ocurrir en diferentes momentos del forrajeo, tales como cuando un depredador decide si atacar a una presa encontrada o continuar buscando, o cuando decide aceptar o rechazar un ítem manipulado (Jubb *et al.*, 1983; Allan *et al.*, 1987). Debido a que la forma más habitual en que el ajolote obtiene su alimento es la manera pasiva, las presas que sea capaz de capturar y consumir serán aquellas que, una vez detectadas en las cercanías del rango de

acción de su cabeza, tengan el tamaño adecuado para su apertura bucal. En efecto, el tamaño máximo de presas que un ajolote fue capaz de capturar no sobrepasó el 17% de su propio tamaño.

Tanto la relación de tamaño entre el depredador y la presa, como la forma en que el depredador realiza el forrajeo, son factores preponderantes en la eficiencia de un depredador (Hughes y Dunkin, 1984). Incluso, se ha llegado a establecer que dicha efectividad es el producto de tres factores: 1) La composición de la comunidad de las presas, que considera la diversidad de las especies disponibles y las características propias de cada una, siendo la relación de tamaño entre el depredador y la presa uno de los atributos más estudiados 2) Las preferencias del depredador, que derivan de las presas disponibles y se relacionan directamente con la selección de éstas. Dicha selección puede ser activa o pasiva, dependiendo de la forma en que el depredador realiza el forrajeo 3) La efectividad del comportamiento antidepredatorio de la presa, que incluye a las conductas directas e indirectas, como el uso de estructuras punzantes y el buscar refugios fuera del alcance del depredador, respectivamente (Sundell *et al.*, 2003; Emmerson y Raffaelli, 2004).

Particularmente, en el caso de depredadores pasivos como el ajolote, factores como el tamaño de la presa y su capacidad de escape, tendrían una influencia mayor en el resultado de la interacción que una selección por parte del depredador. Esto parece estar de acuerdo con lo expresado por algunos autores que apoyan la idea de que la preferencia del depredador puede ser más una función de la disponibilidad relativa y vulnerabilidad de la presa que de una selección por parte del primero (Peckarsky, 1984; Matilla y Bonsdorff, 1998).

El acocil como depredador del ajolote

El acocil es capaz de alimentarse de huevos y crías de ajolote con una mayor tendencia hacia aquellos que están recién eclosionados. Al igual que el ajolote, el acocil presentó dos maneras de capturar durante el estudio. La primera (“persecución”) consiste en acercarse a la presa lentamente hasta atraparla y la segunda radica en que el acocil espera inmóvil a que la presa se le acerque (“sit and Wait”). Se observó que ambas formas de capturar son altamente eficientes cuando las presas son crías de ajolote recién eclosionadas. Conforme se utilizan presas de mayor tamaño, éstas son menos capturadas por los acociles, hasta que llegar a un punto en que la probabilidad de escape es muy alta y prácticamente no se producen capturas. Esto sucedió cuando se utilizaron presas casi del mismo tamaño que los depredadores. Así, la eficiencia de depredación de los acociles disminuye a medida que las presas utilizadas son más grandes, a pesar de que no dejan de atacarlas. Lo anterior puede ser producto tanto del mayor tamaño de las presas, como de una mayor eficiencia de escape por parte de éstas (Barbeau y Scheibling, 1994).

En el caso de las presas sésiles y de cuerpo duro, como los moluscos, la selección por parte del depredador estará determinada principalmente por el tamaño de la presa. Sin embargo, cuando un crustáceo se alimenta de presas móviles y de cuerpo suave, como el ajolote, la decisión de persistir sobre una presa tiene un marcado efecto en el resultado del ataque, debido a su actitud agresiva (Mascaro *et al.*, 2003). De hecho, el tamaño máximo de la presa que un acocil fue capaz de capturar y consumir fue cercano al 80% de su propio tamaño. Por otro lado, las respuestas de escape de las presas móviles pueden determinar,

en gran parte, el consumo de éstas y la dificultad de manipulación de una presa aumenta junto a su tamaño, ya que las presas más grandes serán más difíciles de capturar, consumir y digerir (Allan *et al.*, 1987; Hosseini *et al.*, 2005). Por esto, en el caso del acocil la eficiencia de la depredación estará determinada por una combinación de los tres factores mencionados en el apartado anterior, es decir, las preferencias del depredador, la relación de tamaño depredador-presa y las conductas antidepredatorias de la presa.

Relación entre la talla del depredador y el número de ataques, capturas y la eficiencia de depredación

Cuando el depredador aún es pequeño y se alimenta de presas recién eclosionadas, tanto para ajolotes como para acociles, existe una alta correlación entre la talla del depredador y el número de ataques, capturas y la eficiencia. Sin embargo, esto no sucede con los depredadores adultos, para ninguna de las dos especies.

Es de esperar que, a medida que el organismo crece, vaya adquiriendo la facultad de capturar con mayor habilidad (Hance y Van Impe, 1999). Esto llevaría a que un ejemplar más grande logre más capturas con un menor número de ataques, reflejándose en una mayor eficiencia que la de un organismo más pequeño. La razón de la falta de eficiencia hacia las tallas más grandes encontrada en este estudio podría explicarse por tres factores: 1) las diferencias entre las presas ofrecidas 2) las diferencias entre los depredadores y 3) la disminución en la disponibilidad de las presas (Mascaro *et al.*, 2003; Rubbo *et al.*, 2006).

En el primer caso, la preferencia demostrada por los ajolotes adultos hacia los intervalos de talla medianos pudo influir en la decisión de atacar a las presas de los demás intervalos, lo que provocaría un comportamiento diferencial frente a cada tipo de presa. Debido a que cada adulto fue presentado con sólo un ejemplar de cada talla, una vez cubierta su preferencia, sólo le quedaba la opción de intentar capturar a las tallas restantes. Éstas, casi siempre eran las más grandes y menos vulnerables o las más pequeñas y menos detectables, lo que puede provocar una disminución en la cantidad de ataques y de capturas logradas con estos tamaños de presa ofrecidos. Sin embargo, en el caso de los acociles adultos, éstos no fueron sometidos a interacción con presas de diferentes tamaños de manera simultánea, sino que se dividió el diseño en varias etapas según el intervalo de talla de la presa. Por esto, se podría esperar una mayor relación entre los parámetros considerados en alguna de las etapas. Tal vez, en aquella etapa en que las presas eran ajolotes recién eclosionados, debido a la preferencia demostrada hacia ese intervalo de talla en particular. No obstante, esto no fue lo que sucedió, por lo que es necesario pensar en el segundo factor mencionado en el párrafo anterior, es decir, las diferencias entre los depredadores.

En cuanto a las diferencias entre los depredadores, es posible que haya un límite de talla sobre el cual la eficiencia de captura de los organismos se diferencie por disimilitudes en el desarrollo individual o cuestiones de selección. En condiciones de laboratorio, el grupo de individuos de una especie que llega al estado adulto está compuesto tanto por aquellos que en el campo tendrían una mayor probabilidad de sobrevivencia como por aquellos con una probabilidad menor (Rubbo *et al.*, 2006). Así, al momento de evaluar el comportamiento de

depredación en este grupo, las diferencias innatas entre ellos se verían reflejadas en el número de ataques realizados, las capturas logradas y la eficiencia. Esto puede tener influencias sobre el resultado de la captura en ambas especies, por lo que es necesario llevar a cabo más investigación para resolver estas interrogantes.

El tercer factor que podría ser causa de la falta de relación entre la talla del depredador y la eficiencia se refiere a que la disponibilidad de las presas fue disminuyendo a medida que el depredador las iba consumiendo. Esto fue consecuencia de que los experimentos se llevaron a cabo sin reposición de las presas, debido a la baja disponibilidad de organismos. Algunos autores argumentan que el número de presas que un depredador consume está positivamente correlacionado con la probabilidad de contacto entre ambos, por lo que suele ser una función de la densidad de la presa. Si esta densidad se mantiene constante, realizando los experimentos con reposición, también será constante la probabilidad de encuentro (Mascaro *et al.*, 2003; Matilla y Bonsdorff, 1998). Sin embargo, en su medio natural los depredadores no encuentran una cantidad infinita de presas, por lo que no existe una probabilidad de encuentro constante entre depredador y presa (Mistri, 2004a y b).

Por otro lado, cuando el interés del estudio está enfocado en el hecho de que se produzca la depredación, apoyado por la medición de un consumo relativo de los diferentes tamaños de las presas, es posible suponer que dicho consumo no se verá afectado por los cambios en la densidad de la presa (Blackwood *et al.*, 2001). Aún más, el tamaño de la arena experimental fue escogido arbitrariamente, de manera que permitiera fácilmente la detección y el acceso del depredador a la

presa, por lo que la probabilidad de encuentro pierde importancia en contenedores relativamente pequeños (Stein *et al.*, 1984; Dudgeon y Cheung 1990; Wang *et al.*, 2003). Además, la densidad o cantidad de presas asociada al tamaño de la arena experimental también debió ser elegida de manera arbitraria, puesto que no hay información acerca de la densidad de acociles o de crías de ajolotes en el campo.

Cambio de roles en ambas especies

Existe un cambio de roles en la relación de depredación de ambas especies. El ajolote es depredado por el acocil desde el huevo hasta que crece a un tamaño suficiente para quedar fuera de la acción depredatoria del acocil y comienza a ser capaz de alimentarse de las crías de éste. Por su parte, el acocil es depredado por el ajolote hasta que adquiere el tamaño necesario que le permite convertirse en depredador de huevos y crías de ajolote. Este cambio de roles se produce en el mismo intervalo de tallas para ambas especies.

La relación entre los tamaños corporales de depredadores y presas pueden ser usados para predecir los alcances de las interacciones tróficas, ya que los efectos de la talla en la depredación son específicos de cada especie (Emmerson y Raffaelli, 2004). Cuando un depredador se alimenta de manera preferencial de una talla de la presa está determinando de manera indirecta la composición de tallas de la población de dicha presa. A su vez, cuando la presa se transforma en el depredador, su propia selección de tallas afectará la composición de quien ahora se ha vuelto la presa. Se puede decir que el impacto del depredador en la población de la presa cambia drásticamente de acuerdo con su propia estructura de tallas al inicio de la interacción (Hance y Van Impe, 1999).

Claramente, estas interacciones se vuelven más complejas a la hora de incluir las relaciones de depredación con las demás especies de una red trófica. Por esto, si los efectos del tamaño corporal, que son específicos de cada especie, determinan la estructura de la red trófica, la pérdida de especies determinadas de un ecosistema puede tener consecuencias devastadoras en su estructura y funcionamiento. Lo anterior se vuelve muy importante si dicha pérdida es consecuencia de cambios antrópicos, que en general son muy rápidos y difíciles de remediar como la alteración de la calidad del agua por contaminación o la introducción de especies. Si las especies nativas tienen menos disponibilidad de alimento en los canales de Xochimilco, debido a la acción de estos factores, es probable que su capacidad de evadir depredadores sea más baja, por lo que su estabilidad se hace más precaria.

Estos experimentos son el primer estudio para determinar el carácter bidireccional en la interacción de depredación entre estas especies. Los resultados indican que las relaciones entre ambas especies pueden ser bastante complejas, aunque no están claras las diferencias que se podrían producir entre individuos criados en el laboratorio y los trasladados desde el campo. Sin embargo, tomando en cuenta los límites a los cuales se pueden extrapolar los resultados de laboratorio a las poblaciones naturales, se considera que el presente estudio contribuye al entendimiento de la base de comportamiento subyacente a las interacciones de depredación entre *A. mexicanum* y *C. montezumae*. Este tipo de trabajo es esencial para investigar los impactos ecológicos a través de las interacciones tróficas y las dinámicas de la red alimenticia, además de proveer un marco de trabajo efectivo para determinar la importancia de las especies nativas

en la regulación de las comunidades del bentos en sistemas acuáticos como el de Xochimilco.

Por otra parte, este estudio provee evidencia definitiva de que un acocil adulto puede depredar huevos y crías de ajolote. Actualmente, se desconoce el impacto de la depredación de invertebrados sobre las poblaciones de anfibios, pero como los acociles son uno de los organismos más representativos del sistema de canales de Xochimilco, esta interacción puede ser ecológicamente muy importante. Aún más, ya que los acociles son depredadores generalistas, esta interacción se podría extender a otros vertebrados del ecosistema cuyas fases larvales sean de tamaño similar a la del ajolote. Entre estos se pueden mencionar a la ranita gris (*Hyla arenicolor*), la rana de Moctezuma (*Rana montezumae*) y la culebra listonada de agua (*Thamnophis eques*).

Es necesario realizar estudios de distribución espacial para el acocil, con el fin de evaluar qué tan estrechamente comparte su hábitat con el ajolote. De esta manera se podría tener una perspectiva más completa acerca de la relación entre ambos. Finalmente, la información obtenida en esta investigación ha sido utilizada para el primer proyecto de generación de refugios para el ajolote, en términos de elegir a los acociles de las tallas más apropiadas para compartir el espacio dentro de los refugios que se han comenzado a construir en Xochimilco.

REFERENCIAS

- Allan, J. D., A. S. Flecker y N. L. McClintock. 1987. Prey preference of stoneflies: sedentary vs mobile. *Oikos* 49: 323–331.
- Álvarez, F. y R. Rangel. 2007. Estudio poblacional del acocil *Cambarellus montezumae* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) en Xochimilco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 431-437.
- Ansell, A. D. y R. N. Gibson. 1993. The effect of sand and light on predation of juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*) by fishes and crustaceans. *J. Fish Biol.* 43: 837–845.
- Armstrong, J. B., S. T. Duhon y G. M. Malacinski. 1989. Raising the Axolotl in Captivity. En: Armstrong, J. B. y G. M. Malacinski (Eds). *Developmental Biology of the Axolotl*. Oxford University Press, London. 320p.
- Balanzario, Z. J. R. 1976. Contaminación de las aguas de los canales de Xochimilco. Tesis de Licenciatura en Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 76p.
- Barbeau, M. A. y R. E. Scheibling. 1994. Behavioural mechanisms of prey size selection by sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill) and crabs (*Cancer irroratus* Say) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus* Gmelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 180: 103–136.
- Blackwood, J. S., P. Schausberger y B. A. Croft. 2001. Prey-stage preference in generalist and specialist phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) when offered *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) eggs and larvae. *Environmental Entomology* 30(6): 1103-1111.
- Bojorquez, L. 1991. Rescate de Xochimilco. Coord. por B. Canabal. UAM-Xochimilco, p63-81.
- Bojorquez, L. 1994. Investigación de la calidad del agua de los canales de Xochimilco con el proyecto de Rescate Ecológico. Universidad Autónoma Metropolitana – Xochimilco. México, DF.
- Bojorquez, L. y E. Amaro. 2003. Caracterización múltiple de la calidad del agua de los canales de Xochimilco. Ponencias en El Agua en la Cuenca de México. Ed. Asociación Internacional de Investigadores de Xochimilco A.C. 281-298.
- Brandon, R. A. 1989. Natural history of the axolotl and its relationship to other ambystomatid salamanders. En: Armstrong, J. B. y G. M. Malacinski (Eds). *Developmental Biology of the Axolotl*. Oxford University Press, London. 320p.
- Brumley, A. R. 1991. Cyprinids of Australia. En: Winfield I. J. y J. S. Nelson (Eds) *Cyprinids Fishes-Systematic, Biology and Exploitation*. Fish & Fisheries Series 3. Chapman & Hall, Ltd., London.
- Cahoon, W. G. 1953. Commercial carp removal at Lake Mattamuskeet, North Carolina. *J. Wildl. Manage.* 17: 312-316.
- Chase, J. M., P. A. Abrams, J. P. Grover, S. Diehl, P. Chesson, R. D. Holt, S. A. Richards, R. M. Nisbet y T. J. Case. 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters* 5(2): 302-315.

- Cisneros, L. 2005. Aspectos ambientales relacionados con la calidad del agua en Xochimilco, Distrito Federal. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF, 91p.
- Comisión Nacional del Agua, CNA. 2007. Inventario Nacional de Plantas Municipales de Potabilización y de Tratamiento de Aguas Residuales en Operación Diciembre 2006, 253p.
- Contreras, A.V. 2006. Distribución potencial del "Ambystoma mexicanum" en los canales de la zona chinampera de Xochimilco. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., 49p.
- Convención Internacional sobre Especies Amenazadas, CITES. 2008. Apéndices I, II y III en vigor a partir del 1 de julio de 2008. Disponible en: <http://www.cites.org/esp/app/appendices.shtml>. Leído el 14 de mayo de 2009.
- Crowder, A. J. y D. S. Painter. 1991. Submerged macrophytes in Lake Ontario: current knowledge, importance, threats to stability and needed studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1539-1545.
- Davic, R. D. y H. H. Welsh Jr. 2004. On the ecological roles of salamanders. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 405-434.
- Davis, C. J., J. G. Miner y J. M. Wojdak. 1999. Potential effects of the round goby (*Neogobius melanostomus*) on crayfish (*Orconectes rusticus*) in Lake Erie. *International Association for Great Lakes Research: Great Lakes, Great Science, Great Cities. Program and Abstracts.* pA-25.
- Delgado, J. 2001. Sistemas sensoriales y agresividad en el acocil *Procambarus clarkii*. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., 77p.
- Dudgeon, D. y C. P. S. Cheung. 1990. Selection of gastropod prey by a tropical freshwater crab. *Journal of Zoology* 220: 147-156.
- Emmerson, M. y D. Raffaelli. 2004. Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology* 73: 399-409.
- Ensastigue, J. 2002. Cultivo experimental del ajolote (*Ambystoma mexicanum*) como estrategia para su conservación en el Parque Ecológico de Xochimilco. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 68p.
- Fernández, A. M. A. 1986. El sistema chinampero como una alternativa para el cultivo de peces. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 49p.
- Flores, M. 1982. Determinación de algunos metales tóxicos en sedimentos del lago Xochimilco. Tesis de Licenciatura. Instituto Politécnico Nacional. México, DF, 106p.
- Foster, J. y F. M. Slater. 1995. A global review of crayfish predation with observations on the possible loss of *Austropotamobius pallipes* in the Welsh Wye due to crayfish plague. Louisiana State University Printing Office, Baton Rouge. p589-613.
- Graue, V. 1998. Estudio genético y demográfico de la población del anfibio *Ambystoma mexicanum* (Caudata: Ambystomatidae) del lago de Xochimilco. Tesis de doctorado en Oceanografía Biológica y Pesquera. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 108p.

- González, E. S. 2006. Evaluación in situ del efecto biológico de metales pesados en el ajolote *Ambystoma mexicanum*. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 75p.
- Hance, Th. y G. Van Impe. 1999. The influence of initial age structure on predator-prey interaction. *Ecological Modelling* 114: 195-211.
- Hines, A. H., A. M. Haddon y L.A. Wiechert. 1990. Guild structure and foraging impact of blue crabs and epibenthic fish in a sub-estuary of Chesapeake Bay (Maryland, USA). *Marine Ecology: Progress Series* 67: 105–126.
- Hinojosa-Garro, D. 1999. Relación interespecífica entre el acocil (*Cambarellus montezumae lermensis*) y la carpa (*Cyprinus carpio*) en embalses someros del Alto Lerma. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 43p.
- Hinojosa-Garro, D. y L. Zambrano. 2004. Interactions of common carp (*Cyprinus carpio*) with benthic crayfish decapods in shallow ponds. *Hydrobiologia* 515: 115-122.
- Hobbs III, H. H. y J. P. Jass. 1991. Trophic relationships of North American freshwater crayfishes and shrimp. *Contributions in Biogoy and Geology*, Milwaukee Public Museum. Milwaukee, Wisconsin.
- Holdich, D. 2002. *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science. 702p.
- Holdich, D. M. y R. S. Lowery. 1988. *Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm. London. 498p.
- Hossain, M., M. Tanaka y R. Masuda. 2002. Predator–prey interaction between hatchery-reared Japanese flounder juvenile, *Paralichthys olivaceus*, and sandy shore crab, *Matuta lunaris*: daily rhythms, anti-predator conditioning and starvation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267: 1-14.
- Hosseini, M., B. Hatami, A. Saboori, H. Allahyari y A. Ashouri. 2005. Predation by *Allothrombium pulvinum* on the spider mites *Tetranychus urticae* and *Amphitettranychus viennensis*: predation rate, prey preference and functional response. *Experimental and Applied Acarology* 37: 173-181.
- Houlahan, J. E., C. S. Findlay, B. R. Schmidt, A. H. Meyer y S. L. Kuzmin. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature (Lond.)* 404(6779): 752–755.
- Hughes, R. N. 1979. Optimal diets under the energy maximization premise: the effects of recognition time and learning. *The American Naturalist* 113(2): 209–221.
- Hughes, R. N. y S. Dunkin. 1984. Behavioral components of prey selection by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L), feeding on mussels, *Mytilus edulis* L., in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 77: 45–68.
- Huner, J. V. 1993. *Freshwater crayfish aquaculture in North America, Europe and Australia*. Food Products Press. New York. 300pp.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía, INEGI. 2002. Cuaderno Estadístico Delegacional de Xochimilco, Distrito Federal. <http://www.inegi.gob.mx/est/contenidos/espanolsistemas/cenoz/info/df/m013/anexos/present.htm>.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía, INEGI. 2005. II Censo de Población y Vivienda: México y sus municipios.

- http://www.inegi.org.mx/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/integracion/municipios/mexympios/MexIICon_1.pdf.
- Jubb, R. N., R. N. Hughes y T. Rheinallt. 1983. Behavioural mechanisms of size-selection by crabs *Carcinus maenas* feeding on the mussels *Mytilus edulis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 66: 81–87.
- Kiesecker, J. M., A. R. Blaustein y L. K. Belden. 2001. Complex causes of amphibian population declines. *Nature (Lond.)* 410(6829): 681–684.
- Lodge, D. M. 1991. Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany* 41: 195–224.
- Lodge, D. M. y J. G. Lorman. 1987. Reduction in submersed macrophyte biomass and species richness by the crayfish *Orconectes rusticus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 591-597.
- López, A., M. Guerrero, C. Hernández, A. Aguilar. 2006. Rehabilitación de la zona chinampera. En: Carballo, C. (Ed) Xochimilco: Un proceso de gestión participativa. GDF-UNESCO, México, p201–218.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman y D. A. Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294(5543): 804–808.
- Lorman, J. G. y J. J. Magnuson. 1978. The role of crayfishes in aquatic ecosystems. *Fisheries* 3: 8-10.
- Marín, A. I. 2007. Preferencia de plantas para la ovoposición del ajolote *Ambystoma mexicanum* en condiciones de laboratorio. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 37p.
- Mascaro, M., L. Hidalgo, X. Chiappa-Carrara y N. Simoes. 2003. Size-selective foraging behavior of blue crabs, *Callinectes sapidus* (Rathbun) when feeding on mobile prey: active and passive components of predation. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.* 36(3): 143-159.
- Mattila, J. y E. Bonsdorff. 1998. Predation by juvenile flounder (*Platichthys flesus* L.): a test of prey vulnerability, predator preference, switching behaviour and functional response. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 227: 221-236.
- Mazari-Hiriart, M., S. Ponce-de-León, Y. López-Vidal, P. Islas-Macías, R. I. Amieva-Fernández y F. Quiñones-Falconi. 2008. Microbiological implications of periurban agriculture and water reuse in Mexico city. *PLoS ONE* 3(5): e2305. doi:10.1371/journal.pone.0002305.
- McCann, K. S. 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405: 228–233.
- McCormick, S. y G. A. Polis. 1982. Arthropods that prey on vertebrates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 57: 29–58.
- Méndez, A. 2006. Rehabilitación de la zona chinampera. En: Carballo, C. (Ed) Xochimilco. Un proceso de gestión participativa. GDFUNESCO, México, p219–221.
- Mistri, M. 2004a. Prey preference of *Carcinus aestuarii*: possible implications with the control of an invasive mytilid and Manila clam culture in a northern Adriatic lagoon. *Aquaculture* 230: 261-272.

- Mistri, M. 2004b. Predatory behavior and preference of a successful invader, the mud crab *Dyspanopeus sayi* (Panopeidae), on its bivalve prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 312: 385-398.
- Newman, R. M. 1991. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review. *Journal of North American Benthological Society* 10: 89-114.
- Molina, A. H. 2008. Obtención de parámetros demográficos de la población silvestre del ajolote *Ambystoma mexicanum* (Amphibia: Urodela) en la zona lacustre de Xochimilco, México, D. F. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 108p.
- Momot, W. T., H. Gowing y P. D. Jones. 1978. The dynamics of crayfish and their role in ecosystems. *American Midland Naturalist* 99(1): 10-35.
- Montiel, C. 2005. Evaluación de la calidad bacteriológica del agua de los canales de Xochimilco y caracterización serológica de *Escherichia coli*. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF, 46p.
- Nystrom, P. y J. Strand. 1996. Grazing by native and an exotic crayfish on aquatic Macrophytes. *Freshwater Biology* 36(3): 673-682.
- Nystrom, P., C. Bronmark y W. Graneli. 1996. Patterns in benthic food webs: a role for omnivorous crayfish? *Freshwater Biology* 36(3): 631-646.
- Nystrom, P., O. Svensson, B. Lardner, C. Bronmark y W. Graneli. 2001. The influence of multiple introduced predators on a littoral pond community. *Ecology* 82: 1023-1039.
- Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura, UNESCO. 1987. Report of the 11th Session of the World Heritage Committee. Disponible en: <http://whc.unesco.org/archive/repcom87.htm#412>. Leído el 11 de junio de 2009.
- Organización de las Naciones Unidas, ONU. 2009. Centro de Información – División de Estadísticas. Disponible en: <http://data.un.org/Data.aspx?q=population&d=POP&f=tableCode%3a240>. Leído el 11 de junio de 2009.
- Ortiz, J. B. y A. Ruvalcaba. 2005. Evaluación del estado trófico de Xochimilco, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 106p.
- Peckarsky, B.L., 1984. Predator-prey interactions among aquatic insects. En: Resh, V.H. y D.M. Rosenberg (Eds.) *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger, New York, pp. 196-254.
- Perez, O. S. y D. R. Bellwood. 1988. Ontogenetic changes in the natural diet of the sandy shore crab, *Matuta lunaris* (Forskål) (Brachyura: Calappidae). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 39: 193-200.
- Pérez-Fons, R. 1993. Xochimilco: Rescate de un pueblo y de un paisaje. *Tiempo*. México, p6-13.
- Ramírez, M. 1990. Evaluación del contenido mineral (Pb, Cr, Cd, Fe, Cu) del agua, lodo y fauna (*Chirostoma jordani*) de la región lacustre de Xochimilco. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.

- Ramos, R. 2006. Contaminación por metales pesados, salinidad y sodicidad en suelos de chinampa de Xochimilco, San Luis Tlaxialtemalco, Tláhuac y Míxquic, D. F. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Ramsar. 2004. Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar. Disponible en: <http://www.wetlands.org/RSDB/default.htm>
- Rangel, M. de R. 1981. Determinación de algunos metales tóxicos, boro, cadmio, cobre, plomo y zinc en aguas del lago de Xochimilco para uso agrícola. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México.
- Rangel, R. 2004. Estudio poblacional de *Cambarellus montezumae* en la Pista de Remo y Canotaje "Virgilio Uribe", Xochimilco, México, D.F. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 50p.
- Reigada, A. L. D. 2002. Diel activity rhythm in *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Brachyura, Portunidae) under laboratory conditions. En: Escobar-Briones y Alvarez (Eds) Modern Approaches to the Study of Crustacea. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, 355p.
- Richardson, M. J., F. G. Whoriskey y L. H. Roy. 1995. Turbidity generation and biological impact of an exotic fish *Carassius auratus*, introduction into shallow seasonal anoxic ponds. *Journal of Fish Biology* 47: 576–585.
- Rodríguez, C. L., S. Nojima y T. Kikuchi. 1987. Mechanisms of prey size preference in the gastropod *Nerita didyma* preying on the bivalve *Ruditapes philippinarum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40: 87–93.
- Romero, L. P. 1993. Impacto socioambiental en Xochimilco y Lerma de las obras de abastecimiento de la Ciudad de México. UAM-Xochimilco. México, 151p.
- Rosas, M. M. 1976. Datos biológicos de la ictiofauna del lago de Pátzcuaro con especial énfasis en la alimentación de sus especies. *Mem. Simp. Pesq. INP*, Tomo II: 127-160.
- Rubbo, M.J., V.R. Townsend Jr, S.D. Smyers y R.G. Jaeger. 2003. An experimental assessment an invertebrate/vertebrate predation: the interaction between wolf spiders (*Gladicosa pulchra*) and terrestrial salamanders (*Ambystoma maculatum*). *Journal of Zoology* 261: 1-5.
- Rubbo, M. J. y J. M. Kiesecker. 2005. Amphibian breeding distribution in an urbanized landscape. *Conservation Biology* 19(2): 504-511.
- Rubbo, M. J., R. S. Mirza, L. K. Belden, J. J. Falkenbach, S. I. Storrs y J. M. Kiesecker. 2006. Evaluating a predator–prey interaction in the field: the interaction between beetle larvae (predator) and tadpoles (prey). *Journal of Zoology* 269: 1-5.
- Sagova, M. 2002. Interactions between crayfish, benthic invertebrates, macrophyte roots and sediment in a littoral zone. *Archiv fur Hydrobiologie* 155: 645-665.
- Sandoval, J. 2003. Calidad microbiológica y fisicoquímica del agua de los canales de Xochimilco. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF, 64p.
- Schaffer, H. B. 1989. Natural History, Ecology and Evolution of the Mexican "Axolotls". *Axolotl Newsletter*, Indiana University, Indiana 18: 5-11.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall, London, 357pp.

- Sidorkewicz, N. S., A. C. Lopez-Carzola y O. A. Fernández. 1996. The interaction between *Cyprinus carpio* L. and *Potamogeton pectinatus* L. under aquarium conditions. *Hidrobiologia* 340: 271-275.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka, y K. Strohmeier. 1985. Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 269-311.
- Skubinna, J. P., T. G. Coon y T. R. Batterson. 1995. Increased abundance and depth of submersed macrophytes in response to decreased turbidity in Saginaw bay, Lake Huron. *J. Great Lakes Res.* 21: 476-488.
- Smith, G. M. y J. S. Weis. 1997. Predator-prey relationships in mummichogs (*Fundulus heteroclitus* (L.)): effects of living in a polluted environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 209: 75-87.
- Solís, G. 2005. Aislamiento y caracterización de *Vibrio cholerae* de los canales de Xochimilco. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF, 61p.
- Stein, R. A., C. G. Goodman y E. A. Marschall. 1984. Using time and energy measurements of cost in estimating prey value for fish predators. *Ecology* 65(3): 702-707.
- Sundell, J., J. A. Eccard, R. Tiilikainen y H. Ylönen. 2003. Predation rate, prey preference and predator switching: experiments on voles and weasels. *Oikos* 101: 615-623.
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, IUCN. 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1. Disponible en: www.iucnredlist.org. Leído el 25 de junio de 2009.
- Valiente, E. L. 2006. Efecto de las especies introducidas en Xochimilco para la rehabilitación del hábitat del ajolote (*Ambystoma mexicanum*). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 90 p.
- Vargas, L. 1989. Notas preliminares sobre el acocil *Cambarellus montezumae* (S.) del lago de Xochimilco, D. F. En memorias del VI Simposio sobre Fauna Silvestre. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 49p.
- Villalobos, F. A. 1983. Crayfishes of Mexico. PhD Thesis. National Autonomous University of Mexico. Smithsonian Inst. and Nat. Sci. Washington, D. C.
- Wang, H., R. Hayward, G. Whitley y S. Fischer. 2003. Prey-size preference, maximum handling size and consumption rates for redear sunfish *Lepomis microlophus* feeding on two gastropods common to aquaculture ponds. *Journal of the World Aquaculture Society* 34(3): 379-386.
- Warren, P. H. 1996. Structural constraints on food web assembly. En: M. E. Hochberg, J. Clobert y R. Barbault (Eds) *Aspects of the Genesis and Maintenance of Biology Diversity*. Oxford University Press, Oxford, pp. 142-161.
- West, D. L. y A. H. Williams. 1986. Predation by *Callinectes sapidus* within *Spartina alterniflora* marshes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 100: 75-96.
- Wilbur, H. M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78(8): 2279-2302.

- Zambrano, L., M. R. Perrow, C. Macías y V. Aguirre. 1999. Impact of introduced carp (*Cyprinus carpio*) in subtropical shallow ponds in central Mexico. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 6: 281–288.
- Zambrano, L., M. Scheffer y M. Martinez-Ramos. 2001. Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos* 94: 344–350.
- Zambrano, L., V. H. Reynoso y G. Herrera. 2004. Abundancia y estructura poblacional del axolotl (*Ambystoma mexicanum*) en los sistemas dulceacuícolas de Xochimilco y Chalco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Base de datos SNIB-CONABIO proyecto AS004. México, D.F. 35p.
- Zambrano, L., E. Vega, L. G. Herrera, E. Prado y V. H. Reynoso. 2007. A population matrix model and population viability analysis to predict the fate of endangered species in highly managed water systems. *Animal Conservation* 10(3): 297-303.