



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Detección química y visual de la presencia de un
depredador (*Oreochromis niloticus*) en *Ambystoma*
mexicanum

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

XARINI LÓPEZ PORTELA



DIRECTOR DE TESIS:
DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA

MÉXICO D.F.

2012



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.

Hoja de datos del Jurado

1. Datos del alumno

López
Portela
Xarini
56 5 329 19
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
303285403

2. Datos del tutor

Dra
Guillermina
Alcaraz
Zubeldia

3. Datos del sinodal 1

Dra
María Luisa
Fañjul
Peña

4. Datos del sinodal 2

Dr
Luis
Zambrano
González

5. Datos del sinodal 3

Dr
Adrián
Nieto
Montes de Oca

6. Datos del sinodal 4

Dra
Cecilia
Robles
Mendoza

7. Datos del trabajo escrito

Detección química y visual de la presencia de un depredador (*Oreochromis niloticus*) en
Ambystoma mexicanum
51 pp
2012

ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
1.1 Biología general de <i>Ambystoma mexicanum</i>	2
1.2 Mecanismos de detección de depredadores	4
1.3 Respuestas antidepredatorias	7
1.4 Status biológica de la especie	9
1.5 Distribución geográfica	10
1.6 Ubicación taxonómica	11
1.7 Hábitat	11
2. HIPÓTESIS	12
3. OBJETIVOS	13
3.1 Objetivo general	13
3.2 Objetivos particulares	13
4. MATERIAL Y MÉTODOS	13
4.1 Obtención y mantenimiento de los organismos	13
4.1.1 <i>Ambystoma mexicanum</i> (ajolote)	13
4.1.2 <i>Oreochromis niloticus</i> (tilapia)	15
4.2 Tratamiento previo de los organismos experimentales	15
4.2.1 Ajolotes	15
4.2.2 Tilapias	16
4.3 Tanques y diseño experimental	16
4.4 Fase experimental	18
4.5 Análisis de los videos	19
4.6 Análisis estadístico	21
5. RESULTADOS	21
5.1 Distancia recorrida por los ajolotes	22
5.2 Frecuencia y tiempo de uso del refugio por los ajolotes	24
5.3 Intento y eficiencia de captura de <i>Artemia salina</i> por los ajolotes	25
6. DISCUSIÓN	26
7. CONCLUSIONES	35
8. REFERENCIAS	36

FIGURAS

1. <i>Ambystoma mexicanum</i>	2
2. Parámetros morfométricos en los juveniles de <i>A. mexicanum</i>	14
3. Tanques experimentales	18
4. Respuestas conductuales evaluadas	20
5. Actividad de los ajolotes	23
6. Uso del refugio por los ajolotes	24
7. Intento y eficiencia de captura de <i>A. salina</i> por los ajolotes	25

TABLAS

1. Grupos experimentales	17
2. Parámetros estadísticos de la prueba de esfericidad de Maunchley	22

RESUMEN

El ajolote mexicano (*Ambystoma mexicanum*), llamado por los antiguos nahuatlacas axolotl, es un anfibio neoténico y endémico del sistema lacustre de Xochimilco. Esta especie ha sido utilizada como un recurso alimenticio y medicinal desde la época prehispánica. El ajolote es una especie importante por diversas razones; desde culturales, económicos, medicinales, científicos así como ecológicos. En los últimos años la población de los ajolotes en su ambiente natural ha disminuido por diversos factores, incluyendo la modificación y destrucción del hábitat, la contaminación de la tierra y agua, así como la depredación por especies introducidas como la tilapia (*Oreochromis niloticus*). Actualmente *A. mexicanum* es una especie bajo protección especial por La Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL/2001. En este trabajo se estudió la respuesta antidepredatoria de los ajolotes a la tilapia evaluando el papel de las vías de percepción visual y química, así como la combinación de ambas. Los ajolotes percibieron a la tilapia principalmente a través de la vía química, respondiendo con la falta de incremento de su actividad y usando más veces y más tiempo el refugio. Los ajolotes incrementaron en mayor nivel la frecuencia y el tiempo de permanencia en el refugio cuando se expusieron a señales químicas provenientes del depredador. Sin embargo, la combinación de señales atenuó la respuesta de los animales, lo cual evidencia la importancia de las señales visuales en la evaluación del riesgo de depredación. Asimismo, la eficiencia de captura de alimento disminuyó cuando los ajolotes detectan a la tilapia vía química y es menor cuando es expuesto a las dos vías combinadas. Los ajolotes detectan la presencia de la tilapia principalmente a través de las señales químicas; sin embargo, la percepción de los depredadores a través de las vías químicas y visuales combinadas modula la respuesta antidepredatoria de los ajolotes.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Biología general de *Ambystoma mexicanum*

La palabra ajolote proviene del náhuatl axolotl, que significa “perro de agua” o “monstruo de agua”. Como todos los anfibios, el ajolote mexicano es un vertebrado, tetrápodo, poiquilotermo de piel húmeda y desnuda. Los adultos de *A. mexicanum* son de color gris oscuro con manchas negras y tienen dos patas traseras con cinco dedos cada una y dos patas delanteras con cuatro dedos. Su cuerpo está conformado por cabeza, tronco y cola. La cabeza es ancha unida al tronco por un cuello angosto, en los lados del tronco se aprecian dos cercos y tres pares de branquias fijas al tercero, cuarto y quinto arco visceral. El hocico es redondo y grande, la cola tiene sección oval hacia la base siendo casi laminar (Fig.1). El ajolote puede llegar a medir 39cm de largo; sin embargo, en Xochimilco la población remanente no alcanza a medir 33cm (Zambrano *et al.*, 2007). Los ajolotes son organismos neoténicos, es decir, los ajolotes pueden alcanzar la madurez sexual reteniendo sus caracteres morfológicos externos juveniles (Brandon, 1989). El ajolote tiene cuatro vías respiratorias, la cutánea, la bucofaríngea, la branquial y la pulmonar. Los ajolotes tienen la capacidad de regenerar tanto extremidades como células del cerebro y corazón (Ortega, 1999; Huacúz, 2004).



Fig. 1. *Ambystoma mexicanum* (Dibujo de Felipe Dávalos)

La fecundación de los ajolotes mexicanos es interna, los machos secretan sustancias químicas para que se lleve a cabo el apareamiento (Duellman y Trueb, 1994). Posteriormente, el macho suelta varios espermátóforos en forma de cono gelatinoso con el esperma en la punta. La hembra se posa sobre éste para introducirlo en su cloaca disolviendo la matriz gelatinosa. Los espermatozoides entran a los túbulos de la espermateca, donde se almacenan hasta el desove. La hembra lanza los huevos en el agua aglutinados en paquetes o en forma de “rosario” envueltos con un mucus para fijarlos al sustrato (Malacinski, Armstrong y Duhon, 1989; Graue, 1998). En cada puesta pueden producir entre 200 y 1500 huevos. Su ciclo reproductivo es anual y se presenta entre Octubre y Marzo (Contreras, 2006).

El desarrollo de los ajolotes es directo al no experimentar cambios morfofisiológicos notables que los diferencien del adulto, aunque presentan crecimiento y maduración de los órganos. El huevo contiene al embrión y al vitelo, constituido principalmente por agua y sustancias que se secretan alrededor del huevo durante la puesta, el embrión antes de eclosionar mide aproximadamente 11 mm de longitud. Los huevos eclosionan después de los 10 o 15 días de la puesta dependiendo de la temperatura y se convierten en el alevín o larva joven que es transparente en sus primeras semanas de vida. La larva desarrolla primero las extremidades anteriores y después de una semana las extremidades traseras. Las larvas pasan a la etapa juvenil donde miden aproximadamente de 4 a 10 cm de longitud. Por último, el ajolote adulto puede medir de 15 a 39 cm de longitud. La vida media de los ajolotes en condiciones de laboratorio, es de 10 a 12 años y 25 como máxima (Armstrong *et al.*, 1989).

La regeneración de las extremidades es un rasgo conocido y bien estudiado en los ajolotes. Dependiendo del tamaño del organismo, la regeneración funcional de la extremidad puede completarse en tres semanas en animales de 2 cm de largo y después de varios meses en animales mayores de 10 cm. Después de la amputación del apéndice, la herida epitelial cicatriza y se forma una zona de células progenitoras llamado blastema, la cual se expande y experimenta la morfogénesis y la diferenciación para sustituir el apéndice (Kragl *et al.*, 2009). Los ajolotes tienen la capacidad de

regenerar los órganos como patas, cola, branquias, iris del ojo, corazón, cerebro y conexiones neuronales (Armstrong y Malacinski, 1989; Mullen *et al.*, 1996; Rosenkilde y Ussing, 1996).

1.2 Mecanismos de detección de depredadores

Los vertebrados acuáticos utilizan distintas vías de información para evaluar el riesgo de depredación, la más común es la vía visual (Helfman, 1989; Murphy y Pitcher, 1997; Smith y Belk, 2001) y a través de los estímulos químicos (Chivers y Smith 1998; Wisenden, 2000; Brown y Chivers, 2005; Brown 2003). En el caso de los anfibios, éstos presentan tres vías sensoriales a través de las cuales pueden detectar al depredador: química, visual y táctil. La visión y el olfato son vitales en la detección de los depredadores, así como del alimento. Sin embargo, la contribución específica de estos sentidos en la detección depende del tipo de anfibio del que se trate, así como del ambiente que habita (Scheffer *et al.*, 1998; Kolliker *et al.*, 2006).

La importancia de las señales químicas en muchos de los organismos acuáticos se ha atribuido a la alta turbidez y a la complejidad estructural de las zonas habitadas o como respuesta de la actividad nocturna de los depredadores (Magurran, 1989; Chivers *et al.*, 1996; Chivers y Smith, 1998; Kats y Dill, 1998; Mathis y Vincent, 2000; Mirza y Chivers, 2001; Chivers *et al.*, 2001; Amo *et al.*, 2004). Adicionalmente, la percepción de los estímulos pueden verse interrumpida o alterada como resultado de la suspensión de sedimentos, topografía y vegetación (Mathis y Vincent, 2000; Amo *et al.*, 2004). Por ejemplo, Brown y Magnavacca (2003) demostraron que en los peces tetras (*Hemigrammus erythrozonus*) expuestos a las señales químicas producidas por la dieta del pez depredador (*Archocentrus nigrofasciatus*), la principal fuente de información sobre el riesgo de depredación en baja intensidad de luz es a través de las señales químicas, donde los peces responden suspendiendo su actividad. Asimismo, las larvas de la salamandra *Eurycea bislineata*, y de la rana *Hyla chrysoscelis*, responden principalmente a las señales químicas provenientes de un pez depredador (Petranka *et al.*, 1987). Otro ejemplo, se observa en las larvas de los peces lucio (*Esox lucius*) y los peces espinosos (*Gasterosteus aculeatus*), los cuales detectan al depredador (*Perca fluviatilis*) principalmente a través de las señales químicas y respondiendo a éstas a

través de la disminución de su actividad de nado, disminuyendo la captura de alimento y ocupando más tiempo la vegetación como refugios (Lehtiniemi, 2005). Los renacuajos (*Rana japonica*) responden a las señales químicas provenientes del depredador (*Parthenope julius*) reduciendo el movimiento de la cola asociado con la actividad (Takahara y Yamaoka, 2009).

Por otro lado, la vista es el sentido que predomina cuando existe una elevada luminosidad y claridad del agua (Hartman y Abrahams, 2000). La visión permite captar información importante sobre el depredador, tal como su tamaño relativo (lo cual determina el resultado de la interacción), la distancia a la que se encuentra, así como su apetito y motivación de ataque (Smith y Belk, 2001). El tamaño relativo del depredador a menudo determina el éxito de la interacción depredador-presa (Wilson, 1975; Peters, 1983; Johnson *et al.*, 2003; Urban, 2007); en lo particular, la vulnerabilidad de los renacuajos esta relacionada negativamente con el tamaño relativo respecto al depredador (Urban, 2007), resaltando la importancia de la evaluación del riesgo de depredación a través de la visión. Por lo tanto, las presas son capaces de evaluar componentes importantes asociados al riesgo de depredación a través de señales visuales, incluyendo entre estas el tamaño del depredador, el estado motivacional y de hambre, la distancia y la intención de ataque (Bierbach *et al.*, 2011).

Sin embargo, la percepción del riesgo de depredación se potencia cuando detectan más señales; la combinación de las señales en general puede incrementar la eficiencia de detección del depredador (Lindquist y Bachmann, 1982; Petranka *et al.*, 1987; Stauffer y Semlitsch, 1993; Hickman *et al.*, 2004). Algunos estudios demuestran que el uso de estos dos o más tipos de señales maximiza la expresión de las respuestas antidepredatorias, modulando la expresión de estas y disminuyendo los costos asociados a su expresión (Sih *et al.*, 1992; Martín y López, 1999). No obstante la capacidad de los organismos de percibir información de su ambiente, éstos pueden no contar con información completa de manera que pueden sobreestimar o subestimar el riesgo de depredación. De aquí la importancia de utilizar múltiples señales (químicas, visuales y táctiles) para identificar con precisión a los depredadores, evaluar el nivel de

riesgo que presentan y ajustar su conducta antidepredatoria (McCarty y Fisher, 2000; Amo *et al.*, 2004).

Las presas pueden combinar la información de ambas señales químicas-visuales para evaluar mejor el riesgo (Vanderstighelen, 1987; Hartman y Abrahams, 2000; Mathis y Vincent, 2000; Chivers *et al.*, 2001; Amo *et al.*, 2004). Por ejemplo, los peces *Xiphophorus birchmanni* responden a las señales químicas y visuales provenientes del depredador *Herichthys carpintes*, sin embargo su respuesta se atenúa cuando los estímulos químicos y visuales se presentan simultáneamente, en comparación con el estímulo visual aislado (Coleman y Rosenthal, 2006). Asimismo, las lagartijas de la especie *Podarcis muralis* se esconden en las rocas para evitar la depredación por aves, sin embargo después de esconderse, las lagartijas pasan menos tiempo dentro de los refugios al detectar a las víboras entre las rocas (otro depredador) a través de las señales químicas y visuales combinadas en comparación con las señales químicas y visuales aisladas (Amo *et al.*, 2006). Los renacuajos de la especie *Rana pipiens* responden a las señales químicas y visuales del pez depredador *Lepomis macrochirus*, cuando se exponen sólo a las señales visuales, los renacuajos se sitúan mas lejos del depredador, sin embargo cuando son expuestos sólo a las señales químicas, los renacuajos no se alejan, probablemente debido a que las señales químicas por si solas no proporcionan la información espacial y locación de los depredadores (Parris *et al.*, 2006). Los resultados obtenidos por Paoletti *et al.*, (2011) sugieren que los renacuajos (*Rana boylei*) requieren múltiples señales para facilitar la detección del depredador *Micropterus dolomieu*.

Las señales combinadas químicas y visuales no son las únicas señales capaces de potenciar la respuesta de los organismos, sino también las señales táctiles o mecánicas y eléctricas incrementan el estímulo o brindan diferente información de los depredadores. Por ejemplo, las señales táctiles no muestra ser la principal vía de detección en las ranas *R. lessonae* y *R. esculenta*; no obstante proporcionan información de la orientación y la distancia a la que se encuentra el depredador. Las ranas no presentan respuesta a un pez depredador a través de las señales táctiles; sin

embargo, al presentarse en combinación con señales químicas, estas ranas disminuyen su actividad (Stauffer y Semlitsch, 1993).

Adicionalmente, los ajolotes han desarrollado la línea lateral que incluye los órganos mecanosensoriales y electrosensoriales para localizar y cazar a sus presas (Münz *et al.*, 1984). El trabajo de Münz y Claas (1991) indica que es un órgano sensorial que capta ondas de presión (movimientos y vibraciones). Asimismo se ha indicado que el sistema olfatorio y el órgano vomeronasal en los ajolotes están involucrados en la identificación del sexo y la conducta reproductiva, así como en la interacción social (Eisthen y Park, 2005). El nervio terminal presente en la cavidad nasal modula la actividad electrofisiológica y la respuesta a los olores en el epitelio olfatorio; asimismo, aumenta la respuesta a varias señales olfatorias, por ejemplo, las señales químicas durante la conducta del cortejo (Yamamoto, 2000). Sin embargo, hasta el momento no hay estudios en *A. mexicanum* que señalen como los órganos anteriores están involucrados en el reconocimiento de los depredadores.

1.3 Respuestas antidepredatorias

Los depredadores acuáticos juegan un papel importante en la composición y estructura de la comunidad de anfibios (Morin, 1983; Smith, 1983; Woodward, 1983; Chase *et al.*, 2002). La presencia de depredadores puede inducir cambios en la actividad, el forrajeo, la elección de microhábitats, el crecimiento, el tiempo de metamorfosis, la interacción intra e interespecífica entre organismos y la sobrevivencia (Sibly *et al.*, 1985; Lawler, 1989; Skelly, 1994; Metcalfe *et al.*, 1999; Hoffman *et al.*, 2004; Wells, 2007; David y Gotthard, 2008).

La mayoría de los anfibios tienen diversas formas de minimizar el riesgo de depredación, entre los que destacan la liberación de los repelentes químicos (Voris y Bacon, 1966; Wassersug, 1971; Sih y Kats, 1991; Wilson y Lefcort, 1993), la coloración críptica (Petranka, 1987), la tasa de crecimiento rápido (Heyer *et al.*, 1975) y diferentes conductas antidepredatorias (Petranka, 1987). De acuerdo a numerosos estudios, la conducta antidepredatoria es la defensa más importante en contra de los depredadores; en particular los cambios en la actividad de la presa. Por ejemplo, los renacuajos de las

especie *R. catesbeiana* y *Hyla versicolor* disminuyen el tiempo de actividad en presencia del pez depredador *Lepomis* sp (Richardson, 2001); asimismo, los sapos (*Pleurodema bufoninum*) reducen su actividad de nado cuando son expuestos a los escarabajos y libélulas (Jara y Perotti, 2010). Además de la disminución del movimiento de la presa en el momento de la detección del depredador, las presas son capaces de cambiar su actividad en términos del ritmo biológico. Por ejemplo, Taylor (1983; 1984) reporta que la larva de *Ambystoma graciles* es activa de noche y día en ausencia del depredador pero es estrictamente nocturna en la presencia de un pez depredador. Asimismo, la salamandra tigre *A. tigrinum* muestra cambios bruscos del patrón circadiano correlacionado con la presencia o ausencia del depredador (Petranka, 1987).

El uso de refugio es una de las respuestas antidepredatorias más usada en los organismos, en este caso las presas buscan lugares en donde esconderse para disminuir el acceso de los depredadores (Kats *et al.*, 1988; Sih *et al.*, 1992; Dill y Fraser, 1997; Åbjörnsson, *et al.*, 2000). Por ejemplo, las lagartijas (*Podarcis muralis*) responden a los ataques de las aves depredadoras ocultándose dentro de las grietas de las rocas (Amo y López, 2006); asimismo, la *Rana temporaria*, incrementa el uso de refugios en la presencia del pez depredador *Oncorhynchus mykiss* y del cangrejo *Pacifastacus leniusculus* (Nyström y Åbjörnsson, 2000). Las larvas de los peces *Esox lucius* y *Gasterosteus aculeatus* pasan más tiempo entre la vegetación cuando perciben al depredador a través de cualquier señal, química o visual (Lehtiniemi *et al.*, 2005).

La disminución de forrajeo es otra de las respuestas antidepredatorias de los organismos, es decir, disminuyen la captura de alimento con el fin de disminuir la probabilidad de detección por los depredadores y así aumentar su probabilidad de sobrevivencia (Skelly y Werner, 1990; Lima y Dill 1990; Brown y Godin 1999; Brown *et al.*, 2000, 2001). Los renacuajos (*Hyla japonica*) disminuyen su alimentación cuando detectan al depredador (*Carassius auratus*) a través de señales químicas (Takahara, 2003). Una respuesta similar se observa en el pez (*Perca fluviatilis*), el cual reduce la ingesta de alimento en presencia del depredador (*Esox lucius*, Wanzenböck *et al.*, 2006).

Cabe mencionar que los modelos teóricos sugieren que el uso de refugios es una función de las relaciones entre los costos de permanecer dentro (perdida de oportunidades de alimentación) frente a los costos de salir del refugio (el riesgo de depredación; Sih *et al.*, 1992; Martín y López, 1999; Linehan *et al.*, 2001). Los anfibios regulan su actividad como respuesta conductual antidepredatoria de acuerdo al riesgo específico asociado a los depredadores con el fin de minimizar el riesgo de depredación y los costos asociados a la expresión de las conductas antidepredatorias (Sibly *et al.*, 1985; Metcalfe *et al.*, 1999; Hoffman *et al.*, 2004; David y Gotthard, 2008). La modulación de las conductas depende de la información que los organismos obtengan de su ambiente y de los depredadores, por lo que los mecanismos sensoriales implicados son determinantes.

1.4 Status biológica de la especie

Debido al deterioro de la población de los ajolotes la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL/2001, señaló a *Ambystoma mexicanum* como especie bajo protección especial. Además, la autoridad científica mexicana perteneciente a la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres ha considerado al ajolote mexicano en un estatus especial para limitar su comercio y a su vez, la reproducción y repoblación en la zona (CITES, 2005). A la vez *A. mexicanum* está ubicada 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 podría 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 (IUCN) figura como especie amenazada críticamente (IUCN, 2009).

La densidad poblacional del ajolote ha disminuido seis veces entre 1998 y 2003 en los canales de Xochimilco (Zambrano *et al.*, 2007). Los principales factores responsables de la disminución poblacional son: la destrucción y modificación del hábitat, la contaminación por residuos domésticos e industriales, enfermedades relacionadas con lo anterior, la pesca furtiva, la comercialización y la más relevante la

depredación por peces competidores e introducidos, como la carpa *Cyprinus carpio* y la tilapia *Oreochromis niloticus* (Zambrano *et al.*, 2004; 2007). Entre los años 1970 y 1980, el Gobierno Federal introdujo a la carpa y a la tilapia en los canales de Xochimilco mediante el Programa Nacional de Acuicultura, para el consumo popular y la explotación de los mismos. Lo anterior permitiría la integración de ejidatarios y comuneros para la comercialización del producto de alto rendimiento económico (Valiente, 2006).

Una de las principales características de la tilapia es su tolerancia a los estresores ambientales y su carácter generalista en términos de su alimentación, por lo que pueden alterar y agotar los recursos, ocasionando la pérdida de la diversidad de especies nativas (Nomura *et al.*, 2011). En caso particular de Xochimilco, Zambrano *et al.*, (2004) registran una densidad de 0.093 tilapias por m². Lo que señala que la población de las tilapias en los canales de Xochimilco se ha convertido en la especie predominante, además se ha reportado que la tilapia depreda tanto huevos como juveniles (Zambrano *et al.*, 2004).

Las especies introducidas han reducido la densidad de las especies nativas de Xochimilco como el ajolote y el acocil (Zambrano, 2004; Zambrano *et al.*, 2007). Es por esto que en este trabajo evaluamos la respuesta antidepredatoria de los ajolotes a las tilapias (*Oreochromis niloticus*).

1.5 Distribución geográfica

La familia Ambystomidae cuenta con 33 especies exclusivamente en el continente Americano. La familia Ambystomidae se distribuye en Norteamérica, desde el sur y este de Canadá y en el oeste de Alaska hasta el Eje Volcánico Central y el límite sur de la Meseta Central de México (Shaffer, 1989). Se han registrado 17 especies de *Ambystoma* en México. Cinco de ellos son neoténicos, es decir, alcanzan la madurez sexual reteniendo los caracteres morfológicos externos del estadio juvenil, y todo su ciclo de vida la desarrollan dentro del agua (Brandon, 1989).

1.6 Ubicación taxonómica

Nombre común....	Ajolote
Reino.....	Animalia
Phylum.....	Chordata
Subphylum.....	Vertebrata
Superclase.....	Tetrápoda
Clase.....	Amphibia
Subclase.....	Lissamphibia
Orden.....	Caudata
Suborden.....	Salamandroidae
Familia.....	Ambystomidae
Género.....	Ambystoma
Especie.....	<i>Ambystoma mexicanum</i>

1.7 Hábitat

El lago de Xochimilco y Chalco esta ubicado al sur del Distrito Federal entre las coordenadas 19°09´ y 19°19´ de latitud Norte y 98°10´ de longitud Oeste (S.A.R.H., 1980). Es un lugar chinampero y agrícola que posee características culturales, históricas y ecológicas únicas a nivel mundial, por lo que su deterioro tiene un impacto negativo, tanto cultural como ecológicamete. Por otro lado, es un ecosistema productor de recursos naturales y albergue de animales y plantas endémicas (Fernández, 1986; Cortés, 2010).

Actualmente, los canales de Xochimilco y Cuemanco enfrentan grandes problemas de contaminación por la introducción de aguas semitratadas a partir de la construcción de la Planta Tratadora de Aguas Negras del Cerro de la Estrella desde 1958, lo que ha conllevado al deterioro del ecosistema, a través de la contaminación por metales pesados peligrosos para la vida de muchos organismos como: el arsénico, el cadmio, el mercurio y el plomo (Bojórquez, 1994; Ramírez, 1990; Sandoval, 2003; González, 2006; Rodríguez, 2011). No sólo los contaminantes se encuentran

suspendidos en el agua y sedimento, sino que además estudios realizados han demostrado la presencia de metales como arsénico, níquel y zinc en los tejidos de organismos que habitan en el sistema como el ajolote y el charal (Ramírez, 1990; Sandoval, 2003; González, 2006; Rodríguez, 2011).

En 1987 Xochimilco fue declarada como Patrimonio de la Humanidad por la UNESCO (UNESCO, 1998). En 1992 fue señalada como Área Natural Protegida, para la conservación ecológica. En el 2004 fue reconocida como sitio Ramsar de importancia Internacional, tanto para su conservación como para el uso sustentable de los humedales y de los recursos naturales de los que éste provee a la comunidad (Ramsar, 2004).

2. HIPÓTESIS

- En anfibios se ha documentado que la detección de un depredador puede realizarse a través de la vía visual, química o táctil. Dado que los ajolotes habitan en aguas turbias se puede suponer que presentan una baja habilidad visual, por lo que se espera que *Ambystoma mexicanum* detecte la presencia de la tilapia principalmente a través de las señales químicas emitidas por ésta.
- Considerando que la disminución de la actividad locomotora y el uso de refugios son dos mecanismos antidepredatorios descritos para anfibios, se espera que la conducta del ajolote se modifique de manera significativa en presencia de la tilapia. En particular, se esperaría una disminución en la actividad locomotora, un incremento en el uso de refugios y, como consecuencia de los anteriores, una disminución en la eficiencia de captura de alimento.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Identificar la contribución de dos mecanismos sensoriales en la detección de depredadores por el ajolote mexicano, a través de la evaluación de dos respuestas antidepredatorias (actividad y uso de refugio), así como de las posibles consecuencias del cambio conductual en la captura de alimento.

3.2 Objetivos particulares

Evaluar la respuesta de los ajolotes a señales químicas, visuales y químicas-visuales provenientes del depredador (*Oreochromis niloticus*) estimando las modificaciones de:

- a) La actividad
- b) El uso de refugio
- c) El tiempo de permanencia en el refugio
- d) La eficiencia de captura de artemias

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Obtención y mantenimiento de los organismos

4.1.1 *Ambystoma mexicanum* (ajolote)

Los ajolotes se obtuvieron en estado larvario (dos semanas de edad) como una donación del vivario de la FES-Iztacala. La talla de los animales utilizados en experimento registraron un peso promedio de 0.80 ± 0.12 g (ES), una longitud patrón de 23.05 ± 1.28 mm (ES) y una longitud total 41.75 ± 2.64 mm (ES; Fig. 2). Los organismos se mantuvieron por nueve semanas en el laboratorio de Ecofisiología, Facultad de Ciencias, UNAM.

Las larvas de ajolotes se mantuvieron en dos acuarios de vidrio de 41 L aditados con un filtro de cascada: Los tanques se dividieron en ocho secciones independientes ($10\text{cm}^2 \times 13.4\text{cm}^2 \times 18\text{cm}^2$) para evitar el canibalismo y la interacción entre los animales. Durante las fases de mantenimiento, de aclimatación y experimental se utilizó agua filtrada previamente aireada durante dos días y diluida 4:1 de solución salina Holtfreter, para reducir el crecimiento bacteriano y fungal (Armstrong, 1989). Se realizaron recambios de agua del 50% del volumen total de los acuarios cada semana. Las características físicas y químicas del agua se fijaron de acuerdo a los parámetros reportados como adecuados para las crías de esta especie (Armstrong, 1989); los parámetros fisicoquímicos se establecieron y mantuvieron en 7.0 a 8.5 unidades de pH, 5.5 ± 0.5 mg/L de oxígeno disuelto y 20 ± 2 °C de temperatura. Se mantuvo un fotoperíodo de 12 horas de luz (8:00 a 20:00 horas) y 12 horas de oscuridad (20:01 a 7:59 horas).

Durante las primeras nueve semanas de edad, los ajolotes se alimentaron diariamente con 500 nauplios de *Artemia salina* por organismo. Los nauplios de *Artemia salina* fueron eclosionados en el laboratorio bajo el protocolo reportado por Castejón (1994). A partir de la décima semana, los ajolotes se alimentaron con *Artemia salina* adulta (20 artemias por ajolote) cada tercer día.

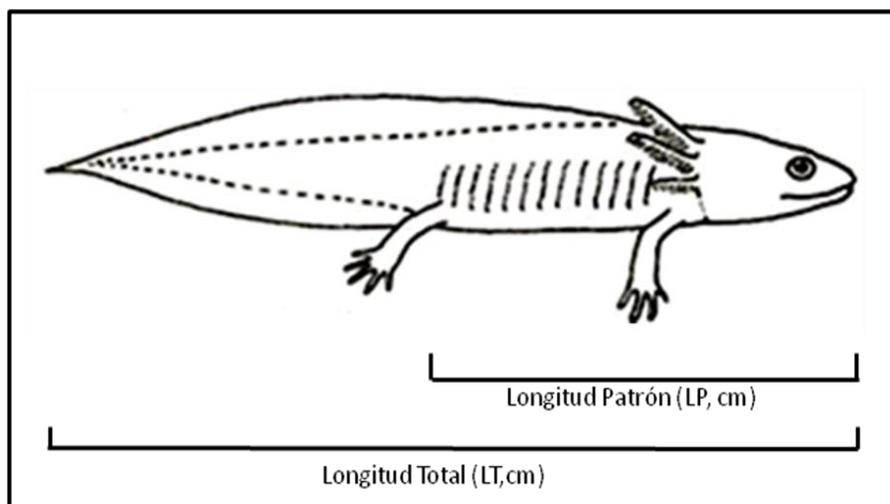


Fig. 2. Parámetros morfométricos en los juveniles de *Ambystoma mexicanum*

4.1.2 *Oreochromis niloticus* (tilapia)

Las seis tilapias utilizadas en el experimento se capturaron del Canal de Cuemanco, utilizando una atarraya de 6.5cm de malla (Peña *et al.*, 2005). Las tilapias fueron elegidas de un rango de peso de 97 a 136 g. Las tilapias se transportaron en una hielera grande con agua del canal al laboratorio de Ecofisiología, Facultad de Ciencias, UNAM. El mismo día de la captura, los organismos se colocaron en tratamiento para eliminar cualquier parásito y así evitar el contagio a los ajolotes. Las tilapias se mantuvieron en acuarios independientes de 40 L con agua aireada y dos gotas de azul de metileno por litro, durante 24 horas. Posteriormente, las tilapias se transfirieron con una red al acuario de mantenimiento (110 L), donde permanecieron durante tres meses. El tanque de mantenimiento fue dividido en 6 secciones utilizando malla plástica para evitar combates entre los organismos. Las tilapias se mantuvieron bajo condiciones fisicoquímicas similares a las de los ajolotes, anteriormente descritas. Las tilapias fueron alimentadas diariamente con 6 charales por organismo (obtenidos a través del distribuidor de alimento vivo).

4.2 Tratamiento previo de los organismos experimentales

4.2.1 Ajolotes

Al inicio de los experimentos, los ajolotes tenían 11 semanas de edad con peso promedio de 1.26 ± 0.14 g (ES), 28.55 ± 1.20 mm (ES) de longitud patrón y 49.42 ± 1.96 mm (ES) de longitud total (Fig. 2). Los animales se mantuvieron en inanición por 24 h antes de iniciar el experimento para inducir la actividad alimentaria durante éste. Los ajolotes se colocaron en el acuario experimental cinco horas antes de iniciar el experimento, sin alimento y bajo las condiciones físicas y químicas a las cuales se aclimataron.

4.2.2 Tilapias

Las tilapias utilizadas se mantuvieron en inanición de 24 h, un día antes a la exposición del experimento se les alimentó con trozos de ajolote (Laurila *et al.*, 1997).

4.3 Tanques y diseño experimental

Los acuarios experimentales (30 L) fueron divididos en dos compartimentos a través de una barrera. Los ajolotes se colocaron en el compartimiento más grande (19×35.5×25.5 cm), y las tilapias en el otro lado de la barrera (el compartimiento más pequeño; 19×35.5×19.5 cm; Fig. 3A-D). Con el fin de evaluar las diferentes vías de detección de los ajolotes, se utilizaron barreras con diferentes características. Previo al inicio de las grabaciones para la evaluación de las interacciones entre el ajolote y la tilapia, en todos los tanques se colocó una barrera negra (opaca) y sin perforaciones con el fin de evitar el contacto visual y químico del ajolote con la tilapia mientras se aclimataban al tanque experimental. La placa negra se removió al iniciar las grabaciones.

Los ajolotes fueron expuestos a estímulos provenientes del depredador a través de estímulos visuales, químicos y de la combinación de ambos, así como a la ausencia de estímulos provenientes del depredador.

La conducta de los animales en ausencia de estímulos provenientes del depredador (control) se estimó utilizando una barrera opaca sin orificios para evitar el paso de agua, y la visibilidad al compartimiento del depredador (Fig. 3A). El efecto del estímulo químico del depredador se evaluó utilizando una barrera opaca con orificios para evitar contacto visual con el depredador pero permitir el paso del agua con señales químicas procedentes de éste (Fig. 3B). La respuesta de los ajolotes al estímulo visual se evaluó utilizando una barrera de acrílico transparente (sin perforaciones), que permitía el contacto visual con el depredador pero impedía el paso del agua y con ello cualquier señal química del depredador (Fig. 3C). La respuesta de los anfibios a la percepción químico/visual se realizó utilizando una

barrera transparente con orificios para permitir el paso del agua y permitir la visibilidad al compartimiento de la tilapia (Fig. 3D).

De esta manera, los ajolotes fueron expuestos a estímulos provenientes del depredador (visuales, químicos y en combinación), así como la ausencia de tales estímulos. Las variables de respuesta evaluadas en el ajolote son: la distancia recorrida (cm) por los ajolotes en el tanque (actividad), el número de veces que ocupan el refugio y el tiempo (min) que pasan dentro del mismo. Así como el número de artemias consumidas por los ajolotes (alimentación).

Se evaluó la conducta de los animales ante cada uno de los estímulos anteriormente mencionados de manera secuencial (con diferencia de una semana). Con el fin de minimizar en las evaluaciones el efecto del orden y del probable aprendizaje de los organismos, se conformaron cuatro grupos experimentales diferentes (n=3) variando la secuencia de exposición a los estímulos (Tabla 1).

Tabla 1. Grupos experimentales en los cuáles se varió la secuencia de la vía de exposición.

GRUPO EXPERIMENTAL	ORDEN DE LOS TRATAMIENTOS
1	Control- Visual- Químico- Químico/Visual
2	Visual- Químico- Control- Químico/Visual
3	Químico/Visual-Químico- Visual- Control
4	Químico- Químico/Visual- Control -Visual

4.4 Fase experimental

Los ajolotes se colocaron en el compartimiento del tanque experimental asignado cinco horas antes de iniciar el experimento para aclimatarlos al tanque experimental (a las 14:00); la tilapia se colocó dos minutos antes del inicio del experimento (a las 18:58) en el compartimiento experimental. El experimento se inició a las 19:00. Al inicio se levantó la placa negra que evitaba cualquier tipo de contacto entre el ajolote y la tilapia dejando la barrera asignada para cada uno de los tratamientos anteriormente descritos. Durante el primer minuto del experimento se colocaron 20 adultos de *Artemia salina* en el compartimiento del ajolote (Fig. 3A-D).

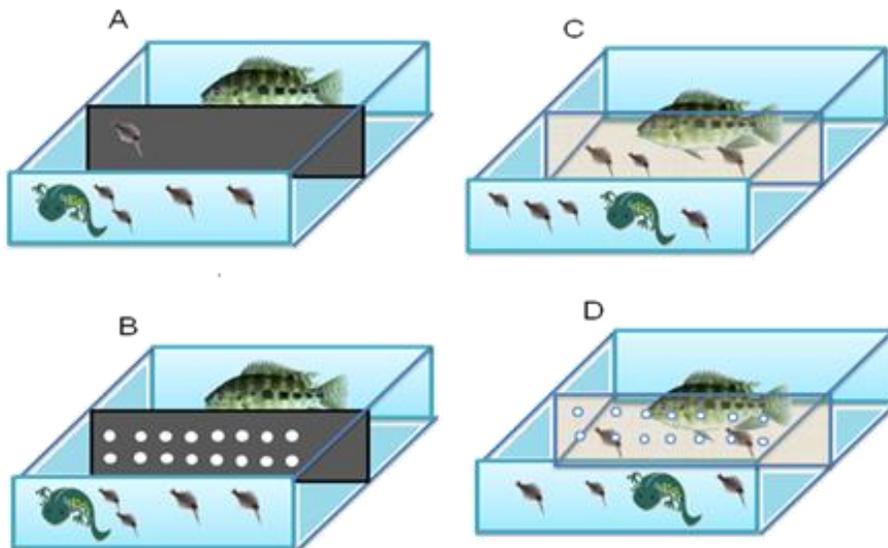


Fig. 3. Tanques experimentales que muestran las diferentes barreras utilizadas en los cuatro tratamientos: A) barrera oscura sin perforaciones que evita el contacto visual y químico con los depredadores; B) barrera oscura con perforaciones que permite el contacto químico y evita el contacto visual; C) barrera transparente sin perforaciones que permite el contacto visual y evita el contacto químico; D) barrera transparente con perforaciones que permite el contacto visual y químico. En el compartimiento frontal al ajolote se muestran las artemias y en el compartimiento posterior del tanque se muestra a la tilapia.

Los experimentos se realizaron en el cuarto húmedo del Laboratorio de Ecofisiología de la Facultad de Ciencias, UNAM. Los experimentos se llevaron a cabo en un área libre de factores externos como la luz, el ruido y el movimiento. El experimento se filmó con dos cámaras digitales (marca GANZ, 2.8-12mm DC Auto Iris; modelo CLH-401) de las 19:00 a las 22:00 hrs. Durante las grabaciones se utilizó un foco de luz roja para permitir la visibilidad en los videos sin afectar la conducta de los ajolotes. Los videos se guardaron y almacenaron en una videograbadora de larga duración que permitió registrar la conducta de los animales por 3 horas consecutivas.

4.5 Análisis de los videos

Los videos se analizaron posteriormente en la computadora utilizando el programa Back-up Cd player 1.4 (Argus). El registro de la actividad de cada uno de los animales se analizó dividiendo ésta en periodos para facilitar el registro de la actividad de los ajolotes durante las tres horas del experimento. En el primer período se registró la actividad de los ajolotes durante los primeros 3 minutos continuos del contacto con la tilapia (19:00 a 19:03). En el segundo período se analizó para cada organismo tres minutos de la segunda hora del experimento (20:30 a 20:33). En el tercer período se analizaron 3 minutos de la tercera hora (21:30 a 21:33; Fig. 4).

La actividad de los animales se evaluó a través de la distancia recorrida en cada uno de los períodos anteriormente mencionados. Las trayectorias de los ajolotes se trazaron con un plumón sobre un acetato que era colocado directamente sobre el monitor en el que se visualizaba el video. Posteriormente, las líneas de los recorridos de los ajolotes se analizaron con el programa Image J Launcher (versión 1.4.3.67) con el fin de determinar la distancia recorrida (cm) por cada uno de los ajolotes en un periodo de tres minutos.

Asimismo, se registró el número de intentos de captura (Ci). Los cuales se describen como el número de veces que los ajolotes abren el hocico estando una Artemia próxima a éstos (2 cm), así como las capturas exitosas de artemias (Ce) definidas como la ingesta de la presa. La eficiencia de captura se calculó como:

$$\text{Eficiencia de captura (\%)} = (Ce / Ci) 100$$

También, se registró el número de veces que los organismos utilizaron el refugio y el tiempo de permanencia dentro del mismo durante las tres horas del experimento (Fig. 4).

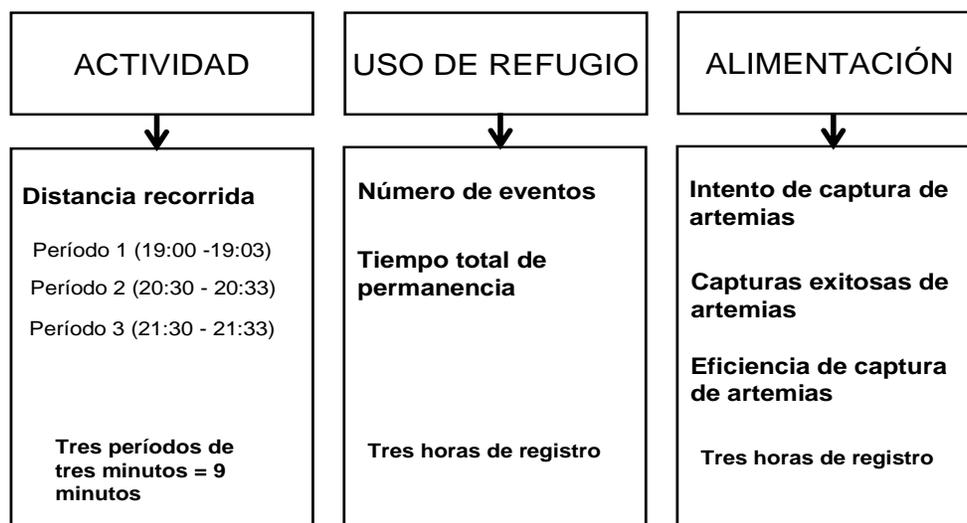


Fig. 4. Respuestas conductuales evaluadas y estimadas a partir de los datos conductuales. Se presentan los tiempos de registro.

4.6 Análisis Estadístico

Las pruebas estadísticas utilizadas para el análisis de los resultados se realizaron con el programa Statistica (versión 7.0). Se graficó la dispersión de cada respuesta en los cuatro tratamientos y se eliminaron los casos donde los organismos no mostraron ningún tipo de respuesta. La respuesta de los animales ante las diferentes señales del depredador y el posible efecto del orden de la exposición a éstas se analizó a través de Análisis de Varianza de Medias Repetidas (ANOVA-MR) en cada una de las respuestas evaluadas. Se realizó la prueba de esfericidad (Mauchley) y el análisis de varianzas (prueba de Bartlett) para asegurar que los supuestos del ANOVA-MR no fueran violados (Zar, 2010).

Una vez que se determinó que el orden en el que se expusieron los ajolotes a las señales provenientes del depredador, cabe mencionar que en ningún caso influyó en la respuesta de los animales, los datos se analizaron a través de un análisis de varianza de una vía (ANOVA). Este análisis permitió comparar la respuesta de los ajolotes a diferentes vías de exposición al depredador (factor) sobre las variables de respuesta: la distancia recorrida en cada período, el número de eventos de uso de refugio, el tiempo en el refugio e intentos de capturas y capturas exitosas de *Artemia salina*. Se utilizó la prueba de Tuckey para saber si existían diferencias significativas entre las distintas vías de exposición al depredador en cada respuesta evaluada ($p < 0.05$).

5. RESULTADOS

El orden de las vías de exposición al depredador no modificó ninguna de las respuestas conductuales de los organismos de acuerdo al RM-ANOVA. En todos los casos se cumplió el supuesto de esfericidad y las varianzas fueron homogéneas (Tabla 2). Por lo anterior, se eliminó la variable orden y posteriormente los datos fueron analizados a través de un ANOVA de una vía.

5.1 Distancia recorrida por los ajolotes

La actividad de los ajolotes en la primera y en la segunda hora de observación no fue distinta en los diferentes tipos de exposición al depredador. Sin embargo, la actividad de los ajolotes expuestos a los estímulos combinados (química y visualmente) al depredador en la tercera hora fue 2.3 veces menor que la distancia recorrida por los organismos del grupo control ($p=0.04$); mientras que la actividad de los ajolotes expuestos al estímulo visual fue similar a la distancia recorrida por los organismos expuestos al estímulo químico ($p > 0.05$; Fig. 5) y al grupo control, así como a la distancia recorrida por los ajolotes en los estímulos combinados.

Tabla 2. Parámetros estadísticos de la prueba de esfericidad de Maunchley, de la prueba de homogeneidad de varianzas de Bartlett y del ANOVA de medias repetidas.

Respuesta	Maunchley			Bartlett		RM-ANOVA Efecto orden		
	W	χ^2	P	χ^2	P	gl	F	P
Distancia recorrida Período 1	0.03	9.39	0.09	10.04	0.02	3	1.06	0.46
Distancia recorrida Período 2	0.80	1.06	0.96	1.51	0.68	3	0.83	0.53
Distancia recorrida Período 3	0.50	3.97	0.55	3.49	0.32	3	0.65	0.61
Número de veces uso de refugio	0.03	20.05	<0.01	43.35	< 0.01	3	0.85	0.53
Tiempo total en el refugio	<0.01	36.80	<0.01	56.97	<0.01	3	0.85	0.53
Intentos de captura de artemia	0.28	4.80	0.44	3.15	0.37	3	2.33	0.19
Eficiencia de captura de artemias	0.42	4.94	0.42	4.11	0.25	3	0.45	0.73

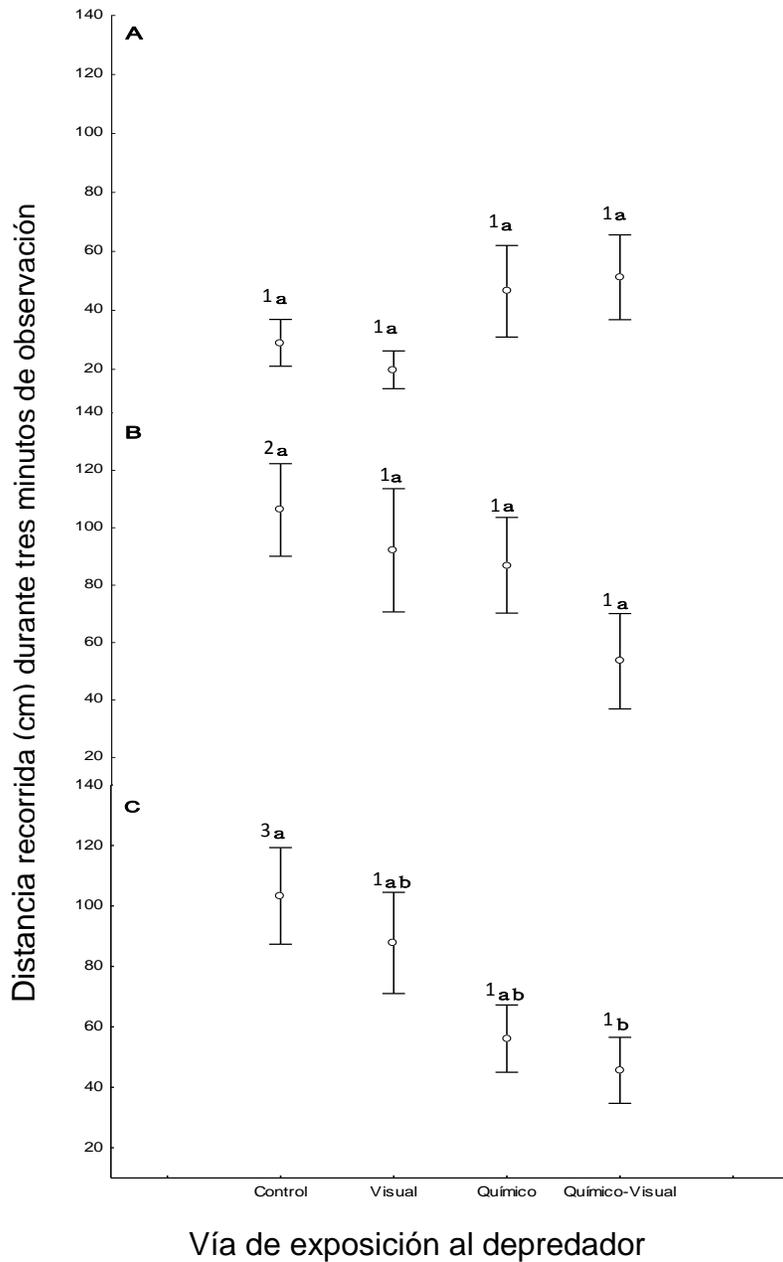


Fig. 5. Actividad de los ajolotes (3 min) en los diferentes tipos de señales. A) primera hora; B) segunda hora; C) tercera hora. Se muestra los valores de la media y el error estándar asociado. Letras diferentes muestran diferencias significativas en la respuesta de los animales en las diferentes vías de exposición al depredador ($p < 0.05$). Los números indican diferencias entre el tiempo.

5.2 Frecuencia y tiempo de uso del refugio por los ajolotes

Los organismos expuestos al depredador a través de un estímulo químico utilizaron 9.7 veces más el refugio que los organismos en el grupo control, y 4.4 veces más que los organismos expuestos a la vía visual. No se observaron diferencias en el uso de refugio entre los animales expuestos al grupo control y los expuestos visualmente al depredador ($P > 0.05$). Los ajolotes expuestos vía química al depredador permanecieron dentro del refugio mayor tiempo que los del grupo control y los expuestos visualmente a la tilapia ($p < 0.01$), con un promedio de 13 minutos por encima del estimado en las otras vías de exposición al depredador. No se observaron diferencias en el tiempo de uso del refugio entre los animales expuestos al depredador vía química y química-visual ($p > 0.05$); el tiempo de uso del refugio fue similar entre los animales control y los expuestos vía visual ($p > 0.05$; Fig. 6).

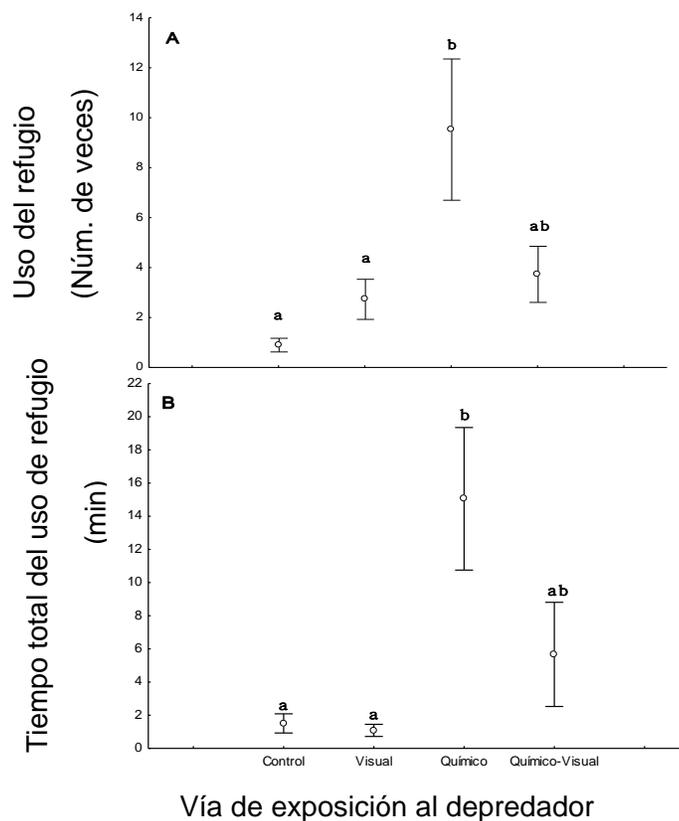


Fig. 6. Uso del refugio por los ajolotes expuestos al depredador A) Frecuencia del uso del refugio durante tres horas B) Tiempo total del uso del refugio por los ajolotes en tres horas. Se muestra los valores de la media y el error estándar asociado. Letras diferentes muestran diferencias significativas ($p < 0.05$).

5.3 Intento y eficiencia de captura de *Artemia salina* por los ajolotes

Los intentos de captura de *A. salina* por los ajolotes fueron similares en los diferentes tipos de exposición al depredador ($F_{(3,41)} = 0.76$, $p = 0.52$; Fig. 7A). Sin embargo, la eficiencia de captura de artemias varía entre los diferentes tipos de exposición al depredador ($F_{(3, 43)} = 15.17$, $p < 0.001$; Fig. 7B). La eficiencia de captura de *A. salina* fue similar entre los animales del grupo control y los expuestos al depredador vía visual ($p > 0.05$). En contraste, la eficiencia de captura de los organismos expuestos a la vía química y a la vía química/visual fue 20% menor que la eficiencia de captura del grupo control ($p < 0.01$; Fig. 7B).

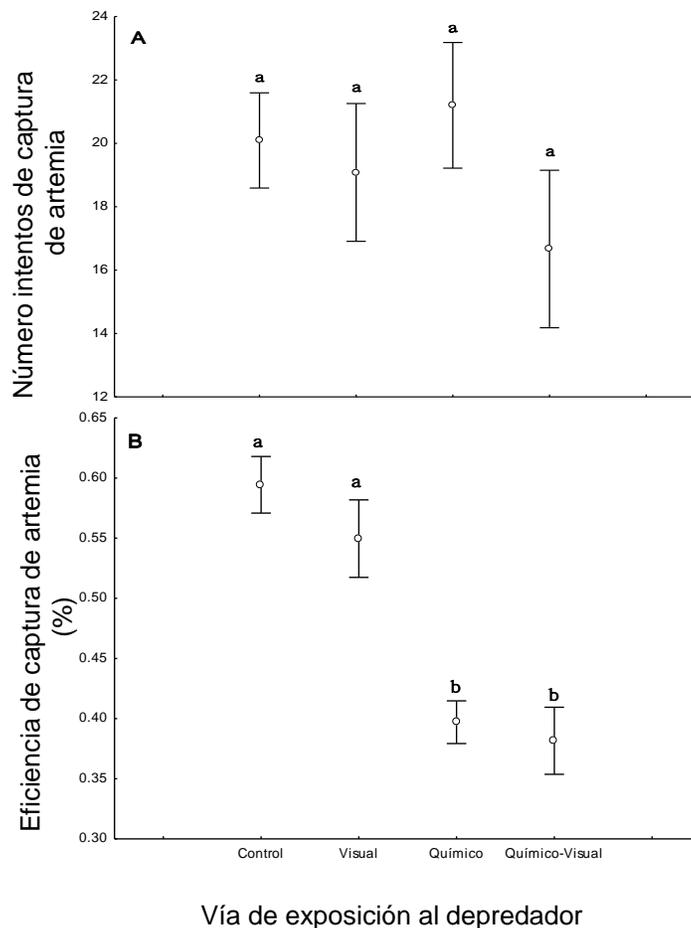


Fig. 7. Intentos (A) y eficiencia de captura (B) de *A. salina* por los ajolotes expuestos a diferentes vías de exposición al depredador. Se muestra los valores de la media y el error estándar. Letras diferentes muestran diferencias significativas ($P < 0.05$).

6. DISCUSIÓN

Las señales químicas son utilizadas por una gran cantidad de organismos acuáticos, siendo en muchos casos utilizadas como un indicador de riesgo de depredación (Wisenden, 2003; Wisenden y Chivers, 2006). La vía sensorial a través de la cual los animales detectan a los depredadores puede evaluarse a través de diferentes respuestas conductuales desplegadas por las presas potenciales.

Entre estas señales se destacan los cambios en la actividad, la frecuencia en el uso de refugios y su eficiencia o desempeño en la conducción de actividades importantes para su adecuación, como la alimentación y la reproducción (Dill, 1987; Lima y Dill, 1990; Sih *et al.*, 1994). En este estudio, la respuesta de los ajolotes ante el riesgo de depredación se evaluó a través de la evaluación de cambios conductuales como respuesta a señales visuales y químicas detectadas por los ajolotes.

Como en muchos organismos, la actividad de los ajolotes mostró cambios diurnos. Los experimentos realizados para conocer el ritmo de actividad de los ajolotes mostraron que la actividad se incrementa alrededor de las 19:00, alcanzando sus máximos niveles a las 22:00. La actividad de los ajolotes no expuestos al depredador (grupo control) aumentó de la primera a la tercera hora; sin embargo, la actividad de los organismos expuestos a señales químicas y visuales provenientes de la tilapia se mantiene similar durante las tres horas de observación. El incremento de la actividad de los animales en el grupo control en función del tiempo se asocia con los periodos de actividad nocturna del ajolote, tal como muestran los experimentos preliminares y la literatura donde se señala que las salamandras son más activos en la noche (Wells, 2007), y el trabajo realizado con *Ambystoma mexicanum* en el cual se encontraron ritmos de actividad nocturna (Robles, 2011). Un ejemplo se observa en los tritones ó salamandras (*Cynops pyrrhogaster*), los cuales son estrictamente nocturnos en el campo (Naruse y Oishi, 1996), así como en el experimento realizado por Koyama (2009)

que revela a partir de la estimación directa de la actividad y de la concentración del neuroesteroide 7 α -hidroxipregnenolona (activador de la actividad locomotora) en el cerebro, que estas salamandras son más activas de noche (fase oscura). Un ejemplo similar se observa en la rana *Xenopus laevis*, la cual presenta una actividad estrictamente nocturna (Oishi *et al.*, 2011). Por otro lado, la actividad de las salamandras *Triturus vulgaris* y *T. cristatus* presenta un ritmo de actividad bimodal que se modifica en condiciones naturales por la iluminación y la temperatura (Griffith, 1985).

En contraste con el incremento paulatino de la actividad conforme va obscureciendo (crepúsculo) en los ajolotes no expuestos al depredador (control) y el reportado para varios anfibios (Naruse y Oishi, 1996; Pough, 2007; Koyama *et al.*, 2009; Gómez *et al.*, 2009; Baugh y Ryan, 2010; Oishi *et al.*, 2011), los ajolotes expuestos a las señales provenientes del depredador no incrementaron su actividad en el tiempo. Es decir, el incremento esperado de la actividad de los ajolotes en el tiempo no se observó en los animales expuestos a las señales químicas, visuales y combinadas (químico-visual) al depredador; siendo esta respuesta indicadora de un decremento relativo de la actividad. Esto concuerda con la información generada para anfibios, misma que señala que la principal respuesta antidepredatoria es la disminución de la actividad locomotora (Woodward, 1983; Lawler, 1989; Semlitsch y Reyer, 1992; Wisenden *et al.*, 2008).

La actividad de los ajolotes después de ser expuestos por tres horas química y visualmente al depredador fue 55% menor respecto a la de los animales no expuestos a señales provenientes de la tilapia (grupo control). Ésta disminución de la actividad o la falta de incremento en su actividad motora, es evidencia de una respuesta conductual antidepredatoria lo que demuestra que los ajolotes expuestos al depredador fueron sensibles a la presencia del mismo. Nuestros resultados concuerdan con los generados por Laurila *et al.*, (1997) para renacuajos de *Rana temporaria*, los cuales al detectar al depredador libélula (*Aeshna juncea*) a través de una señal química disminuyen su actividad y

permanecen alejados de la libélula. La misma respuesta conductual antidepredatoria se observó en el experimento realizado por Belden *et al.*, (2000) en el sapo *Bufo boreas* el cual disminuye su actividad al percibir químicamente a la culebra *Thamnophis sirtalis concinnus*.

Los resultados muestran una tendencia de la actividad a disminuir cuando el estímulo es visual, químico y químico-visual, en ese orden (ver Fig. 5C); siendo únicamente esta última condición la que difiere significativamente del grupo no expuesto al depredador. En algunos casos, la detección de los depredadores por las presas y la respuesta a éstos es claramente potenciada o aumentada por la combinación de diferentes señales ó estímulos de los cuales los organismos pueden obtener diferente tipo de información. En este caso, la actividad de los ajolotes expuestos visual o químicamente al depredador tendió a ser menor (sin ser diferente estadísticamente) que la actividad del grupo de ajolotes no expuesto al depredador; sin embargo, las señales químicas y visuales combinadas disminuyeron la actividad de los ajolotes significativamente. La exposición a señales combinadas puede potenciar la respuesta de las presas a los depredadores. Por ejemplo, la sensibilidad a señales táctiles de las ranas *R. lessonae* y *R. esculenta* expuestas a un pez depredador (*Esox lucius*) por sí sola no afecta la respuesta de la presa; sin embargo, al presentarse en combinación con las señales químicas, éstas inducen una disminución de la actividad de las ranas. Esto sugiere que las señales combinadas pueden potenciar o modificar la respuesta de las presas, lo cual puede explicarse debido a que en conjunto las señales pueden incrementar el estímulo general o bien brindar diferente tipo de información referente a los depredadores. Las señales táctiles pueden proporcionar información más confiable acerca de la orientación y la distancia a la que se encuentra el depredador, información que es más difícil de obtener a través de las señales químicas (Stauffer y Semlitsch, 1993). Algo similar podría suceder con las señales químicas y las visuales. Los resultados del experimento muestran que las vías de detección evaluadas por separado no afectan a la actividad del ajolote; sin embargo, al combinar las señales químicas y visuales, la actividad de

los animales disminuye de manera considerable. Esto puede deberse a que la percepción de varias señales generen un estímulo más fuerte (Stauffer y Semlitsch, 1993) y como consecuencia se produzca una respuesta en el ajolote.

Por otra parte, la disminución de forrajeo es reconocida como otra de las respuestas antidepredatorias de los organismos, siendo que esta estrategia incrementa la probabilidad de sobrevivencia de los animales (Skelly y Werner, 1990; Skelly, 1992; Peckarsky *et al.*, 1993). El número de intentos de captura de artemia por los ajolotes fue similar en todos los grupos experimentales; sin embargo, la eficiencia de captura de artemia por los ajolotes expuestos a las señales químicas del depredador y químicas/visuales combinadas disminuye en comparación con la eficiencia de los animales no expuestos al depredador y los expuestos visualmente a éste. En otras palabras, los organismos en ausencia del depredador y los expuestos visualmente a éste son más eficientes en la captura de artemias que los que percibieron a la tilapia química y química/visualmente. Lo anterior muestra una vez más que los ajolotes responden con mayor intensidad a señales químicas que a señales visuales provenientes del depredador.

La disminución de la actividad de forrajeo como respuesta a la presencia de depredadores también ha sido reportada en el caso particular de las larvas de *Rana aurora*, las cuales disminuyen su actividad y el forrajeo en presencia del depredador *Taricha granulosa*, generando como consecuencia la disminución de su tasa de crecimiento (Wilson y Lefcort, 1993). De igual forma, la tasa de crecimiento de larvas de rana *Hyla versicolor* disminuye 54% en presencia de un depredador salamandra tigre (*Ambystoma tigrinum*) debido a que su forrajeo disminuye (Skelly, 1992). La obtención de energía es uno de los factores más importantes para el éxito de las poblaciones naturales (Sibly y Calow, 1987; Alcaraz, 2005). La secuencia de forrajeo incluye búsqueda, detección, reconocimiento, acercamiento, ataque, persecución, manejo e ingestión de la presa (Grippio y Heath, 2003), siendo que cualquier alteración en esta secuencia puede disminuir la obtención de energía y con ello la adecuación (Bryan-Michael

et al., 1995; Alcaraz, 2005). La disminución en la alimentación y en la eficiencia de captura de artemias por los ajolotes en presencia del depredador debe resultar en consecuencias importantes para la población. Por un lado, la alimentación es un aspecto clave en los organismos, donde un decremento de la energía adquirida puede restringir las actividades diarias, tanto conductuales, como fisiológicas de los animales (Sibly y Calow, 1987; Skelly y Werner, 1990). La disminución de la tasa de crecimiento sería una consecuencia directa de la disminución de la alimentación de los ajolotes, lo cual a su vez tiene costos de sobrevivencia dado que los animales más pequeños corren mayor riesgo de ser depredados (Dugatkin y FitzGerald, 1997; Lawrence y Poulter, 2001). Un costo adicional asociado a la disminución de la capacidad de obtención de alimento en los ajolotes podría estar relacionado con un incremento en la susceptibilidad a patógenos y a los contaminantes químicos (Kasumyan, 2001; Grippo y Heath, 2003). La habilidad de adquisición de alimento es un eje central en la adecuación de los individuos, siendo esta respuesta reconocida como uno de los principales bioindicadores conductuales de relevancia ecológica (Weis *et al.*, 2001, 2003). Cualquiera de las razones anteriores podría ser un factor importante que ayude a explicar a la disminución poblacional del ajolote. Los organismos no expuestos al depredador y aquéllos expuestos a la vía visual son más eficientes en la captura de alimento respecto a los ajolotes expuestos a señales químicas y químicas/visuales provenientes de la tilapia. Lo anterior reafirma que los ajolotes responden con mayor intensidad a una señal química del depredador que a una señal visual. Adicionalmente, los organismos expuestos químico/visualmente al depredador fueron menos eficientes que aquéllos expuestos a la vía química aislada.

Usualmente, los organismos que no poseen estructuras morfológicas o repelentes químicos para evitar ser depredados han desarrollado el uso de refugios como una estrategia antidepredatoria ya que minimiza el acceso de los depredadores (Morin, 1986; Lawler, 1989; Petranka *et al.*, 1989). Los resultados de este trabajo señalan que los ajolotes expuestos a la vía química con el depredador utilizan con mayor frecuencia el refugio y permanecen más tiempo

dentro del mismo comparándolos con los organismos expuestos a la vía visual con el depredador y con el grupo control. Nuestros resultados concuerdan con los estudios realizados en la rana *R. lessonae* la cual ocupa con mayor frecuencia un refugio cuando se ve expuestas a señales químico/táctiles provenientes del pez depredador *Esox lucius* (Stauffer y Semlitsch, 1993). Asimismo, nuestros resultados son similares a los reportados para los renacuajos de *Hyla chrysoscelis* expuestos a la señal química del pez depredador *Lepomis cyanellus*, donde los organismos permanecen más tiempo en los refugios que los organismos colocados en un medio sin señales provenientes de depredadores (Petranka *et al.*, 1987). De esta manera, la literatura apoya los resultados de nuestro estudio que indica que las larvas de anfibios utilizan las señales químicas para detectar a los depredadores y responden a éstas a través de utilizar refugios para reducir el riesgo de depredación por peces. En la zona lacustre de Xochimilco, los refugios están constituidos en gran parte por macrofitas, como el lirio (*Eichhornia crassipes*) y la elodea (*Egeria densa*), cuya estructura les brinda resguardo (Marín, 2007).

Los resultados de este estudio destacan la importancia de las señales químicas como mecanismo de detección de depredadores en *A. mexicanum*. En términos estructurales y funcionales, los ajolotes poseen un sistema quimiorreceptor especializado. Estos organismos presentan en la cavidad nasal un sistema olfatorio y un sistema vomeronasal. El primero es utilizado para detectar a las presas en el forrajeo; mientras que el sistema vomeronasal es un órgano auxiliar del sentido del olfato el cual tiene neuronas sensoriales que permiten detectar distintos compuestos químicos. Ambos sistemas son utilizados por los ajolotes para detectar feromonas ó aleloquímicos (Eisthen *et al.*, 1994; Toyoda *et al.*, 1999; Sam *et al.*, 2001; Placyk y Graves, 2002; Park y Propper, 2002). Estas adaptaciones quimiosensoriales soportan los resultados obtenidos en este trabajo que muestra la importancia de las señales químicas, que podrían ser la principal vía de detección de depredadores por los ajolotes.

El canal de Xochimilco es un hábitat donde la presencia de sedimentos y materia orgánica suspendida, así como la vegetación y el fitoplancton dificulta la detección visual de los depredadores. Bajo estas circunstancias, donde el ambiente restringe el uso eficaz de sistemas sensoriales como el visual, la capacidad de detección química es esencial para los organismos (Madison, 1977; Stoddart, 1980). Sin embargo, los niveles de contaminación en los canales de Xochimilco podrían interferir con la eficiencia de detección de depredadores por estos anfibios. La presencia de tóxicos en el medio, tales como metales pesados, petróleo, pesticidas y otros, puede alterar los mecanismos de percepción de depredadores de algunos animales (Kasumyan, 2001). Así, considerando la importancia de la detección química de los depredadores, es importante destacar el riesgo que sufre esta especie en éste hábitat que se encuentra extremadamente contaminado. Bajo este contexto, las condiciones ambientales en las que habitan los ajolotes podrían reducir la habilidad de estos para detectar a sus depredadores. De esta manera, el efecto de la mezcla de los contaminantes en el agua y su interferencia con las señales producidas por la tilapia puede resultar en consecuencias importantes para las poblaciones de esta especie.

Los ajolotes representan una especie en peligro de extinción, amenazada por la presencia de especies introducidas y la contaminación de los canales de Xochimilco. En particular, la tilapia (*Oreochromis niloticus*) es una especie introducida reconocida como uno de los principales factores causantes del declive de la población del ajolote en la zona lacustre de Xochimilco (Zambrano *et al.*, 2010), por un lado, debido a que los hábitos alimenticios de la tilapia reducen los recursos disponibles para las poblaciones de los ajolotes y porque es un depredador de esta especie (Zambrano *et al.*, 2010). Bajo este último contexto, la capacidad de detección de depredadores y la respuesta antidepredatoria de los mismos es fundamental para los ajolotes, más aun considerando que hasta donde se sabe los peces son los únicos depredadores acuáticos capaces de eliminar poblaciones enteras de renacuajos (Heyer *et al.*, 1975).

Los anfibios acuáticos coexisten naturalmente con sus depredadores, generalmente los detectan y responden adaptativamente a éstos (Hirvonen *et al.*, 2007), de manera que las presas han evolucionado mecanismos de defensa que les permiten coexistir con los depredadores (Kruse y Francis, 1977). En algunos casos los organismos pueden detectar y responder a los depredadores introducidos, como es el caso de los sapos de la especie *Bufo* (Diamond y Case, 1986). Otro ejemplo es de los cangrejos *Astacus astacus* y *Pacifastacus leniusculus* los cuales son capaces de detectar y responder al depredador no natural, sugiriendo que las respuestas de los cangrejos son innatas (Hirvonen *et al.*, 2007). En algunos casos, los mecanismos de defensa que son efectivos contra los depredadores nativos, no funcionan contra los depredadores exóticos. Por ejemplo, los peces *Snyderichthys copei* y *Richardsonius balteatus* detectan a un pez depredador introducido y aunque responden a él, particularmente su respuesta de escape parece ser inadecuada para enfrentar la presión de depredación (Nannini y Belk, 2006). Es decir, algunas especies no responden a los depredadores introducidos (Griffiths, 1998), mientras que otras son capaces de detectar y responder a éstos, aún cuando no han tenido una experiencia previa a un depredador específico (Diamond y Case, 1986; Hirvonen *et al.*, 2007). En el caso de los ajolotes los resultados muestran que son capaces de detectar y responder a la tilapia aún cuando no es un depredador nativo.

En resumen, los resultados muestran que la quimiorrecepción es el mecanismo más importante a través del cual los ajolotes detectan a sus depredadores; sin embargo, la interacción de señales químicas y visuales complementan la información que los animales pueden adquirir respecto al riesgo de depredación. Los ajolotes muestran respuestas antidepredatorias ante la presencia de las tilapias, tales como la disminución o el no incremento de su actividad locomotora y el uso de refugios. Sin embargo, si bien estas conductas pueden incrementar su probabilidad de sobrevivencia en presencia de estos depredadores, algunas de estas pueden tener consecuencias importantes sobre otros aspectos ligados a su adecuación. Es de esperarse que la disminución de la

eficiencia de alimentación de los ajolotes disminuya su estado de salud, su capacidad funcional y el potencial de desplegar ciertas conductas energéticamente costosas, resultando en costos importantes de adecuación. Adicionalmente, *Ambystoma mexicanum* es una especie que habita en un ambiente caracterizado por un severo deterioro ambiental, donde se ve expuesta a una diversidad de contaminantes y a la presencia de competidores y depredadores introducidos que impactan directa e indirectamente en su condición poblacional. El ajolote *A. mexicanum* es una especie en peligro de extinción endémico de la cuenca de México cuya biología requiere ser estudiada de manera seria y profunda para poder establecer un plan de conservación. Este trabajo contribuye a conocer la biología de esta especie tan importante desde la perspectiva biológica, cultural e histórica de nuestro país.

7. CONCLUSIONES

- ✓ *Ambystoma mexicanum* disminuye o no incrementa su actividad cuando detecta a la tilapia química- visualmente, después de las dos horas de exposición al depredador.
- ✓ Los ajolotes no modifican su actividad ni el uso de refugios cuando están expuestos visualmente a la tilapia.
- ✓ *A. mexicanum* usa más veces el refugio y permanece más tiempo dentro del mismo cuando detecta al depredador químicamente.
- ✓ Se determinó que la eficiencia de captura de alimento por *A. mexicanum* se ve disminuida por la presencia de la tilapia, independientemente de la vía de exposición al depredador. Sin embargo, la menor eficiencia de captura de Artemia se observó en los animales expuestos a las dos vías combinadas.
- ✓ El ajolote detecta la presencia de la tilapia principalmente por medio de las señales químicas producidas por la misma.
- ✓ Las dos vías combinadas (química-visualmente) le confieren mayor información de detección de la tilapia.

REFERENCIAS

- Abjornsson, K., Dahi, J., Nystrom, P., Bronmark, C. 2000. Influence of predator and dietary chemical cues on the behaviour and shredding efficiency of *Gammarus pulex*. *Aquatic Ecology*, 34(4): 379-387.
- Alcaraz, G. 2005. Stress: a view through the energy budget balance. *Trends in Comparative Biochemistry and Physiology*, 11:17-26.
- Amo, L., López, P., Martín, J. 2004. Wall lizards combine chemical and visual cues of ambush snake predators to avoid overestimating risk inside refuges. *Animal Behaviour*, 67: 647-653.
- Amo, L., López, P., Martín, J. 2006. Can Wall Lizards Combine Chemical and Visual Cues to Discriminate Predatory from Non-Predatory Snakes Inside Refuges? *Ethology*, 112(5): 478-484.
- Armstrong, J., Malacinski, G., Duhon, S. 1989. *Developmental biology of the Axolotl*. Oxford University Press, 320 pp.
- Baugh, A., Ryan, M. 2010. Ambient light alters temporal-updating behaviour during mate choice in a Neotropical frog. *Canadian Journal of Zoology*, 88: 448-453.
- Belden, L. K., Wildy, E. L., Hatch, A. C., Blaustein, A. R. 2000. Juvenile western toads, *Bufo boreas*, avoid chemical cues from snakes fed juvenile, but not larval, conspecifics. *Animal Behaviour*, 59(4):871-875.
- Bierbach, D., Schulte, M., Herrmann, N., Tobler, M., Stadler, S., Jung, C., Kunkel, B., Riesch, R., Klaus, S., Ziege, M., Indy, J., Rodríguez, L., Plath, M. 2011. Predator-induced changes of female mating preferences: innate and experiential effects. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1): 190.
- Bojórquez, C. L. 1994. Investigación de la calidad del agua de los canales de Xochimilco con el proyecto de Rescate Ecológico. UAM- Xochimilco. México, D.F.
- Brandon, R. A. 1989. Natural history of the axolotl and its relationship to other Ambystomatid salamanders. En: Armstrong, J. B., Malacinski, G. M. (Eds). *Developmental Biology of the Axolotl*. Oxford University Press, London, 13-21pp.

- Brown, G. E. 2003. Learning about danger: chemical alarm cues and local risk assessment in prey fishes. *Fish and Fisheries*, 4: 227-234.
- Brown, G. E., Godin, J. G., Pedersen, J. 1999. Fin flicking behaviour: a visual anti-predator alarm signal in a characin fish (*Hemigrammus erythrozonus*). *Animal Behaviour*, 59:469-476.
- Brown, G. E., Golub, J. L. 2001. Attack cone avoidance during predator inspection visits by wild finescale dace (*Phoxinus neogaeus*): the effects of predator diet. *Journal of chemical ecology*, 27: 1657-1666.
- Brown, G. E., Magnavacca, G. 2003. Predator Inspection Behaviour in a Characin Fish: an Interaction between Chemical and Visual Information?. *Ethology*, 750: 739-750.
- Brown, G. E., Paige, A., Godin, J. 2000. Chemically mediated predator inspection behaviour in the absence of predator visual cues by characin fish. *Animal Behaviour*, 60: 315-321.
- Brown, G., Chivers, D. 2005. Learning as an adaptive response to predation. In: Barbosa P, Castellanos I (eds) *Ecology of predator/ prey interactions*. Oxford University Press, Oxford, 34-54pp.
- Bryan-Michael, D., Atchison, G. J., Sandheinrich, M. B. 1995. Effects of Cadmium on the Foraging Behaviour and growth of juvenile Bluegill, *Lepomis macrochirus*. *Can. J. Fish. Aquatic Science*, 52(8):1630-1638.
- Castejón, O., Porras, L. D., Band, C. 1994. Cultivo de alimento vivo para la acuicultura. Puerto Ángel, Oaxaca, México. UMAR, 118pp.
- Chase, J. M., Abrams, P. A., Grover, J. P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R. D., Richards, S. A., Nisbet, R. M., Case, T. J. 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters*, 5(2): 302-315.
- Chivers, D. P., Mirza, R. S., Bryer, P. J., Kiesecker, J. M. 2001. Threat-sensitive predator avoidance by slimy sculpins: understanding the importance of visual versus chemical information. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 867-873.

- Chivers, D. P., Smith, R. J. 1998. Chemical alarm signaling in aquatic predator/prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience*, 5: 338-352.
- Chivers, D. P., Wildy, E. L., Kiesecker, J. M., Blaustein, A. R. 2001. Avoidance response of juvenile pacific treefrogs to chemical cues of introduced predatory bullfrogs. *Journal of Chemical Ecology*, 27:1667-1676.
- Chivers, D. P., Wisenden, B. D., Smith, R. J. 1996. Damselfly larvae learn to recognize predators from chemical cues in the predator's diet. *Animal Behaviour*, 52: 315–320.
- CITES, (Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres). Examen periódico de los apéndices de la CITES. Revisión del estatus del ajolote mexicano *Ambystoma mexicanum*. XXI Reunión del Comité de Fauna Ginebra (Suiza). 2005. AC21 Doc. 11.2.
- CITES, (Convención sobre el comercio Internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres).2008. Apéndices I, II y III en vigor a partir del 1 de Julio del 2008. Disponible en: <http://www.cites.org/esp/app/appendices.shtml>.
- Coleman, G., Rosenthal, G. 2006. Swordtail Fry Attend to Chemical and Visual Cues in Detecting Predators and Conspecifics. *Public Library of Science*, 1: e118.
- Contreras, A. V. 2006. Distribución potencial del “*Ambystoma mexicanum*” en los canales de la zona chinampera de Xochimilco. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México, D.F., 49pp.
- Cortés, O. H. A. 2010. Interacción de depredación entre el ajolote (*Ambystoma mexicanum*) y el acocil (*Cambarellus montezumae*) especies nativas de Xochimilco. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología. UNAM. México, D.F., 64pp.

- Dávalos, F. 2000. Foto de *Ambystoma mexicanum*, animales mexicanos. http://bibliotecadigital.ilce.edu.mx/sites/colibri/cuentos/ani_mex/html/sec_2.htm
- David, B., Gotthard, K. 2008. Time stress, predation risk and diurnal-nocturnal foraging trade-offs in larval prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 1655-1663.
- Diamond, J., Case, T. 1986. *Community Ecology* Harper and Row, New York, 665 pp.
- Dill, L. M. 1987. Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behaviour. *Canadian Journal of Zoology* 65: 803-811.
- Dill, L., Fraser, A. 1997. The worm re-turns: hiding behaviour of a tube-dwelling marine polychaete, *Serpula vermicularis*. *Behavioral Ecology*, 8: 186-193.
- Duellman, W., Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. New York: Mc- Graw-Hill. 670pp.
- Dugatkin, L. A., FitzGerald, G. J. 1997. *Behavioural ecology of fishes*. Godin, G. J. J. (Ed.), Oxford University. Press. 266pp.
- Eisthen, H. L., Park, D. 2005. Chemical signals and vomeronasal system function in axolotls (*Ambystoma mexicanum*). In: *Chemical signals in vertebrates 10* (Mason, R., LeMaster, M., Müller-Schwarze D. (Eds). Berlin, New York: Springer, 216–227pp.
- Eisthen, H. L., Sengelaub, D. R., Schroeder, D. M., Alberts, J. R. 1994. Anatomy and forebrain projections of the olfactory and vomeronasal organs in axolotls (*Ambystoma mexicanum*). *Brain Behaviour Evolution*, 44: 108-124.
- Fernández, A. M. A. 1986. El sistema chinampero como una alternativa para el cultivo de peces. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México, D.F., 49pp.
- Gómez, D., Richardson, C., Lengagne, T., Plenet, S., Joly, P., Léna, J., Théry, M. 2009. The role of nocturnal vision in mate choice: females prefer

conspicuous males in the European tree frog (*Hyla arborea*). Proceedings Biological sciences, The Royal Society. 276: 2351-2358.

- González, R. E. S. 2006. Evaluación in situ del efecto biológico de metales pesados en el ajolote *Ambystoma mexicanum*. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México, D. F., 91 pp.
- Grassé, P. 1978. Vertebrados. Tomo 3. Reproducción, Biología, Evolución y Sistemática. (Agnatos, Peces, Anfibios y Reptiles). Toray-Masson, S.A. Ed. Barcelona, 534 pp.
- Graue, V. 1998. Estudio genético y demográfico de la población del anfibio *Ambystoma mexicanum* (Caudata: Ambystomidae) del lago de Xochimilco. Tesis de doctorado en Oceanografía Biológica y Pesquera. UNAM. México, D.F., 108pp.
- Griffith, R. A. 1985. Diel profile of behaviour in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (L.): an analysis of environmental cues and endogenous timing. *Animal Behaviour*, 33: 573-582.
- Griffiths, R. A., Schley, L., Sharp, P., Dennis, J., Roman, A. 1998. Behavioural responses of Mallorcan midwife toad tadpoles to natural and unnatural snake predators. *Animal Behaviour*, 55:207–214.
- Grippo, M. A., Heath, A. G. 2003. The effect of mercury on the feeding behaviour of fathead minnows (*Pimephales promelas*). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 55(2):187.
- Hartman, E., Abrahams, M. 2000. Sensory compensation and the detection of predators: the interaction between chemical and visual information. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 267: 571-575.
- Helfman, G. 1989. Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpet fish interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24:47-58.
- Heyer, W. R., McDiarmid, R. W., Weigmann, D. L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, 7: 100-111.

- Hickman, C. R., Stone, M. D., Mathis, A. 2004. Priority use of chemical over visual cues for detection of predators by graybelly salamanders, *Eurycea multiplicata griseogaster*. *Herpetológica*, 60: 203–210.
- Hirvonen, H., Holopainen, S., Lempiäinen, N., Selin, M., Tulonen, J. 2007. Sniffing the trade-off: Effects of eel odours on nocturnal foraging activity of native and introduced crayfish juveniles. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 40(3):213-218.
- Hoffman, R., Larson, G., Samora, B. 2004. Responses of *Ambystoma gracile* to the removal of introduced nonnative fish from a mountain lake. *Journal of Herpetology*, 38:578-585.
- Huacúz, E. D. del C. 2004. Estado de conservación del género *Ambystoma* en Michoacán, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. *Ciencia Ergo sum*, 10(3): 304-308.
- IUCN. 2009. The World Conservation Union. Anfibios en Dramático Declive, hasta 122 Extintos desde 1980. 14 de Octubre. E.U.A.
- Jara, F., Perotti, M. 2010. Risk of predation and behavioural response in three anuran species: influence of tadpole size and predator type. *Hydrobiología*, 644(1): 313-324.
- Johnson, E. B., Bierzychudek, P., Whiteman, H. 2003. Potential of prey size and type to affect foraging asymmetries in tiger salamander (*Ambystoma tigrinum nebulosum*) larvae. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1726–1735.
- Kasumyan, A. O. 2001. Effects of Chemical Pollutants on Foraging Behaviour and Sensitivity of fish to food stimuli. *Journal of Ichthyology*, 41(1):76-87.
- Kats, L. B., Dill, L. M. 1998. The scent of death: chemo- sensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* 5, 361-394.
- Kats, L. B., Petranka, J. W., Sih, A. 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes. *Ecological Society of America*, 69 (6):1865–1870.
- Kölliker M, Chuckalovcak JP, Haynes KF, Brodie EDI. 2006. Maternal food provisioning in relation to condition–dependent offspring odours in burrower

- bugs (*Sehirus cinctus*). Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences 273: 1523-1528.
- Koyama T., Harauchi S., Vaudry H., Tsutsui K. 2009. Diurnal Changes in the synthesis of the neurosteroid 7 α - hydroxypregnenolone stimulating locomotor activity in newts. Annals of the New York Academy of Sciences, 1163: 444-447.
 - Kragl, M., Tanaka, E. M. 2009. Axolotl (*Ambystoma mexicanum*) Limb and Tail Amputation. Cold Spring Harbor Protocols (8) doi: 10.1101/pdb.prot 5267.
 - Kruse, K., Francis, M. 1977. A predation deterrent in larvae of the bullfrog, *Rana eatesbeiana*. Transactions of the American Fisheries Society, 106: 248-252.
 - Laurila, A., Kujasalo, J., Ranta E. 1997. Different antipredator behaviour in two anuran tadpoles: effects of predator diet. Behavioural Ecology and Sociobiology, 40: 329-336.
 - Lawler, S. P. 1989. Behavioural responses to predators and predation risk in four species of larval anurans. Animal Behaviour, 38: 1039-1047.
 - Lawrence, A. J., Poulter, C. 2001. Impact of copper, pentachlorophenol and benzo[a]pyrene on the swimming efficiency and embryogenesis of the amphipod *Chaetogammarus marinus* Marine Ecology Progress Series, 223: 213–223.
 - Lehtiniemi, M., Engströmöst, J., Viitasalo, M. 2005. Turbidity decreases anti-predator behaviour in pike larvae, *Esox lucius*. Environmental Biology of Fishes, 73: 1-8.
 - Lima, S. L., Dill, L. M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal Zoology, 68: 619-640.
 - Lindquist, S. B., Bachmann, M. D. 1982. The role of visual and olfactory cues in the prey catching behavior of the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. Copeia, 81-90.

- Linehan, J. E., Gregory, R. S., Schneider, D. C. 2001. Predation risk of age-0 cod (*Gadus*) relative to depth and substrate in coastal waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 263:25–44.
- Madison, D. M. 1977. Chemical communication in amphibians and reptiles. In: *Chemical signals in vertebrates*, Muller-Shwarze, D., Mozell, M. M. (Eds) New York: Plenum, 135-168pp.
- Magurran, A. E. 1989. Acquired recognition of predator odour in the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Ethology*, 82: 216-223.
- Marín, A. I. 2007. Preferencia de plantas para la ovoposición del ajolote en condiciones de laboratorio. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México, D.F., 37 pp.
- Martín, J., López, P. 1999. When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology*, 10: 487-492.
- Mathis, A., Vincent, F. 2000. Differential use of visual and chemical cues in predator recognition and threat-sensitive predator-avoidance responses by larval newts (*Notophthalmus viridescens*). *Canadian Journal of Zoology*, 78:1646–1652.
- McCarthy, T., Fisher, W. 2000. Multiple predator-avoidance behaviors of the freshwater snail *Physella heterostropha pomila*: responses vary with risk. *Freshwater Biology*, 44:387-397.
- Metcalfe, N., Fraser, N., Burns, M. 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *Journal Animal Ecology*, 68:371-381.
- Mikheev, V., Wanzenböck, J., Pasternak, A. 2006. Effects of predator-induced visual and olfactory cues on 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) foraging behaviour. *Ecology of Freshwater Fishes*, 15: 111–117.
- Mirza, R. S., Chivers, D. P. 2001. Importance of predator diet cues in responses of larval wood frogs to fish and invertebrate predators. *Journal of Chemical Ecology*, 27: 45–51.

- Morin, P. J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecological Monographs*, 53:119–138.
- Morin, P. J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator system. *Ecology*, 67: 713-720.
- Mullen, L., Bryant, S., Torok, M. Blumberg, B. Gardiner, D. 1996. Nerve dependency of regeneration: The role of Distal-less and FGF signaling in amphibian limb regeneration. *Development*, 122 (11): 3487-3497.
- Münz, H., Claas, B., Fritsch, B. 1984. Electroreceptive and mechanoreceptive units in the lateral line of the axolotl *Ambystoma mexicanum*. *Journal of Comparative Physiology A*, 154: 33-44.
- Münz, H., Class, B. 1991. Activity of lateral line efferents in the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Journal of Comparative Physiology A*, 69: 461-469.
- Murphy, K., Pitcher, T. 1997. Predator attack motivation influences the inspection behaviour of European minnows. *Journal of Fish Biology*, 50: 407-417.
- Nannini, M., Belk, M. 2006. Antipredator responses of two native stream fishes to an introduced predator. Does similarity in morphology predict similarity in behavioural response? *Ecology of Freshwater Fish*, 15(4): 453-463.
- Naruse, M., Oishi, T. 1996. Annual and daily activity rhythms of loaches in an irrigation creek and ditches around paddy fields. *Environmental Biology of Fishes*, 47: 93-99.
- Nomura, F., Do Prado, V. H. M., Da Silva, F. R., Borgues, R. E., Días, N. Y. N., Rossa-Feres, D. de C. 2011. Are you experience? Predator type and predator experience trade-offs in relation to tadpole mortality rates. *Journal of Zoology* 284: 144-150.
- Ortega, Y., Capen, D. 1999. Effects of forest roads on habitat quality for ovenbirds in a forested landscape. *American Ornithologists Union*, 116: 937–946.

- Paoletti, D., Olson, D., Blaustein, H., Andrew, R. 2011. Responses of Foothill Yellow-legged Frog (*Rana boylei*) Larvae to an Introduced Predator. *Copeia*, 1: 161-168.
- Park, D., Propper, C. 2002. The olfactory organ is activated by a repelling pheromone in the red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*, Korean Journal Biology Science, 6: 233-237.
- Parris, M., Reese, J., Elisheva, S. 2006. Antipredator behavior of chytridiomycosis infected northern leopard frog (*Rana pipiens*) tadpoles. *Canadian Journal of Zoology*, 84(1): 58-65.
- Peckarsky, B. L., Cowan, C. A., Penton, M. A., Anderson, C. 1993. Sublethal consequences of stream-dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology*, 74: 1836-1846.
- Peña, M., Gómez, M., Salgado, U., Ramírez, N. 2005. Reproductive biology of *Oreochromis niloticus* (Perciformes: Cichlidae) at Emiliano Zapata dam, Morelos, México. *Revista de Biología Tropical*, 53(3-4): 515-522.
- Peters, R. H., 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge. 329pp.
- Petranka, J. W., Kats, L. B., Sih, A. 1987. Predator-prey interaction among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish. *Animal Behaviour*, 35: 420-425.
- Petranka, J. W., Kats, L. B., Sih, A. 1989. Response of toad tadpoles to conflicting chemical stimuli: predator avoidance versus "optimal" foraging. *Herpetological*, 45: 283-292.
- Placyk, J. S., Graves, B. M. 2002. Prey detection by vomeronasal chemoreception in a plethodontid salamander. *Journal of Chemical Ecology*, 28:1017-1036.
- Pough, F. H. 2007. Amphibian Biology and Husbandry. Institute for Laboratory Animal Research journal / National Research Council, 48:203-213.

- Ramírez, G. M. I. 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 en Biología. UNAM. México, D. F., 56 pp.
- Ramsar. 2004. Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar. Disponible en: <http://www.wetlands.org/RSDB/default.htm>.
- Richardson, J. 2001. A comparative study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators. *Behavioral Ecology*, 12: 51-58.
- Robles, M. M. B. 2011. Ritmo Circadiano de actividad locomotriz en el ajolote mexicano juvenil *Ambystoma mexicanum*: Sincronización y libre curso. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México, D. F., 48 pp.
- Rodríguez, E. F. 2011. Inducción de metalotioneínas como biomarcador de exposición in situ a metales en *Ambystoma mexicanum*. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México, D. F., 82 pp.
- Rosenkilde, P., Ussing, A. 1996. What mechanisms control neoteny and regulate induced metamorphosis in urodeles? *International Journal of Developmental Biology*. 40 (4): 665-673.
- Sam, M., Vora, S., Malnic, B., Ma, W., Novotny, M. V., Buck, L. B. 2001. Odorants may arouse instinctive behaviours. *Nature*, 412: 142.
- Sandoval, J. 2003. Calidad microbiológica y fisicoquímica del agua de los canales de Xochimilco. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México, D.F., 64 pp.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall, London, 357 pp.
- Semlitsch, R. D., Reyer, H. U. 1992. Modification of anti-predator behaviour in tadpoles by environmental conditioning. *Journal of Animal Ecology*, 61: 353-360.
- Shaffer, H. 1989. Natural History ecology and evolution of Mexican "axolotls". *Axolotl News Letter*, Indiana University. Axolotl Colony, 18: 5-11.

- Sibly, R. M., Calow, P. 1987. Growth and resource allocation. In: Evolutionary Physiological Ecology, Calow, P. (Ed). Cambridge University Press, 37-52 pp.
- Sibly, R., Calow, P., Nichols, N. 1985. Are patterns of growth adaptive?. *Journal Theoretical Biology*, 112: 553-574.
- Sih A, Kats, L., Moore, R. 1992. Effects of predatory sunfish on the density drift and refuge use of stream salamander larvae. *Ecology*, 73:1418–1430
- Sih, A. 1992. Integrative approaches to the study of predation: general thoughts and a case study on sunfish and salamander larvae. *Annals of Zoology Fennici*, 29: 183–198.
- Sih, A., Kats, L. B. 1991. Effects of refuge availability on the responses of salamander larvae to Chemicals cues from predatory green sunfish. *Animal Behaviour*, 42: 330-332.
- Sih, A., Kats, L. B. 1994. Age, experience and the response of streamside salamander hatchlings to chemical cues from predatory sunfish. *Ethology*. 96: 253-259.
- Skelly, D. 1992. Field evidence for a cost of behavioral antipredator response in a larval amphibian. *Ecology* 73: 704–708.
- Skelly, D. 1994. Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. *Animal Behaviour*, 47: 465-468.
- Skelly, D. K. 1992. Field evidence for a cost of behavioural antipredator response in a larval amphibian. *Ecology*, 73: 704-708.
- Skelly, D. K., Werner, E. E. 1990. Behavioral and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator. *Ecology*, 71: 2313-2322.
- Smith, D. C. 1983. Factor controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology*, 64: 501–510.
- Smith, M., Belk, M. 2001. Risk assessment in western mosquito fish (*Gambusia affinis*) do multiple cues have additive effects? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51: 101-107.

- Stauffer, H. P., Semlitsch, R. D. 1993. Effects of visual, chemical and tactile cues of fish on the behavioural response of tadpoles. *Animal Behaviour*, 46: 355-364.
- Stoddart, D. M. 1980. *The Ecology of Vertebrate Olfaction*. New York: Chapman y Hall.
- Takahara, T., Kohmatsu, Y., Maruyama, A., Yamaoka, R. 2003. Effects of chemical cues on tadpole survival. *Ecological Research*, 18:793-796.
- Takahara, T., Yamaoka, R. 2009. Temporal and Spatial Effects of Predator Chemical and Visual Cues on the Behavioral Responses of *Rana japonica* Tadpoles. *Current Herpetology*, 28:19-25.
- Taylor, J. T. 1983. Orientation and flight behaviour of a neotenic salamander (*Ambystoma gracile*) in Oregon. *The American Midland Naturalist Journal*, 109: 40-49.
- Taylor, J. T. 1984. Comparative evidence for competition between the salamanders *Ambystoma gracile* and *Taricha granulosa*. *Copeia*, 672-683.
- Toyoda, F., Hayakawa, Y., Ichikawa, M., Kikuyama, S. 1999. Olfactory responses to a female-attracting pheromone in the newt, *Cynops pyrrhogaster*, in: Johnston, R. E., Müller-Schwarze, D., Sorensen, P. W. (Eds). *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*, Kluwer Academic / Plenum, New York, 607-615 pp.
- UNESCO.1998. Report of the World Heritage Committee.17a session. Paris,France.SC-87/CONF.005.<http://whc.unesco.org/archive/repcom87.htm>
- Urban, M. C., 2007. Predator size and phenology shape prey survival in temporary ponds. *Oecologia* 154: 571–580.
- 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. UNAM. México, D. F., 90 pp.
- Vanderstighelen, D. 1987. Responses of the common lizard (*Lacerta vivipara*) to visual and chemical stimuli of the viper (*Vipera berus*). In: *Proceedings of the Fourth Ordinary General Meeting of the Societas*

European Herpetologica, Nijmegen, The Netherlands (Van Gelder, J., Strijbosch, H., Bergers, P. eds). Societas Europaea Herpetologica, Nijmegen. The Netherlands, 425-428.

- Voris, H. K., Bacon, J. P. 1966. Differential predation on tadpoles. *Copeia*, 594-598.
- Wakahara, M. 1996. Heterochrony and neotenic salamanders: possible cues for understanding animal development and evolution. *Zoological Science*, Zoological Society of Japan, 13: 765-776.
- Wanzenböck, J., Mikheev, V., Pasternak, A. 2006. Modification of 0+ perch foraging behaviour by indirect cues of Predation Risk. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 118–124.
- Wassersug, R. 1971. On the comparative palatability of some dry season tadpoles from Costa Rica. *The American Midland Naturalist Journal*, 86:101-109.
- Weis, J. S., Samson, J., Zhou, T., Skurnick, J., Weis, P. 2001. Prey capture ability of mummichogs (*Fundulus heteroclitus*) as a behavioural biomarker for contaminants in estuarine systems. *Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences*, 58(7): 1442.
- Weis, J. S., Samson, J., Zhou, T., Skurnick, J., Weis, P. 2003. Evaluating prey capture by larval mummichogs (*Fundulus heteroclitus*) as a potential biomarker for contaminants. *Marine Environmental Research*, 55(1):27.
- Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behaviour of Amphibians*. The University of Chicago. United States of America. 1148 pp.
- Wilson, D. J, Lefcort, H. 1993. The effect of predator diet on the alarm response of red-legged frog, *Rana aurora*, tadpoles. *Animal Behaviour*, 46: 1017-1019.
- Wilson, D. S., 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *American Naturalist*, 109: 769-784.

- Wisenden, B. 2000. Olfactory assessment of predation risk in the aquatic environment. *Philosophical Transactions Royal Society of London. Serles B: Biological Sciences*, 355 (1401):1205-1208.
- Wisenden, B. D. 2003. Chemically-mediated strategies to counter predation. In: Collin SP, Marshall NJ (Eds). *Sensory processing in aquatic environments*. Springer, Nueva York.
- Wisenden, B. D., Chivers, D. P. 2006. The role of public chemical information in antipredator behaviour. In: Ladich F, Collins S.P, Moller P, Kapoor BG (Eds) *Communication in fishes*. Science Publisher, Moscow.
- Wisenden, B. D., Karst, J., Miller, J., Miller S., Fuselier, L. 2008. Anti-predator behaviour in response to conspecific chemical alarm cues in an esociform fish, *Umbra limi* (Kirtland 1840). *Environmental Biology Fishes*, 82: 85-92.
- Woodward, B. D. 1983. Predator-prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology*, 64: 1549-1555.
- Yamamoto, N., Ito, H. 2000. Afferent sources to the ganglion of the terminal nerve in teleosts. *The Journal of Comparative Neurology*, 428: 355-375.
- Zambrano, L., Reynoso, V. H., Herrera, G. 2004. Abundancia y estructura poblacional del axolotl (*Ambystoma mexicanum*) en los sistemas dulceacuícolas de Xochimilco y Chalco. Instituto de Biología. UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO proyecto AS004. México, D.F. 35 pp.
- Zambrano, L., Valiente, E., Vander, Z. M. J. 2010. Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions*, 12(9): 3061-3069.
- Zambrano, L., Vega, E., Herrera, L. G., Prado, E., Reynoso, V. H. 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.

- Zar, H. J. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5ta edición. ed. Prentice Hall. USA. 944 pp.