



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

**“Ecología alimentaria larval de *Ambystoma granulosum*
(Amphibia: Caudata)”**

Tesis que para obtener el título de Licenciado en Biología

P R E S E N T A

Aldo Eric Fuentes Barradas

Director de tesis:

Dr. Singaraju Sri Subrahmanya Sarma

Los Reyes Iztacala a 3 de octubre de 2014

“Por mi raza hablará el espíritu”





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.

“No pierdas el tiempo admirando o idolatrando lo que hacen las otras personas o nunca te darás cuenta de lo que eres capaz de lograr”

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

A mi *alma máter* la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por forjarme de carácter y conocimiento.

Al laboratorio de Zoología Acuática por brindarme el espacio para desarrollar el presente proyecto.

A mi asesor el Dr. Singaraju Sri Subrahmanya Sarma por apoyarme, aconsejarme y guiarme en esta área, que de otra manera no habría despertado mi interés ni me habría demostrado el camino que deseaba seguir.

A mis sinodales porque desde su amplio conocimiento, supieron aconsejarme para que este trabajo fuera excelente.

Al laboratorio de Herpetología por proporcionarme los huevos y larvas de *Ambystoma granulosum*.

A mi mamá y mi papá por apoyarme durante mi carrera profesional e inspirarme a seguir mejorando día con día.

A mis hermanos por ser parte de mi vida y permitirme aprender de sus experiencias.

A mi amada novia Yael Delgado que ha sido la inspiración en este trayecto de mi vida, sin ella, estos últimos dos años no hubieran sido tan buenos ni provechosos. A su lado he pasado momentos amenos y maravillosos que le han dado un cambio para bien a mi existencia y que han hecho que ésta sea perfecta.

A mis amigos y compañeros de la carrera, especialmente a Fany, Toño, Hizoán, Diana, Beto y Lu por hacer estos cuatro años aún más fáciles.

A CONACyT por apoyarme económicamente con el programa de “Ayudante de Investigador Nacional Nivel III o Emérito” con número de expediente 10272.

Dedicatoria

A mi familia y mi novia por darme todo lo necesario para concluir esta etapa de mi vida y por tenerme la suficiente paciencia a lo largo de este tiempo.

Contenido

| | |
|--|----|
| Agradecimientos | 3 |
| Dedicatoria | 4 |
| Resumen | 6 |
| Introducción | 7 |
| Distribución | 7 |
| Ciclo de vida | 8 |
| Alimentación | 10 |
| Importancia cultural | 13 |
| Ecología alimentaria o conducta alimentaria | 13 |
| Antecedentes | 17 |
| Hipótesis | 19 |
| Objetivos | 20 |
| Objetivo general | 20 |
| Objetivos particulares | 20 |
| Justificación | 21 |
| Materiales y métodos | 22 |
| Cultivo de fitoplancton | 22 |
| Especies zooplanctónicas cultivadas | 22 |
| Huevos y larvas de <i>Ambystoma granulosum</i> | 22 |
| Preferencia alimentaria | 23 |
| Respuesta funcional | 23 |
| Biomasa zooplanctónica ingerida | 24 |
| Análisis estadístico | 25 |
| Resultados | 27 |
| Discusión | 40 |
| Conclusiones | 44 |
| Literatura citada | 45 |
| Anexo | 52 |
| Diagnóstico | 52 |

Resumen

Ambystoma granulorum es un anfibio que habita las Ciénegas de Chimaliapan, Estado de México. Actualmente se encuentra en peligro de extinción debido a la degradación de su hábitat; siendo más vulnerable en las primeras semanas de desarrollo larval. Este estudio tiene como objetivo determinar la preferencia alimentaria y la respuesta funcional de las larvas recién eclosionadas de *A. granulorum* (primeras ocho semanas posterior a la eclosión debido a su alta mortalidad en esta etapa) utilizando zooplancton. Para la preferencia alimentaria se utilizaron cinco especies de microcrustáceos (*Alona glabra*, *Ceriodaphnia dubia*, *Heterocypris incongruens*, *Simocephalus vetulus* y *Daphnia pulex*). No obstante, para la respuesta funcional se utilizaron las tres especies de menor tamaño y menor contenido de biomasa (*A. glabra*, *C. dubia* y *H. incongruens*). Los resultados indicaron cambios en la preferencia de presas conforme al desarrollo larval. La especie *A. glabra* fue preferida durante las semanas 1 a 5; posteriormente (semanas 6 a 8) las especies más grandes (*S. vetulus* y *D. pulex*) fueron preferidas mientras que el ostrácodo (*H. incongruens*) fue evitado. Los resultados de respuesta funcional muestran un mayor consumo de presas conforme a la disponibilidad de individuos en el medio; estos concuerdan con una curva tipo III. En general, el consumo de biomasa fue incrementando durante cada semana, existiendo un mayor consumo en la octava semana posterior a la eclosión. Los resultados sugieren que la supervivencia de *A. granulorum* en etapas larvales depende ampliamente de los cladóceros y ostrácodos. Por lo tanto, las larvas de *A. granulorum* estructuran las comunidades zooplanctónicas en los cuerpos de agua donde habitan.

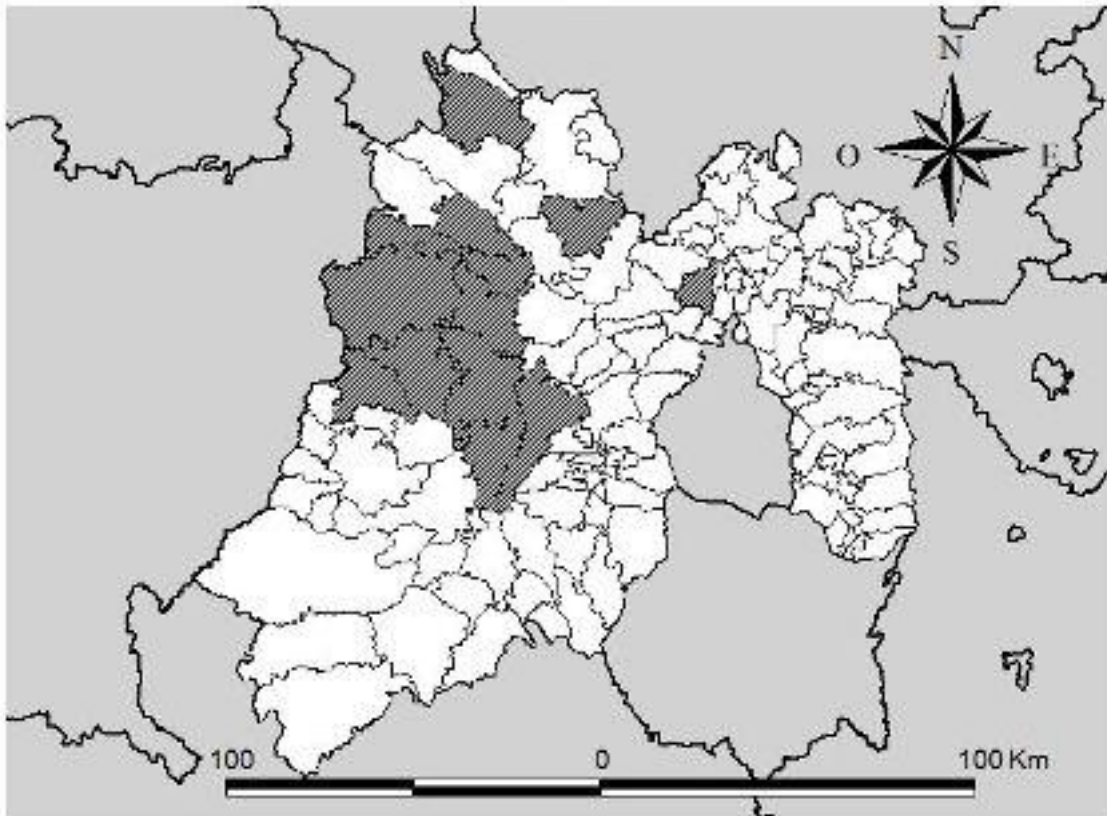
Palabras clave: *Ambystoma granulorum*, conducta alimentaria, alimentación larval, zooplancton, peligro de extinción.

Introducción

Distribución

La familia Ambystomatidae, integrada por los géneros *Dicamptodon* y *Ambystoma* (Frost, 2009), se distribuye en la región neártica, es decir, desde el sur de Canadá hasta el eje neovolcánico transversal en México; no obstante, de las 30 especies reportadas del género *Ambystoma* (conocidas como ajolotes), 15 son endémicas de la meseta central de México (Shaffer, 1984; Casas *et al.*, 2004).

Ambystoma granulatum es una de las cuatro especies endémicas en el Estado de México, se distribuye al noroeste de Toluca, México (figura 1). Habita en cuerpo de aguas poco profundas con temperaturas de 14 a 18 °C, pH de 6 a 7 y con conductividad del agua de 200 mS (Taylor, 1944; Shaffer, 1984; Aguilar y Casas, 2009). No obstante, su distribución ha disminuido debido al deterioro y contaminación de los cuerpos de agua donde habita y a la introducción de especies exóticas en su medio, entre otros factores (Shaffer, 1989; Stephan y Ensástigue, 2001).



Datos tomados de Aguilar-Miguel (2005)

Figura 1: Distribución actual de *Ambystoma granuloseum*

Ciclo de vida

El ciclo de vida de *A. granuloseum* inicia con la ovoposición de los adultos, que pueden ser terrestres o acuáticos, sin embargo, ésta siempre se lleva a cabo en el agua. Las masas de huevos son adheridas a la vegetación acuática distribuidas en varias plantas. Los huevos eclosionan entre dos y tres semanas posteriores a la ovoposición. Las larvas eclosionadas miden aproximadamente 1 cm y carecen de extremidades (figura 2 y 3). No obstante, éstas

se desarrollan en un periodo de dos a ocho semanas. Una vez desarrolladas las extremidades, las larvas crecen hasta alcanzar una talla y edad adultas, es decir, aproximadamente 100 mm longitud hocico-cloaca y entre uno y dos años de edad. Es en esta edad cuando se da el dimorfismo sexual entre machos y hembras, volviéndose individuos reproductivamente maduros. Asimismo, dependiendo de las condiciones ambientales se pueden generar adultos terrestres desde el primer año de edad, o bien los individuos pueden permanecer como adultos acuáticos durante todo su ciclo de vida (figura 3; Anderson, 1967; Aguilar-Miguel *et al.*, 2009).

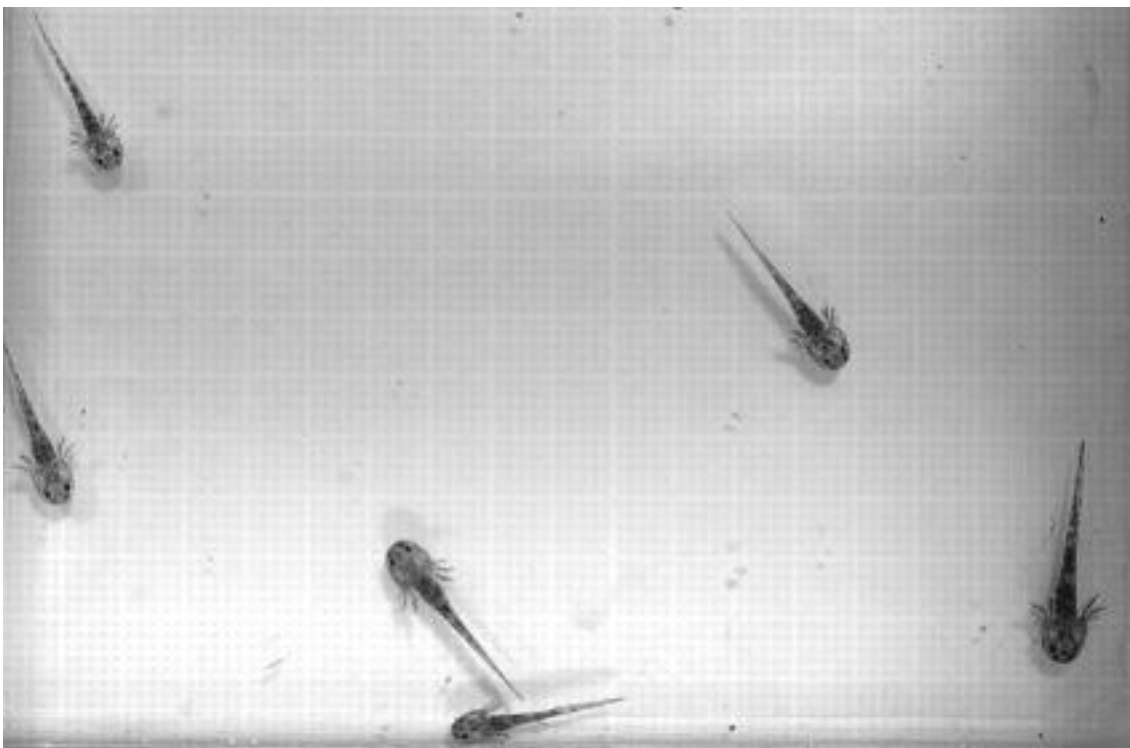


Figura 2: Larvas de *A. granulatum* de tres semanas de vida. Nótese la ausencia de extremidades anteriores y posteriores

Ciclo de vida de *Ambystoma granulorum*

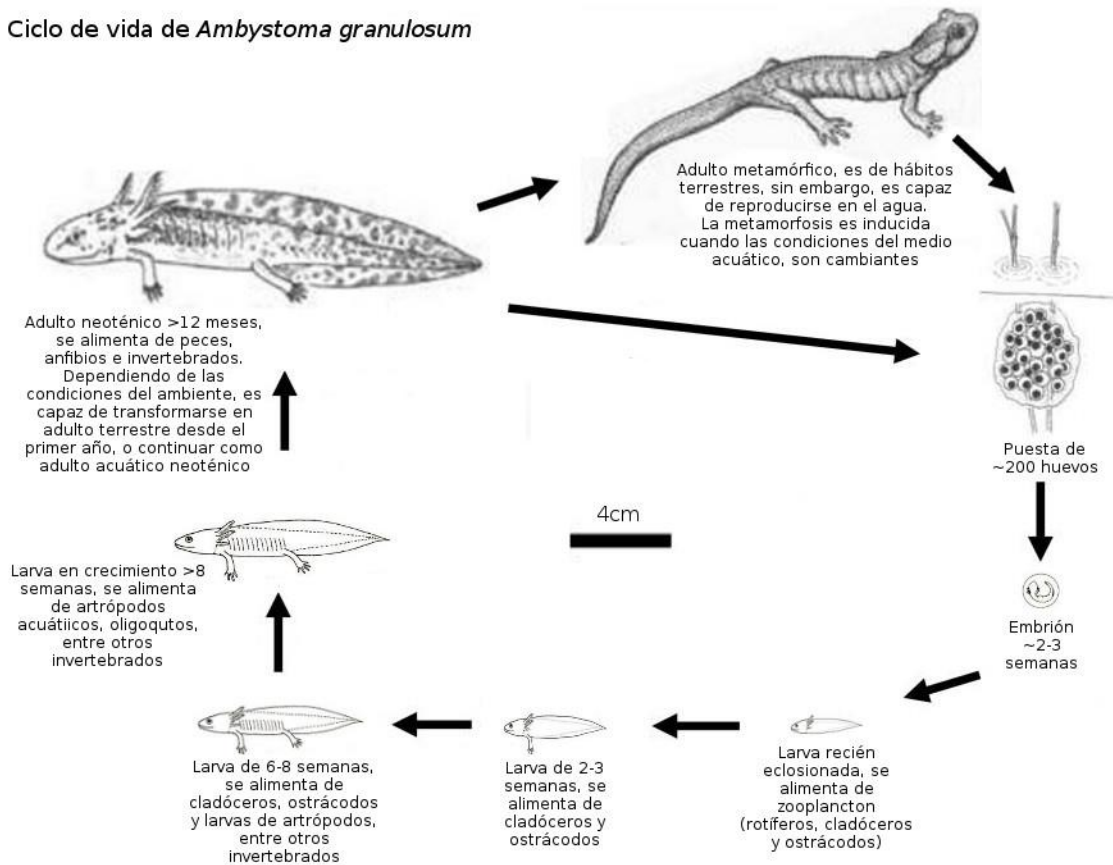


Figura 3: Ciclo de vida de ambystomátidos neoténicos facultativos. Datos principalmente de Armstrong y Malacinski (1989)

En poblaciones naturales, los individuos adultos de *A. granulorum* presentan el fenómeno de paedomorfosis del tipo neotenia, es decir, los adultos retienen características juveniles debido a un desarrollo somático y metamorfosis retardados en comparación con el desarrollo gonadal (Shaffer, 1984; Gilbert, 2010), lo que les otorga la ventaja de reproducirse como adultos neoténicos (paedomórficos) y metamórficos (Johnson y Voss, 2013). No obstante, la reproducción en esta especie se da con mayor facilidad durante el estado neoténico, presentando ciclos anuales de puestas de mayo a septiembre (Aguilar-Miguel *et al.*, 2009).

Alimentación

La alimentación de los ambystomátidos se ha estudiado principalmente en etapas adultas, donde las presas que ingieren incluyen zooplancton, crustáceos, quironómidos, odonatos, una gran variedad de insectos, otros invertebrados y larvas de peces (Zambrano *et al.*, 2010). En cuanto a las etapas larvales, sus dietas incluyen nemátodos, hidrocarínidos,

rotíferos, cladóceros, copépodos, ostrácodos, colémbolos, culícidos, quironómidos, moluscos, odonatos, hemípteros, megalópteros, coleópteros, entre otros (Smith y Petranka, 1987; Chaparro, 2007).

No obstante, el alimento susceptible para las etapas larvales tempranas (primeras seis a ocho semanas), es el zooplancton, ya que es un elemento abundante en los cuerpos de agua, es de tamaño pequeño y sus ciclos de vida son cortos (Viertel, 1992; O'Sullivan y Reynolds, 2004). Por lo que las tallas del zooplancton deben de estar dentro del campo visual del depredador, debido a que las larvas de *Ambystoma* utilizan la orientación visual para capturar a sus presas (Chaparro, 2007; Lampert y Sommer, 2007).

En condiciones naturales, *A. granulorum*, ocupa la posición ecológica de depredador tope en los cuerpos de agua, ya que se alimenta de cualquier presa que pueda capturar, es decir, presas que se encuentren dentro de su campo visual, cuya natación sea más lenta que su tiempo de reacción y cuyo tamaño sea menor que la cavidad bucal de *A. granulorum* (Shaffer, 1989; Aguilar-Miguel *et al.*, 2009).

Sin embargo, las etapas larvales tempranas de anfibios y peces presentan un periodo crítico de mortalidad (primeras ocho semanas), ya que son vulnerables a la depredación intraespecífica e interespecífica, a la quitridiomycosis (infección por el hongo patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis*) y a la degradación de su ambiente (Sarma *et al.*, 2003; Frías-Álvarez *et al.*, 2008). Además, la introducción de especies exóticas en su hábitat ha integrado especies que solapan el nicho alimenticio de *Ambystoma* (Shaffer, 1989; Zambrano *et al.*, 2010; Chaparro *et al.*, 2013).

Por estos motivos, *A. granulorum*, está calificado en peligro de extinción por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y bajo protección especial por la NOM-059-ECOL-2001 (Stephan y Ensástigue, 2001; Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2002; Aguilar-Miguel, 2005).

Asimismo, se sabe que los organismos del género *Ambystoma*, son reguladores del crecimiento poblacional de los cladóceros y ostrácodos en etapas larvales (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011). Conforme van creciendo, cambian su alimentación por presas más grandes como son las larvas de mosquito, regulando el crecimiento de sus poblaciones y evitando la transmisión de enfermedades que provocan los estadios adultos de mosquitos (Du Rant y Hopkins, 2008).

Como se mencionó anteriormente, son considerados los depredadores tope de los cuerpos de agua donde habitan. Por lo tanto, regulan la estructura de las comunidades donde habitan. Influyen en los niveles tróficos inferiores e incluso, de acuerdo a su talla, varía la estructura de la comunidad (figura 4; O'Sullivan y Reynolds, 2004; Lampert y Sommer, 2007).

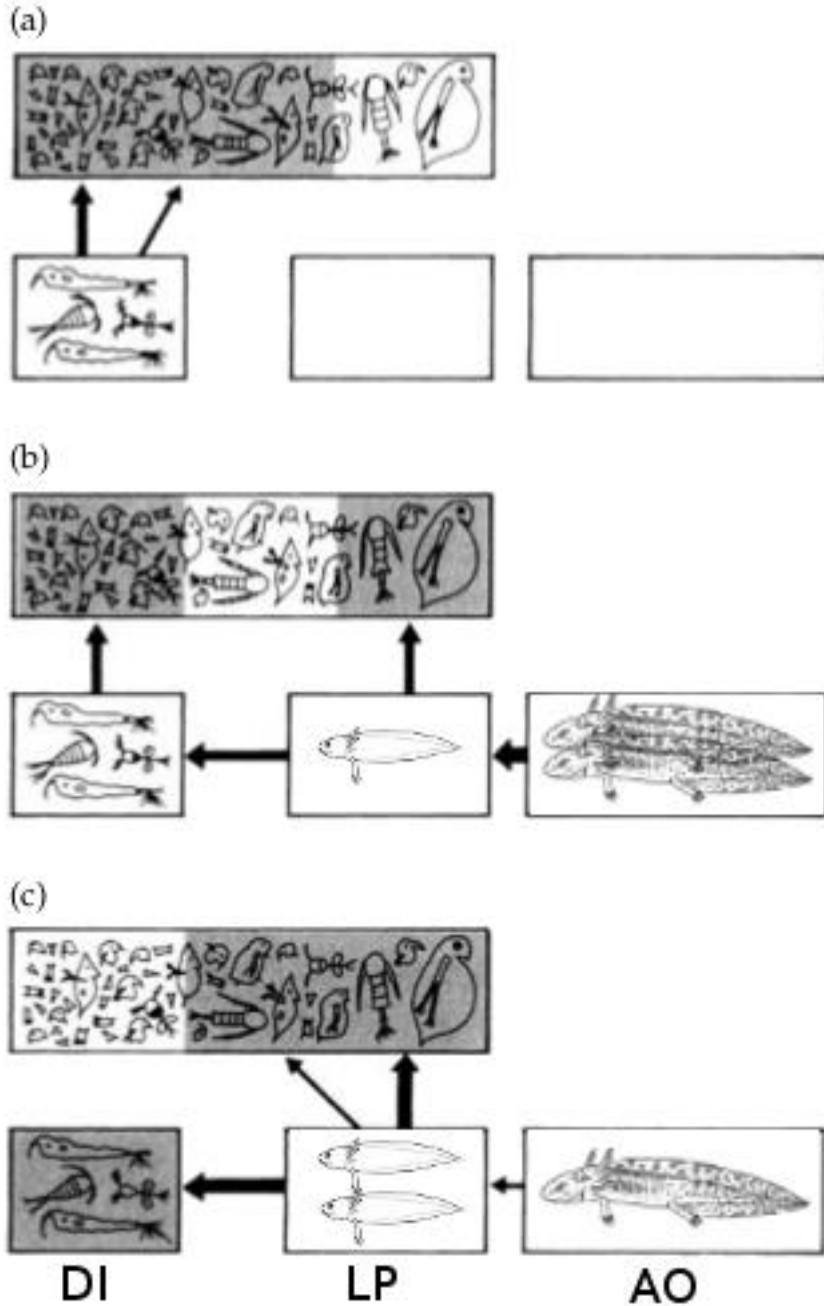


Figura 4: Estructura de la comunidad por *Ambystoma*. Las zonas sombreadas indican los grupos vulnerables. Dónde DI: depredador invertibrado, LP: larva planctívora, AO: adulto omnívoro. Datos principalmente de Lampert y Sommer (2007)

Importancia cultural

Los organismos del género *Ambystoma*, mejor conocidos como ajolotes en México han sido valorados desde la época prehispánica. Estos, eran asociados a una de las transformaciones del dios Xolotl (hermano gemelo de Quetzalcoatl), por lo que fue representado en sus códices y era considerado un animal místico. Su nombre en náhuatl *i.e.* “axolotl” tiene varias interpretaciones, como son: monstruo de agua o juego de agua (Spranz, 1973).

Asimismo, fueron una importante fuente alimenticia en los pueblos prehispánicos, ya que constituían una alta porción proteica para las personas de clases altas, posteriormente, durante la época colonial, se utilizaron en forma de jarabe para curar enfermedades como la tisis. En la actualidad, aún se ingieren en las comunidades rurales y aún se venden jarabes de ajolotes (Bartra, 2011).

Debido a su importancia ecológica y cultural, así como los riesgos a los que está sometido *A. granulorum*, conocer los hábitos alimenticios de esta especie, se vuelve un punto de gran importancia para sentar las bases para su conservación tanto *in situ*, como *ex situ*.

Ecología alimentaria o conducta alimentaria

La ecología o conducta alimentaria se refiere al comportamiento de los organismos ante sus presas, lo que refleja las adaptaciones evolutivas que han adquirido los individuos a lo largo de su historia evolutiva. El estudio de la ecología alimentaria es muy amplio, incluye factores como la morfología de los organismos, el tipo de estrategias que utilizan para cazar, el tipo de presas que seleccionan y el consumo respecto a la disposición de presas (Juanes *et al.*, 2002). En este trabajo se abarca una pequeña introducción sobre la teoría depredador-presa y los dos últimos puntos, es decir, la preferencia alimentaria y la respuesta funcional, por lo que solo definiremos estos puntos y su importancia para conocer a *A. granulorum*.

Ambystoma granulorum es considerado una especie depredadora al igual que otras larvas de anfibios y larvas de peces, ya que este ingiere a los organismos completos debido a sus dientes rudimentarios (Denöel *et al.*, 2006; Chaparro, 2007). La depredación es un proceso importante desde dos puntos de vista; puede restringir la distribución y/o reducir la abundancia de las especies presas, asimismo es una fuerza selectiva mayor en la evolución,

tanto para depredadores como presas (Krebs, 2008). La depredación consta de cuatro pasos sucesivos (Lampert y Sommer, 2007):

- 1 Encuentro entre el depredador y la presa (P_E).
- 2 El depredador reconoce la presa y la ataca (P_A).
- 3 El depredador captura la presa (P_C).
- 4 El depredador ingiere la presa (P_I).

Cada uno de estos componentes o pasos de la depredación, tiene una probabilidad particular de ocurrir, para calcular la probabilidad de una interacción depredatoria exitosa (P_{SI}), se utiliza la siguiente fórmula:

$$P_{SI} = P_E \cdot P_A \cdot P_C \cdot P_I$$

Cualquiera de estas probabilidades puede verse afectada por factores como la densidad de presas y depredadores, la turbidez, tamaño de la presa, habilidad del depredador para cazar y habilidades o estrategias de las presas para escapar (O'Sullivan y Reynolds, 2004).

Como fue mencionado en las secciones anteriores, *A. granulorum*, es similar ecológicamente a los peces depredadores, ya que es considerado el depredador tope en los cuerpos de agua, asimismo, en etapas larvales, también es considerado depredador, alimentándose principalmente de zooplancton. Por tales motivos, es necesario conocer las presas que son susceptibles y que elige respecto al tiempo, así como determinar su comportamiento ante distintas densidades de presas en su medio. Así, se puede conocer el impacto de *A. granulorum* hacia el zooplancton, e intuir como regula la comunidad acuática (Andersen *et al.*, 2004).

Preferencia alimentaria

La preferencia alimentaria se puede definir como el consumo de presas en diferentes proporciones a las disponibles en el hábitat que rodea a los depredadores (Juanes *et al.*, 2002), es decir, si un depredador se encuentra con una gran variedad de tipos de presas y elige algún tipo, mientras evita otro, se dice que hay preferencia alimentaria. Por lo tanto, es posible medirla mediante distintos índices como el índice de forrajeo, el índice de alfa de Manly, el índice de alfa de Manly estandarizado, entre otros (Krebs, 1999).

El conocimiento de la preferencia alimentaria de las especies endémicas en peligro de extinción, nos brinda información acerca de los recursos alimenticios disponibles para su conservación (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002). Por lo tanto, en etapas larvales, conocer las presas disponibles y preferibles para *A. granulorum*, influenciará positivamente en la supervivencia de esta especie. Otro punto a conocer es que la preferencia de las especies cambia conforme su desarrollo ontogenético, ya que requiere de mayor cantidad de biomasa, eligiendo las especies cuyo contenido energético sea mayor y que sea más fácilmente manejable en un determinado tiempo, asimismo incrementando la biomasa ingerida (Juanes *et al.*, 2002; Gill, 2003).

Por lo tanto, el tamaño de la presa a ingerir, siempre estará limitado por caracteres morfológicos como el tamaño de la boca de *A. granulorum*. Mientras que el consumo de biomasa estará en función del tamaño somático o longitud total de *A. granulorum*, de la densidad de presas que hayan en el medio y del punto de saciedad del depredador (Werner *et al.*, 1983; Gill, 2003; Lampert y Sommer, 2007).

Respuesta funcional

La respuesta funcional se define como el número de presas consumidas por un depredador por unidad de tiempo como función de la densidad de presas (Juanes, 2002), es decir, describe la relación entre la tasa de ingestión del depredador y la densidad de la presa. Este comportamiento es especie-específico en cada sistema depredador-presa (Streams, 1994; Fernández-Arhex y Corley, 2004). De acuerdo con Holling (1959), existen tres tipos de respuesta funcional: la curva tipo I, cuyo aumento es lineal e indica un consumo densoindependiente, la II cuya tendencia es hiperbólica con consumo densodependiente inverso y la III cuya forma es sigmoideal y muestra una tendencia densodependiente (Jeschke *et al.*, 2002, 2004). Cada una de estas curvas presenta una distinta tasa de aclaramiento (figura 5).

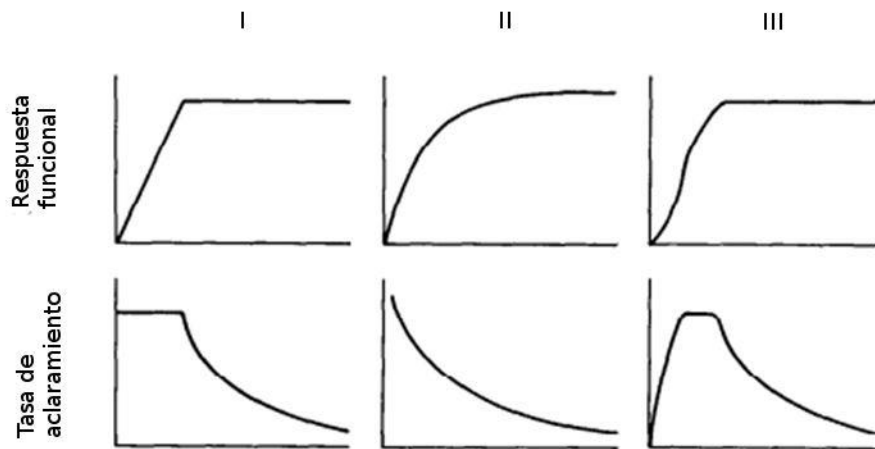


Figura 5: Respuesta funcional y tasa de aclaramiento de acuerdo a Holling (1959)

La importancia de la respuesta funcional en el conocimiento de una especie, es un factor clave en la dinámica poblacional de un sistema depredador-presa, ya que determina la aptitud de un depredador para capturar, ingerir y regular la densidad de una presa (Schenk y Bacher, 2002). Su interés ecofisiológico recae en el hecho de que el patrón de la respuesta puede ser una clave para entender los mecanismos de alimentación subyacentes, los cuales pueden cambiar con diferentes tipos o tamaños de presas (Rothhaupt, 1990).

Una respuesta funcional del tipo III, permitiría un equilibrio en el medio para el depredador, es decir, si la respuesta funcional de *A. granulorum* es de tipo III, indicará que el sistema depredador-presa es estable. Por lo tanto, si este comportamiento se da en la mayor parte de las presas, indicará que la introducción *in situ* y *ex situ* de esta especie, tendrá gran probabilidad de que los individuos se establezcan; si la respuesta funcional es de tipo II, este ingerirá una menor cantidad conforme aumenten las presas y existirá una gran cantidad de presas disponibles para otros individuos (Begon *et al.*, 2006).

Antecedentes

Las investigaciones realizadas sobre el género *Ambystoma*, son muy numerosas y extensas. Incluyen trabajos principalmente sobre genética, conducta, morfología, fisiología, neurología, evolución y biología del desarrollo; todos estos trabajos realizados principalmente en la especie *A. mexicanum*. No obstante, los trabajos sobre ecología alimentaria en *Ambystoma* son muy escasos y hay una gran carencia de información en otras especies del género (Armstrong y Malacinski, 1989; Chaparro-Herrera *et al.*, 2013).

La mayor parte de trabajos sobre ecología alimentaria se han estudiado en individuos adultos, donde la mortalidad es baja; por otra parte el estudio en larvas recién eclosionadas (donde la mortalidad es hasta del 90% de la puesta) es escaso y se limita a pocas investigaciones (Serrano, 2011). Por tales motivos en este apartado se utilizan algunas fuentes de niveles tróficos semejantes a *A. granulatum*, debido a la carencia de estudios en larvas.

Los trabajos de ecología alimentaria en *Ambystoma*, se remontan al estudio de Smith y Petranksa (1987), en el cual se identifica que las larvas de *A. jeffersonianum*, antes de realizar la metamorfosis, tienen preferencia por cladóceros, quironómidos y copépodos, mientras que las larvas de *A. texanum* se inclinan más hacia isópodos, quironómidos y anfípodos; ya que estas son las presas susceptibles en su hábitat. No obstante, estas son especies de crecimiento rápido y metamorfosis tempranas, es decir, se transforman con una longitud hocico-cloaca de 25 mm aproximadamente. Asimismo, el estudio de ecología alimentaria en *Ambystoma mabeei*, muestra que la alimentación en etapas larvales tempranas se da principalmente de zooplancton si este se encuentra disponible en el ambiente. Contrario a esto, si no hay disponibilidad de zooplancton, las larvas optan por ingerir presas detritívoras como isópodos y anfípodos, por lo que se puede considerar a esta especie como eurifágica y generalista (McCoy y Savitzky, 2004). También, el estudio en *A. mexicanum*, muestra que las etapas larvales tempranas tienen preferencia sobre ostrácodos en ambientes perturbados, donde existe la introducción de especies exóticas (Chaparro-Herrera *et al.*, 2013).

El rápido crecimiento de las larvas de *Ambystoma*, está correlacionado con la alimentación; los individuos que pueden ingerir presas más grandes presentan ventaja sobre los individuos más pequeños, ya que son depredadores limitados por el tamaño de la boca, es decir, las larvas ingieren presas de mayor tamaño y biomasa de acuerdo al tamaño,

llegando a interferir si existe un crecimiento asimétrico con respecto a los individuos más pequeños (Johnson *et al.*, 2003).

El tipo de presa juega un papel muy importante en el desarrollo de los anfibios, ya que las presas que aporten una mayor cantidad de biomasa y energía, permitirán un rápido crecimiento y reducción de la mortalidad (Viertel, 1992). La mortalidad que se podría reducir debida a una buena alimentación, se da en términos de: menor competencia intraespecífica e interespecífica; reducción en la depredación ya sea por la misma especie (canibalismo) o por otras especies depredadoras y aumento en la eficiencia de captura de presas de mayor tamaño (Johnson *et al.*, 2003). Asimismo, si existe una gran cantidad de alimento, se reducirá el número de individuos canibalizados, así como una disminución en la conducta agresiva entre las larvas, asegurando una mayor supervivencia (Walls, 1998). Dado el último motivo, es conveniente conocer las respuestas funcionales de las larvas de *A. granulorum* para conocer su punto de saciedad.

Como se mencionó anteriormente, las larvas de *Ambystoma* son depredadores limitados por el tamaño bucal, por tal motivo, su papel ecológico en etapas tempranas es semejante al de peces planctívoros. A pesar de que son grupos diferentes, se infiere que su papel ecológico es semejante. Por ejemplo, en estudios de preferencia alimentaria de las larvas de los peces *Poecilia sphenops* y *Pterophyllum scalare*, se observó que tienen preferencia por presas de 1000 μm de *Moina macrocopa* (Nandini y Sarma, 2000). Por otro lado, la respuesta funcional de los peces *Astyanax fasciatus*, *Gymnocorymbus ternetzi* y *P. scalare* está dada por el tamaño de la presa y por el punto de saciedad, incrementando el número de presas ingeridas conforme incrementa su talla y edad (Gill, 2003; Sarma *et al.*, 2003).

Actualmente, no hay trabajos adecuados sobre la ecología alimentaria de *A. granulorum*. Uno de los pocos estudios relacionados al conocimiento y conservación de esta especie, es el de Aguilar-Miguel *et al.* (2009), sobre la reproducción *ex situ* de *A. granulorum*.

Hipótesis

Ambystoma granulorum es un depredador que presenta un cambio ontogenético en su dieta, es decir, requerirá de presas de mayor tamaño y biomasa conforme aumente su tamaño y edad. Los cladóceros y ostrácodos son presas cuyo tamaño y biomasa son susceptibles para las etapas larvales tempranas de *A. granulorum* (primeras ocho semanas). Por tal motivo, *A. granulorum* intentará consumir presas con mayor contenido de biomasa y energía. Su respuesta funcional será del tipo II que es característica de anfibios.

Conociendo las presas susceptibles para *A. granulorum* durante las semanas más vulnerables de vida, se contribuirá con datos para la conservación de la especie.

Objetivos

Objetivo general

Evaluar la conducta alimentaria mediante la preferencia alimentaria y respuesta funcional de *Ambystoma granulosum* durante las ocho semanas posteriores a su eclosión utilizando zooplancton como presa.

Objetivos particulares

Establecer la preferencia alimentaria de *A. granulosum* sobre presas seleccionadas del zooplancton (*Alona glabra*, *Ceriodaphnia dubia*, *Heterocypris incongruens*, *Simocephalus vetulus* y *Daphnia pulex*).

Identificar los cambios en la dieta de *A. granulosum* con relación a la edad.

Cuantificar la respuesta funcional de *A. granulosum* sobre cladóceros y ostrácodos (*A. glabra*, *C. dubia* y *H. incongruens*).

Conocer los cambios en la ingestión de biomasa por *A. granulosum* durante ocho semanas.

Cuantificar la biomasa ingerida de *A. granulosum* sobre las especies zooplanctónicas seleccionadas.

Justificación

Ambystoma granulorum es una especie en peligro de extinción como resultado de la modificación de su hábitat en forma biótica y abiótica. A pesar de que existen trabajos sobre la conservación de *Ambystoma*, estos no están dirigidos a esta especie y mucho menos a su estadio larval temprano, donde existe una mayor mortalidad (Aguilar-Miguel, 2005; Serrano, 2011). Las especies zooplanctónicas seleccionadas para el experimento están presentes en el hábitat donde habita *A. granulorum*, por lo que se infiere, integran la dieta de las etapas larvales tempranas (García-García *et al.*, 2012).

Actualmente, se conoce poco acerca de las preferencias de alimentación de las diferentes especies de *Ambystoma*, sin embargo, se menciona en la literatura que en etapas larvales tempranas, estas tienden a alimentarse del zooplancton. Conocer los requerimientos o preferencias dietéticas de *A. granulorum*, servirá como base para la conservación de esta especie *in situ* y *ex situ* reduciendo la mortalidad presente en etapas tempranas.

Materiales y métodos

Cultivo de fitoplancton

Se cultivó la microalga *Scenedesmus acutus* en medio Bold basal adicionando 2 g de NaHCO₃ cada segundo día en botellas de 2 l. Se mantuvieron y crecieron las microalgas con fotoperiodo y aireación continuos durante 10 días (Borowitzka y Borowitzka, 1988). Posteriormente, se almacenaron los cultivos de *S. acutus* a 4 °C en oscuridad para sedimentar y concentrar las células.

Especies zooplanctónicas cultivadas

Las especies utilizadas para las pruebas fueron cultivadas en el laboratorio de Zoología Acuática de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Se realizaron cultivos de cinco especies zooplanctónicas (*Simocephalus vetulus* Müller; *Daphnia pulex* Leydig; *Ceriodaphnia dubia* Richard; *Alona glabra* Sars y *Heterocypris incongruens* Ramdohr) por separado en dos peceras de 2 l con EPA modificado (0.095 g de NaHCO₃, 0.06 g de MgSO₄, 0.06 g de CaSO₄ y 0.002 g de KCl para un litro de solución) obteniendo agua moderadamente dura (Peltier y Weber, 1985).

El zooplancton fue alimentado *ad libitum* con *S. acutus* limpiando los cultivos tres veces por semana. Se escogieron las especies zooplanctónicas en base a la talla y alta frecuencia en el ambiente de *Ambystoma granulosum*. Todos los individuos dados a las larvas se encontraban en estadio adulto durante los experimentos (García-García *et al.*, 2012).

Huevos y larvas de *Ambystoma granulosum*

Los huevos de *A. granulosum* se obtuvieron del laboratorio de Herpetología de la FES Iztacala, UNAM. Posteriormente los huevos y larvas se mantuvieron a 16 ± 2 °C con fotoperiodo de 12 horas en medio EPA modificado, sustituyéndolo dos veces por semana (Maya, 2006). El medio tuvo un pH de 7.4 - 7.8, dureza de 80 - 100 mg CaCO₃/l y una alcalinidad de 57 - 64 mg CaCO₃/l.

Fuera de la experimentación, las larvas de *A. granulosum* fueron alimentadas *ad libitum*, incluyendo en su dieta las especies zooplanctónicas utilizadas durante los experimentos.

Semanalmente, se tomaron las medidas de longitud total y longitud del hocico de 10

larvas de *A. granulorum* durante las ocho semanas posteriores a la eclosión. Se utilizó un microscopio estereoscópico (Nikon SMZ645) y vernier electrónico (WWR).

Preferencia alimentaria

Las pruebas se llevaron a cabo en recipientes colocados sin perturbación. Fueron iluminados con luz difusa en la parte de arriba. La temperatura y las características del medio utilizado en los experimentos se describen en la sección “Huevos y larvas de *Ambystoma granulorum*”.

Se llevaron a cabo experimentos semanales de preferencia alimentaria durante las ocho semanas posteriores a la eclosión de los huevos de *A. granulorum*. Se utilizaron dos individuos de *A. granulorum* y las cinco especies cultivadas de zooplancton.

Previo a cada experimento las larvas de *A. granulorum* permanecieron en ayuno por dos horas para asegurar que no contuvieran alimento en su intestino. Cada experimento constó de cuatro repeticiones. Se utilizaron recipientes de plástico de 100 ml conteniendo 50 ml de medio EPA y 50 individuos de cada especie presa (en total, 250 individuos pertenecientes a las cinco especies). Se permitió que *A. granulorum* se alimentara durante una hora; posterior al tiempo de alimentación, se retiraron las larvas cuidadosamente y se contabilizaron los individuos restantes en el medio por especie para calcular el número de individuos ingeridos de las cinco especies (Nandini y Sarma, 2000; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002).

Debido a que en todas las semanas el número de individuos ingeridos fue superior al 10% de las presas totales en el medio, se utilizó el índice de preferencia de Manly estandarizado. Asimismo fue utilizado debido a que no hubo remplazo de presas durante los experimentos (Manly, 1973; Krebs, 1999; Montenegro y Acosta, 2008).

Respuesta funcional

Las pruebas se llevaron a cabo en recipientes colocados sin perturbación. Fueron iluminados con luz difusa en la parte de arriba. La temperatura y las características del medio utilizado en los experimentos se describen en la sección “Huevos y larvas de *Ambystoma granulorum*”.

Se determinó la respuesta funcional durante la segunda, cuarta, sexta y octava semana

posterior a la eclosión de *A. granulorum*. En total, se realizaron 12 experimentos utilizando únicamente las especies de presas de menor tamaño y con menor biomasa (*Alona glabra*, *C. dubia* y *H. incongruens*), es decir, se realizó un experimento utilizando cada especie por separado durante las semanas antes mencionadas.

Los experimentos constaron de cinco densidades de cada especie presa: 0.2, 0.4, 0.8, 1.6 y 3.2 ind./ml en recipientes de plástico de 100 ml conteniendo 50 ml de medio EPA con cuatro repeticiones, es decir, los tratamientos tenían 10, 20, 40, 80 y 160 presas. Del mismo modo que en la respuesta funcional, las larvas de *A. granulorum* se mantuvieron en ayuno de dos horas y se procedió con los mismos tiempos de alimentación y conteo de zooplancton (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002).

La respuesta funcional se determinó mediante la tendencia que presentaron el número de individuos ingeridos contra el número de individuos colocados inicialmente en el medio. Se realizaron regresiones mediante la ecuación de Holling tipo II, ya que esta fue la que correspondió mejor con los datos (Trexler *et al.*, 1988):

$$f = \frac{a \cdot x}{c + x}$$

Biomasa zooplanctónica ingerida

Para determinar el peso seco de las especies presas ingeridas de cladóceros; primeramente se fijaron 30 individuos adultos de cada especie en una solución de formol al 4 %. Posteriormente, se midieron mediante un microscopio óptico (Nikon Eclipse E600) a 40, 100 y 200 X y cámara lúcida calibrada (Nikon Y-IDT). Se tomó la morfometría de la longitud y el ancho de cada individuo. Con los datos de la longitud, se logró determinar el peso seco mediante la siguiente fórmula (Watkins *et al.*, 2011):

$$W = \alpha L^{\beta}$$

ó su transformación logarítmica:

$$\ln(W) = \ln(\alpha) + \beta \ln(L)$$

Donde:

W es el peso expresado en μg .

L es la longitud en mm.

β es la pendiente de la relación logarítmica (variable entre las diferentes especies).

$\ln(\alpha)$ es la intersección (variable entre las diferentes especies).

En el caso de las especies que carecían de los valores α y β , se utilizaron las tablas de Dumont *et al.* (1975) y para el caso de *H. incongruens*, se midieron 30 individuos adultos. Posteriormente, se realizaron 30 placas de aluminio llevándose a peso constante en una incubadora a 65 °C. Se colocó un ostrácodo por placa previamente medido. Nuevamente, cada placa con un individuo, fue colocado a 65 °C hasta registrar un peso constante. Para determinar el peso de los individuos de *H. incongruens*, al peso final de las placas con un individuo, se le restó el peso constante de las placas de aluminio vacías. Con estos valores se obtuvo la media de las diferencias expresadas en μg , el cual fue el peso tomado para la biomasa de *H. incongruens*. Para determinar los pesos se utilizó una microbalanza (CAHN C-33).

Los datos de biomasa por individuo de cada especie, se multiplicaron por el número de individuos ingeridos por *A. granulorum* en los experimentos de preferencia alimentaria. De esta forma, se estimó la biomasa total ingerida por *A. granulorum*, así como la biomasa ingerida por especie durante las ocho semanas de estudio.

Análisis estadístico

Se utilizó la correlación lineal de Pearson con las medidas de la longitud total contra la longitud de la boca de las larvas de *A. granulorum* para determinar el tipo de crecimiento. La fórmula utilizada fue:

$$y = mx + b$$

Los datos obtenidos de los experimentos de preferencia alimentaria fueron analizados mediante el índice de preferencia de alfa de Manly estandarizado, el cual utiliza el logaritmo de las proporciones de individuos ingeridos contra el número de individuos totales durante el inicio del experimento. Este índice tiene valores que varían de 0 a 1. Si el valor es mayor a $1/C$ (C = número de diferentes especies de presas), existe preferencia por la presa y si es menor no existe preferencia. Los valores para cada presa se expresan mediante la siguiente fórmula (Manly, 1973; Krebs, 1999; Manly *et al.*, 2002):

$$\alpha_i = \frac{\log p_i}{\sum_{i=1}^m p_j}$$

Donde:

α_i = Índice de preferencia de alfa de Manly para la especie i .

p_i, p_j = Proporción de las presas restantes de la especie i o j al final del experimento = e_i/n_i . e_i = Número de presas de la especie i que permanecieron vivas al final del experimento.

n_i = Número de presas de la especie i al inicio del experimento.

m = Número de especies presa.

Finalmente, se realizó una prueba de ANDEVA (análisis de varianza) para determinar si existen diferencias significativas entre los consumos de biomasa de las larvas de *A. granulorum* durante las ocho semanas de experimento, tanto totales como por especie (Sokal y Rohlf, 1995).

Resultados

Los resultados obtenidos de los experimentos de preferencia alimentaria indican un cambio en la selectividad de presas durante las ocho semanas del estudio. Las tendencias en la selectividad de las larvas de *Ambystoma granulosum* fueron favorecidas hacia la presa de talla pequeña *Alona glabra* hasta la quinta semana, posteriormente, disminuye la selectividad hacia este tipo de presa hasta ser evitada en la séptima y octava semana (tabla 1). Las presas de talla mayores *Simocephalus vetulus* y *Daphnia pulex* formaron parte de la dieta a lo largo del periodo de estudio, siendo éstas indistinguibles para *A. granulosum* hasta la sexta semana donde las ingiere indistintamente. No obstante, durante la séptima y octava semana de estudio, *D. pulex* fue seleccionada ampliamente respecto a las otras especies de presas. Contrario a esto, la especie *Ceriodaphnia dubia* solo fue preferida durante la séptima semana (tabla 1, figura 6). Sin embargo, *C. dubia* fue evitada durante el resto del periodo de estudio, siendo el mismo caso para el ostrácodo *Heterocypris incongruens*. Por lo tanto, en la figura 6 se observa como las larvas de *A. granulosum* cambian su dieta a lo largo de su desarrollo ontogenético, integrando determinadas presas a su dieta y evitando otras.

Tabla 1: Morfometría y biomasa de las presas ofrecidas de zooplancton. Los datos están basados en 30 individuos adultos de cada especie \pm error estándar

| Presa | Longitud (μm) | Ancho (μm) | Biomasa (μg) |
|---------------------------------|----------------------------|-------------------------|---------------------------|
| <i>Alona glabra</i> | 361 \pm 2 | 249 \pm 1 | 0.85 |
| <i>Ceriodaphnia dubia</i> | 834 \pm 4 | 617 \pm 4 | 7 |
| <i>Heterocypris incongruens</i> | 610 \pm 2 | 369 \pm 2 | 24 |
| <i>Simocephalus vetulus</i> | 1570 \pm 17 | 1046 \pm 15 | 26 |
| <i>Daphnia pulex</i> | 2161 \pm 28 | 1186 \pm 18 | 26 |

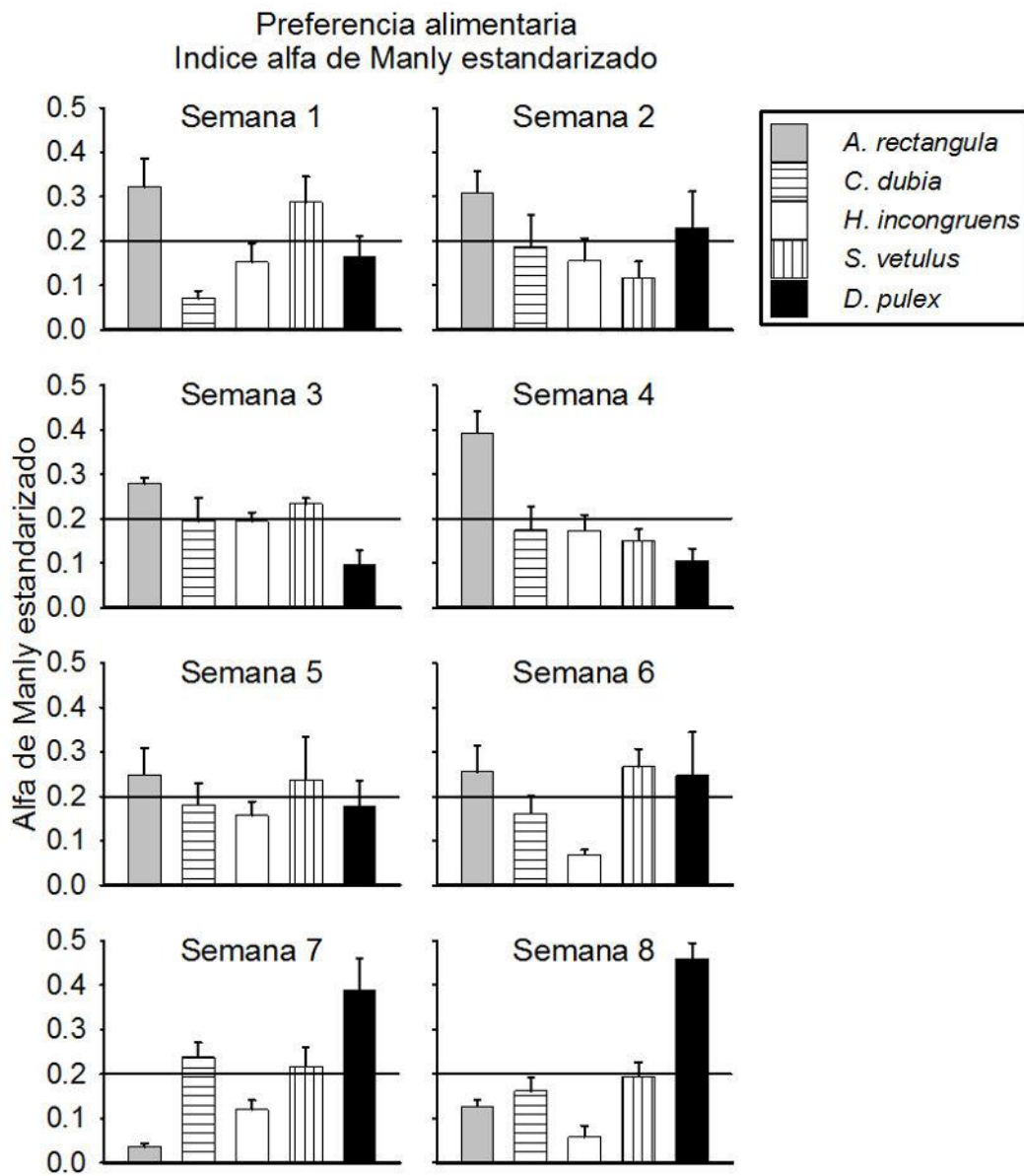


Figura 6: Preferencia alimentaria de *Ambystoma granulosum* sobre cinco especies de zooplancton durante ocho semanas. Los valores sobre la línea indican preferencia

Los resultados obtenidos al cuantificar la respuesta funcional muestran curvas con tendencia hiperbólica. Independientemente de la presa utilizada y de las edades de *A. granulosum* en este estudio, se denota un incremento en el número de individuos ingeridos de acuerdo al aumento de individuos en el medio, sin embargo proporcionalmente menor. La respuesta funcional con *C. dubia* muestra un aumento en el consumo conforme el desarrollo ontogenético de *A. granulosum*; mientras que el consumo de *A. glabra* aumenta hasta la sexta semana y disminuye posteriormente, lo que concuerda con los resultados de preferencia alimentaria. Asimismo, se observó que la tendencia en el consumo de *H. incongruens* disminuye conforme el tiempo de vida de *A. granulosum*, es decir, mientras *A. granulosum* alcanza una mayor talla, disminuye su consumo sobre *H. incongruens*; esto también concuerda con los resultados de preferencia alimentaria, donde es menos consumido durante las últimas semanas (figura 7).

Respuesta funcional

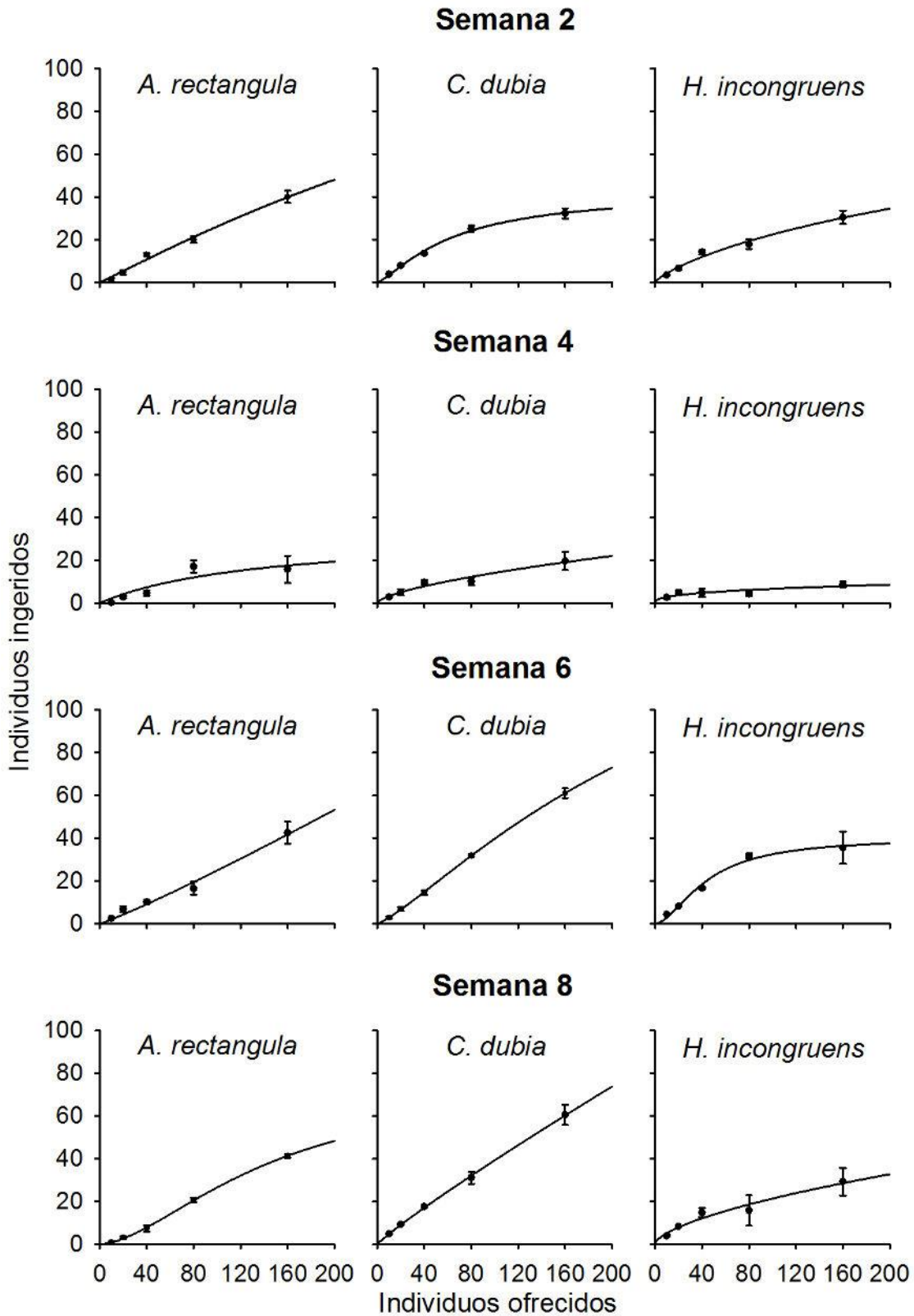


Figura 7: Respuesta funcional sobre dos cladóceros y un ostrácodo de talla pequeña. Cada punto indica el promedio y barra de

error basado en cuatro repeticiones

Se observó que el consumo de biomasa durante las primeras cinco semanas de vida fue bajo y constante. Durante la sexta, séptima y octava semana de vida aumenta el consumo total de biomasa (figura 8, tabla 2). Cabe destacar que durante estas semanas se observó un incremento mayor en la longitud total y la longitud de la boca de *A. granulorum* (figuras 14 y 15).

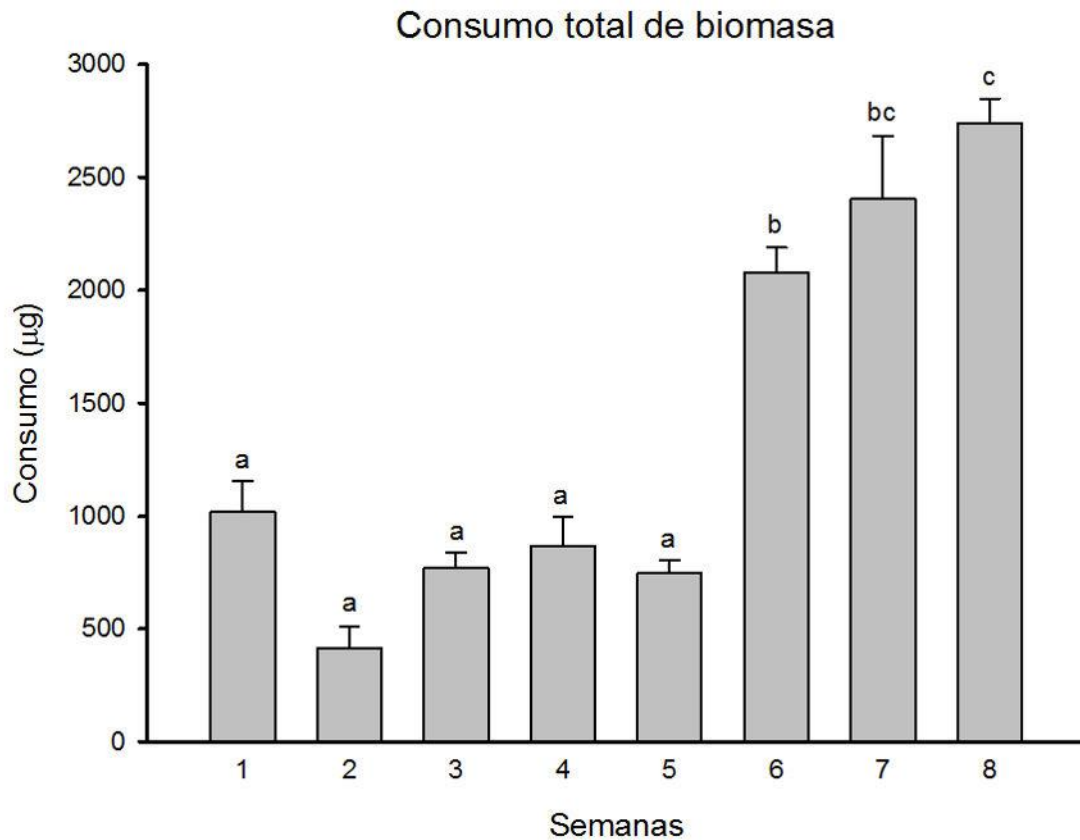


Figura 8: Consumo total de biomasa de *A. granulorum* basado en los consumos de preferencia alimentaria. Cada barra indica el promedio y barra de error basados en cuatro repeticiones. Letras diferentes indican diferencias significativas

Tabla 2: Evaluación estadística de ANDEVA entre los consumos semanales de biomasa por *A. granulorum*. Donde DF: grados de libertad, SS: suma de cuadrados y MS: cuadrados medios

| Fuente de variación | DF | SS | MS | F | P |
|---------------------|----|------------|------------|--------|--------|
| Entre grupos | 7 | 21894640.7 | 3127805.81 | 40.256 | <0.001 |
| Residuo | 24 | 1864765.76 | 77698.573 | | |
| Total | 31 | 23759406.4 | | | |

A pesar de que el consumo total de biomasa incrementó a lo largo de las ocho semanas, el consumo entre las especies presas presentó tendencias diferentes. La ingestión de *A. glabra* fue aleatoria durante las ocho semanas, es decir, no se encontró ningún patrón de consumo de la primera a la octava semana (figura 9, tabla 3).

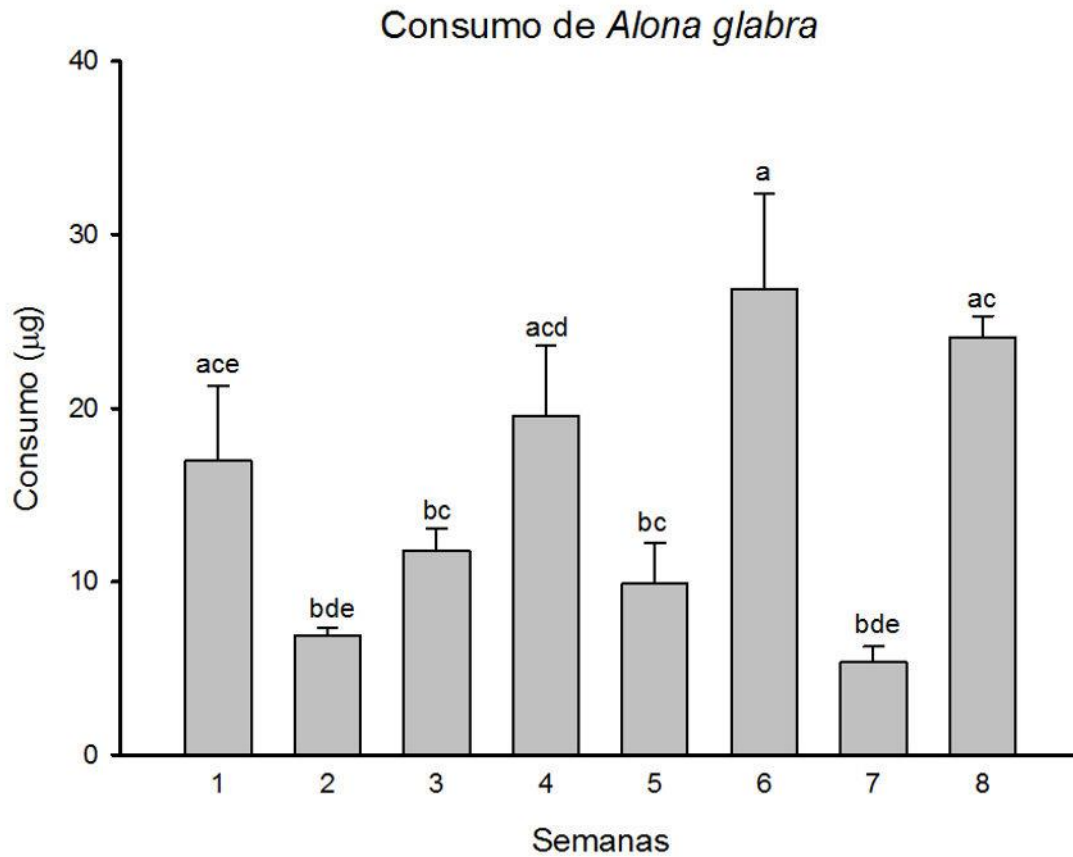


Figura 9: Consumo de biomasa de *A. glabra* por *A. granulorum* basado en los consumos de preferencia alimentaria. Cada barra indica el promedio y barra de error basados en cuatro repeticiones. Letras diferentes indican diferencias significativas

Tabla 3: Evaluación estadística de ANDEVA entre los consumos semanales de biomasa de *A. glabra* por *A. granulorum*. Donde DF: grados de libertad, SS: suma de cuadrados y MS: cuadrados medios

| Fuente de variación | DF | SS | MS | F | P |
|---------------------|----|----------|--------|-------|--------|
| Entre grupos | 7 | 1766.872 | 252.41 | 6.681 | <0.001 |
| Residuo | 24 | 906.692 | 37.779 | | |
| Total | 31 | 2673.564 | | | |

El consumo de *C. dubia* por *A. granulosum* mostró un aumento constante desde la primera hasta la octava semana siendo estadísticamente significativo conforme a las ocho semanas de estudio (tabla 4). Se observó una ingestión baja en las primeras dos semanas, posteriormente aumentó gradualmente, hasta la sexta, séptima y octava semana, donde es significativamente mayor a las primeras dos semanas (figura 10).

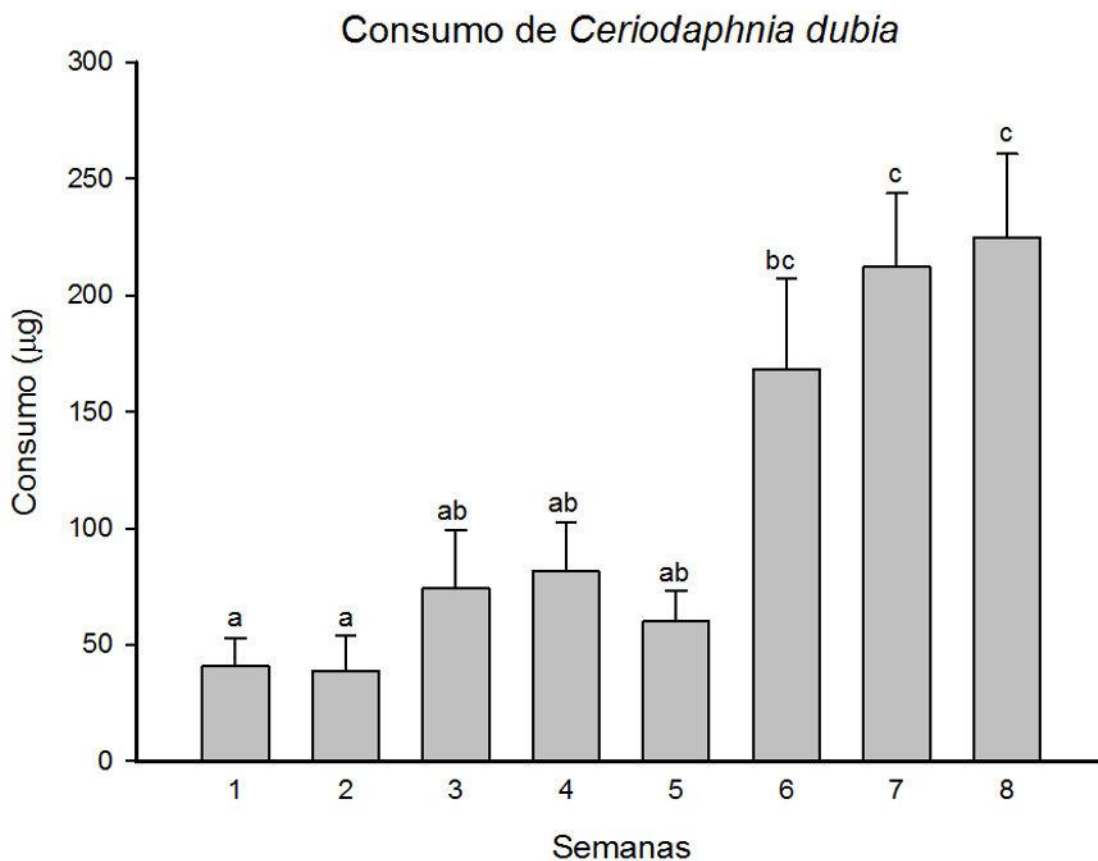


Figura 10: Consumo de biomasa de *C. dubia* por *A. granulosum* basado en los consumos de preferencia alimentaria. Cada barra indica el promedio y barra de error basados en cuatro repeticiones. Letras diferentes indican diferencias significativas

Tabla 4: Evaluación estadística de ANDEVA entre los consumos semanales de biomasa de *C. dubia* por *A. granulosum*. Donde DF: grados de libertad, SS: suma de cuadrados y MS: cuadrados medios

| Fuente de variación | DF | SS | MS | F | P |
|---------------------|----|------------|-----------|-------|--------|
| Entre grupos | 7 | 165277.732 | 23611.105 | 8.673 | <0.001 |
| Residuo | 24 | 65333.963 | 2722.248 | | |
| Total | 31 | 230611.695 | | | |

Ambystoma granulosum no presentó cambios significativos en el consumo de la presa *H. incongruens* (tabla 5), la cual fue una presa evitada durante las ocho semanas de estudio (figura 6), no obstante, esta conforma una gran parte de la biomasa total ingerida por *A. granulosum* en las ocho semanas de estudio (figura 11).

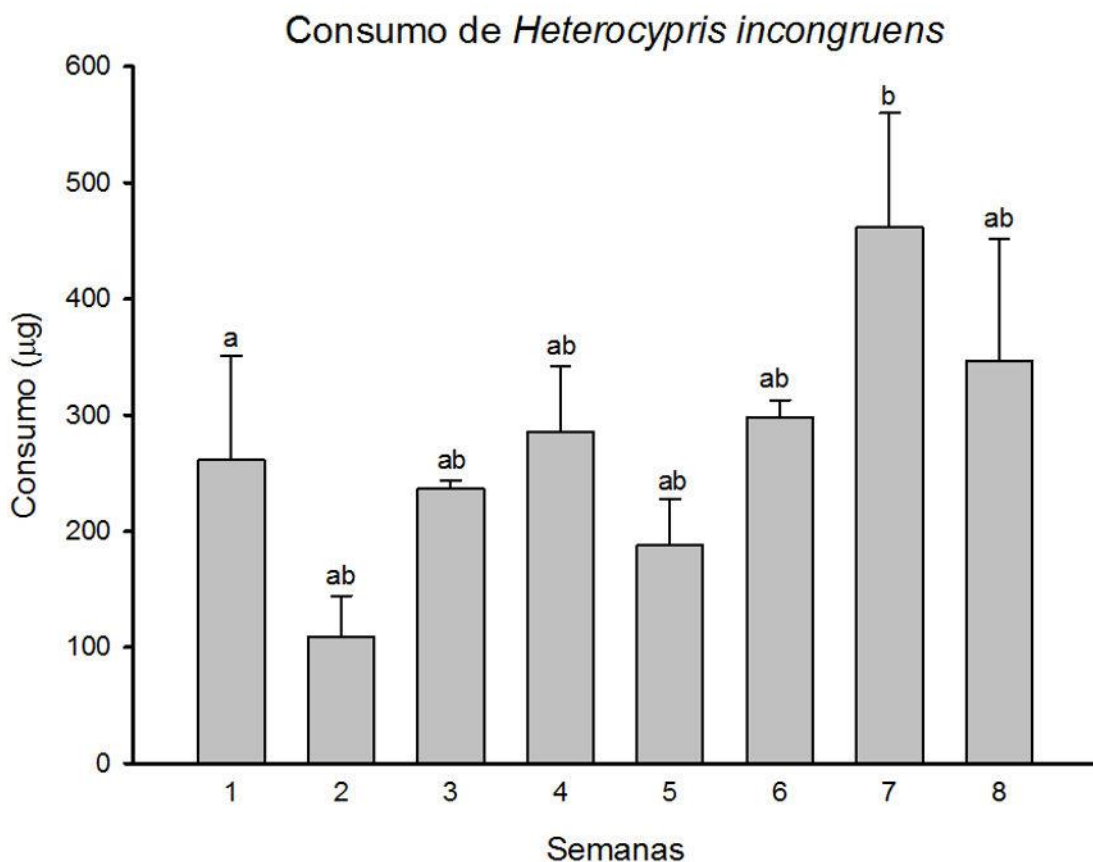


Figura 11: Consumo de biomasa de *H. incongruens* por *A. granulosum* basado en los consumos de preferencia alimentaria. Cada barra indica el promedio y barra de error basados en cuatro repeticiones. Letras diferentes indican diferencias significativas

Tabla 5: Evaluación estadística de ANDEVA entre los consumos semanales de biomasa de *H. incongruens* por *A. granulosum*. Donde DF: grados de libertad, SS: suma de cuadrados y MS: cuadrados medios

| Fuente de variación | DF | SS | MS | F | P |
|---------------------|----|------------|-----------|-------|-------|
| Entre grupos | 7 | 308748.338 | 44106.905 | 2.525 | 0.043 |
| Residuo | 24 | 419247.743 | 17468.656 | | |
| Total | 31 | 727996.081 | | | |

La ingestión de la presa *S. vetulus* cambió conforme el desarrollo ontogenético de *A. granulosum*, en las primeras cinco semanas se observó un consumo bajo constante y posteriormente, de la semana seis a la ocho, se observa un aumento significativo en la ingestión de biomasa (figura 12, tabla 6).

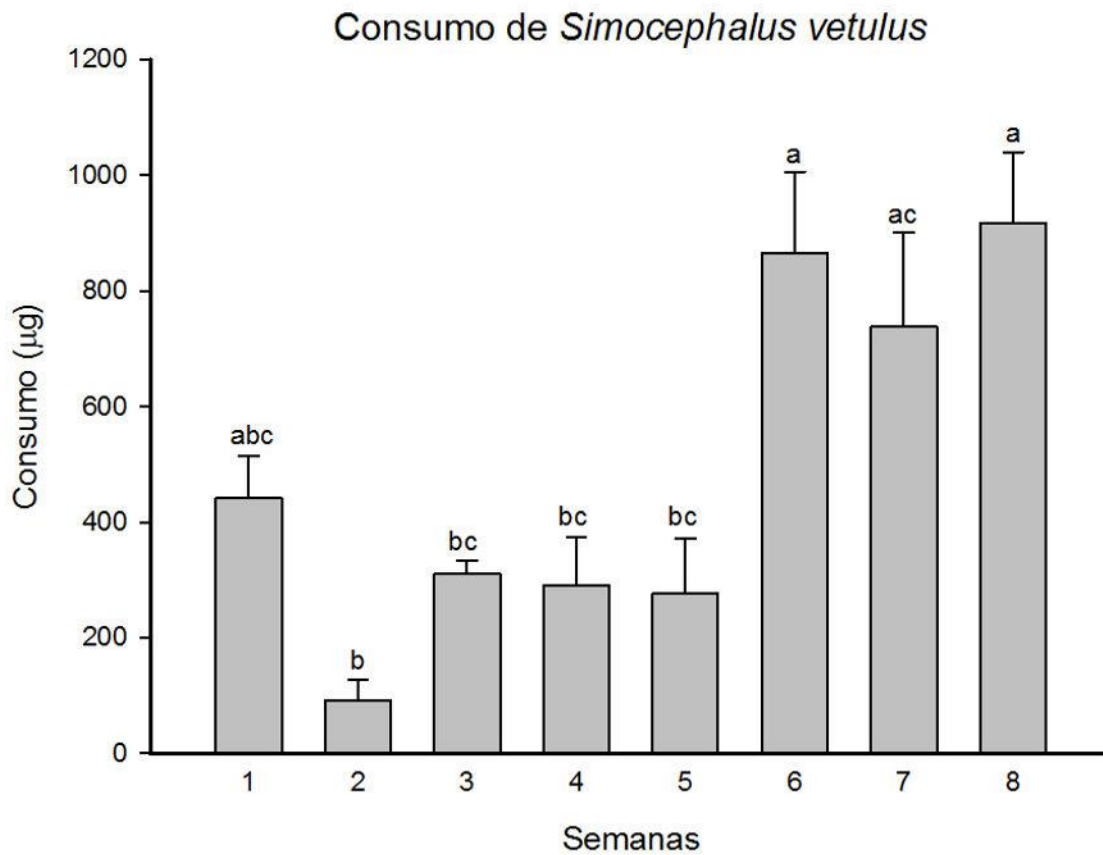


Figura 12: Consumo de biomasa de *S. vetulus* por *A. granulosum* basado en los consumos de preferencia alimentaria. Cada barra indica el promedio y barra de error basados en cuatro repeticiones. Letras diferentes indican diferencias significativas

Tabla 6: Evaluación estadística de ANDEVA entre los consumos semanales de biomasa de *S. vetulus* por *A. granulosum*. Donde DF: grados de libertad, SS: suma de cuadrados y MS: cuadrados medios

| Fuente de variación | DF | SS | MS | F | P |
|---------------------|----|------------|------------|------|--------|
| Entre grupos | 7 | 2647136.39 | 378162.341 | 8.94 | <0.001 |
| Residuo | 24 | 1015158.89 | 42298.287 | | |
| Total | 31 | 3662295.27 | | | |

El consumo de la presa *D. pulex* por *A. granulorum* fue aumentando gradualmente al igual que el consumo total de biomasa. Cabe destacar que entre esta especie y *S. vetulus*, conforman la mayor parte de la dieta de las larvas de *A. granulorum*, a pesar de los resultados de las preferencias alimentarias (figura 13). Se presentaron diferencias significativas en el consumo de biomasa por las larvas, del mismo modo que en el consumo total de biomasa. Se formaron tres grupos diferentes, uno compuesto por las primeras cinco semanas, la sexta semana junto con la séptima y la séptima y octava semana juntas (figura 12, tabla 7).

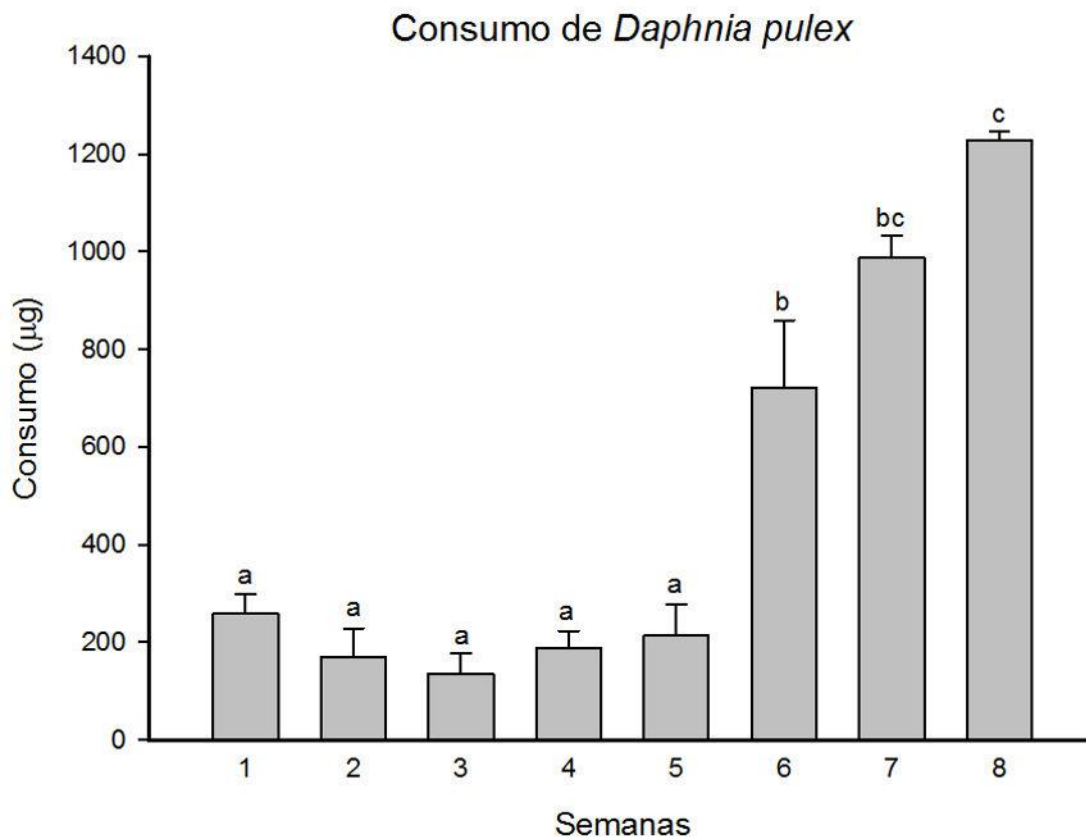


Figura 13: Consumo de biomasa de *D. pulex* por *A. granulorum* basado en los consumos de preferencia alimentaria. Cada barra indica el promedio y barra de error basados en cuatro repeticiones. Letras diferentes indican diferencias significativas

Tabla 7: Evaluación estadística de ANDEVA entre los consumos semanales de biomasa de *D. pulex* por *A. granulorum*. Donde DF: grados de libertad, SS: suma de cuadrados y MS: cuadrados medios

| Fuente de variación | DF | SS | MS | F | P |
|---------------------|----|------------|------------|--------|--------|
| Entre grupos | 7 | 5162193.32 | 737456.188 | 43.432 | <0.001 |
| Residuo | 24 | 407512.207 | 16979.675 | | |
| Total | 31 | 5569705.52 | | | |

La longitud del cuerpo de *A. granulorum* durante la primera semana fue de 12.84 ± 0.16 mm y su boca midió 2.66 ± 0.06 mm. Para la última semana de estudio, hubo un incremento en la longitud del cuerpo a 29.87 ± 1.48 , mientras que el tamaño de la boca aumentó a 5.75 ± 0.21 mm (figura 14 y 15). Estos valores fueron utilizados para conocer el tipo del crecimiento que presenta *A. granulorum*. Los valores mostraron una tendencia lineal, por lo que el grado del aumento en el tamaño de la boca y longitud total son proporcionales, es decir, aumentan de tamaño en el mismo grado (figura 16).

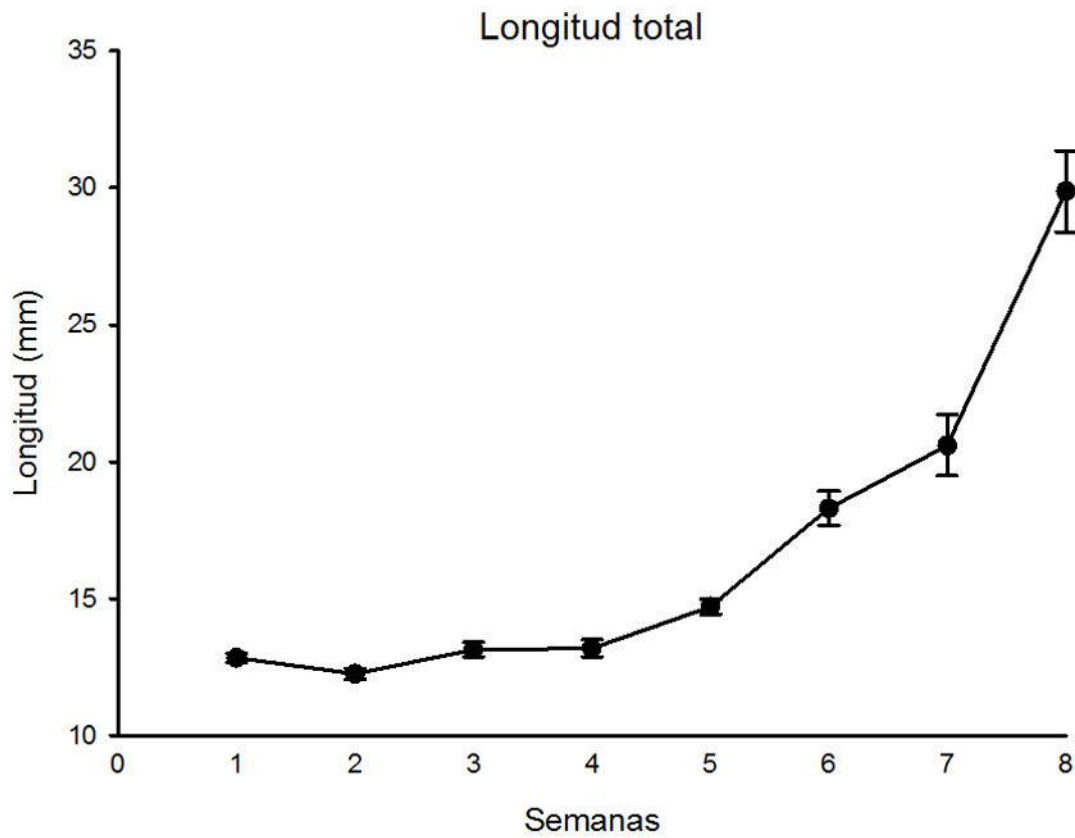


Figura 14: Longitud total promedio de *A. granulorum* basado en 10 repeticiones, las barras indican el error estándar

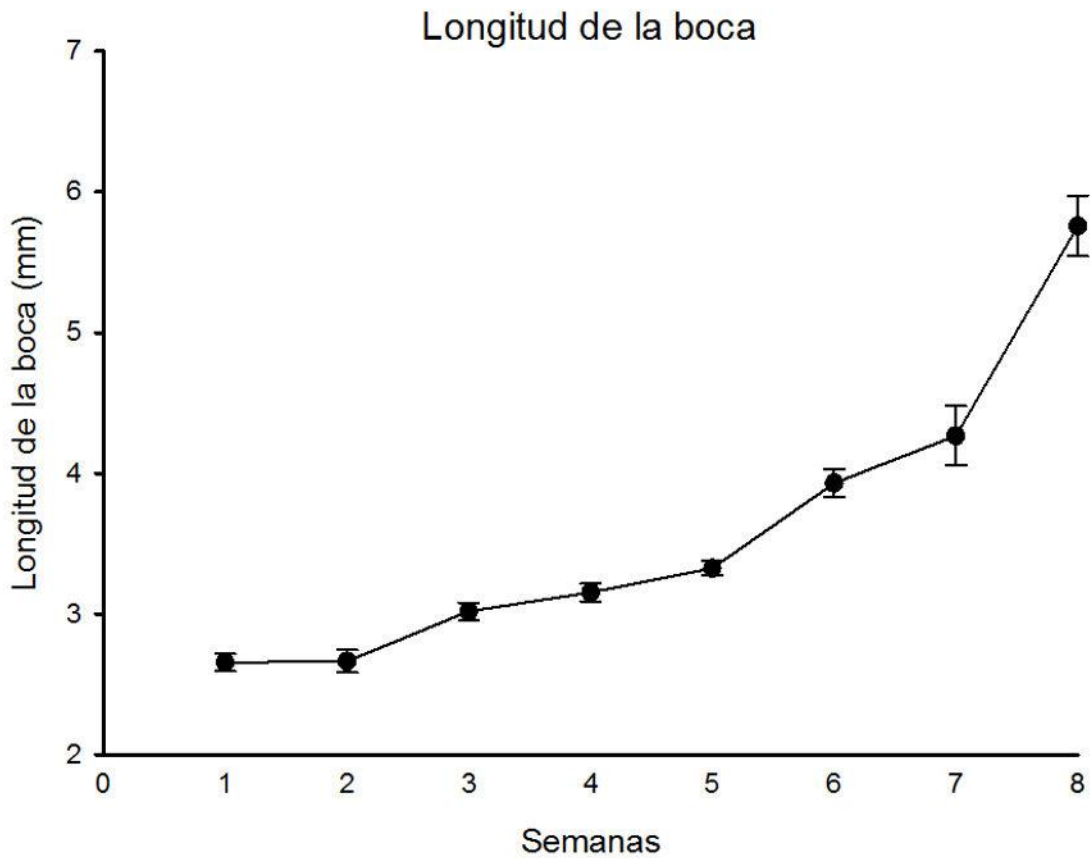


Figura 15: Longitud de la boca promedio de *A. granulorum* basado en 10 repeticiones, las barras indican el error estándar

Se observó que el aumento en la talla de la boca y en la longitud total presentaron una curva de la misma forma, asimismo, el consumo de biomasa aumentó conforme estas dos medidas. La correlación existente entre la longitud total y el tamaño de la boca se presentan en la figura 16.

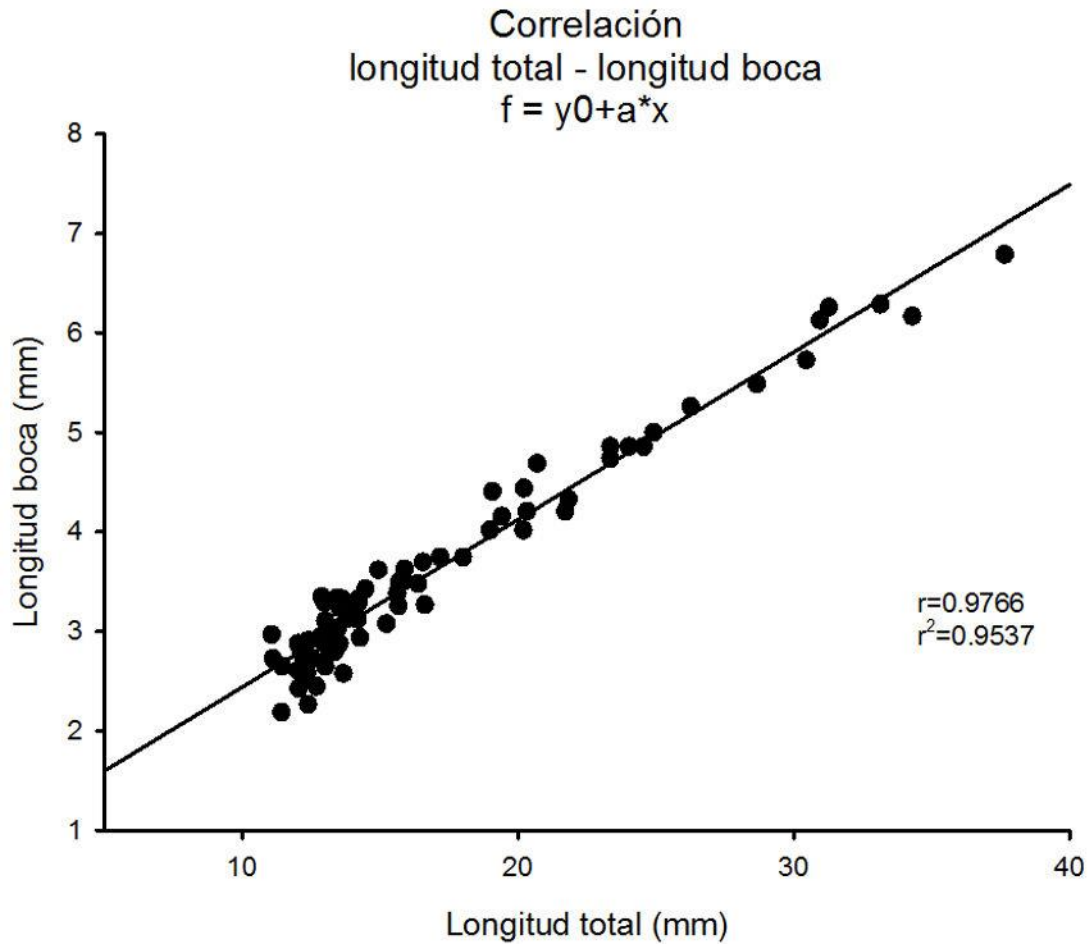


Figura 16: Correlación lineal de Pearson entre la longitud total y la longitud de la boca de *A. granulosum*

El alto coeficiente de determinación que existe entre la longitud total y la longitud de la boca indica que la boca y el cuerpo *A. granulosum* crecen proporcionalmente.

Discusión

Los cladóceros constituyen una buena dieta para las etapas larvales tempranas de varias especies de vertebrados acuáticos como peces, anfibios y aves (O'Sullivan y Reynolds, 2004), ya que abundan en sistemas acuáticos y presentan ciclos de vida cortos (Dodson y Frey, 2007). La diversidad de cladóceros que existe en el ambiente de *A. granulorum* (García-García *et al.*, 2012) permite que exista una amplia gama de presas susceptibles para esta especie, por lo que podrá seleccionar a su presa, eligiendo la que contenga mayor contenido nutrimental (Viertel, 1992).

La selección de presas en depredadores ambystomátidos está dada por el tamaño de la presa (visibilidad) y limitada por el tamaño de la boca de las larvas (Alavarado-Díaz *et al.*, 2003). Por tal motivo, a pesar de que las presas que aportan mayor cantidad de biomasa *i.e.* *Daphnia pulex* y *Simocephalus vetulus* estaban disponibles, *A. granulorum* ingirió principalmente *Alona glabra* en tanto que fue capaz de ingerir las presas más grandes. Los ambystomátidos al igual que otros anfibios en etapas larvales, buscarán siempre las presas que les puedan aportar mayor cantidad de energía (Viertel, 1992).

Existen diferencias en la calidad nutricional del zooplancton, es decir, cada tipo de presa aporta distintas cantidades de calorías dependiendo de la especie y del alimento del cual se alimentan (Ahlgren *et al.*, 1990). Se ha reportado que las especies de la familia Daphniidae aportan aproximadamente el 11% de su peso seco en lípidos por lo que resultan ser una buena fuente de energía para los depredadores acuáticos (Macedo y Pinto-Coehlo, 2001) como *A. granulorum* que es un depredador (Chaparro, 2007). Asimismo, todos los cladóceros además de aportar nutrientes, aportan enzimas que ayudan a asimilar y/o degradar de mejor manera el alimento que consuman (Prieto y Atencio, 2008).

Conocer las dietas óptimas de las larvas de *Ambystoma* tiene gran importancia especialmente para la conservación *ex situ*. De no ser así, se ha demostrado que las diferencias nutricionales en las dietas de las larvas de *Ambystoma*, favorecen en el crecimiento disperejo de las larvas, propiciando interferencia entre con-específicos e incluso el canibalismo. De esta forma se reduce la eficiencia biológica de la especie al aumentar la mortalidad (Walls, 1998; Johnson *et al.*, 2003; Anderson *et al.*, 2013).

Dentro del ambiente de este ajolote abundan las especies *Ceriodaphnia dubia*, *S.*

vetulus y *D. pulex* (García-García *et al.*, 2012), mismas que son el alimento ideal de las etapas larvales tempranas de ambystomátidos (McCoy y Savitzky, 2004; Chaparro-Herrera *et al.*, 2011). No obstante, en este estudio se demostró que los quidóridos son presas indispensables para las larvas de *A. granulorum*, ya que *Alona glabra* conforma la presa más seleccionada durante las primeras seis semanas posteriores a la eclosión siendo una presa indispensable para esta etapa. Estos resultados son contrarios a los obtenidos por Chaparro-Herrera *et al.* (2013) en *A. mexicanum*; ya que *A. granulorum* tiene preferencia por *A. glabra* durante las etapas críticas de mortalidad (Zambrano *et al.*, 2003) mientras que *A. mexicanum* tiene preferencia por los ostrácodos en etapas larvales tempranas. Sin embargo, los datos aquí presentes concuerdan en que los quidóridos son presas frecuentes para las larvas de los ambystomátidos; mientras que los ostrácodos, a pesar de formar parte de la dieta, estos son menos ingeridos que los cladóceros (Whiles *et al.*, 2004). Una posible explicación es que los ostrácodos poseen lamelas externas muy calcificadas y un cuerpo muy reducido, por lo tanto, aportan una baja cantidad de calorías para *A. granulorum* (Dole-Olivier *et al.*, 2000; Martens *et al.*, 2008).

Diversos estudios como los de Bardwell *et al.* (2007), Ghioca-Robrecht y Smith (2008), Tumilson y Serviss (2013), demuestran que existe un cambio ontogenético en la selectividad de presa para las larvas de ambystomátidos. No obstante, este cambio se expresa por clases de tallas y no de edad (ya que la talla es variable a una misma edad entre los individuos de *Ambystoma*). Este cambio en la selectividad tiende a verse favorecido hacia presas de mayor tamaño y con mayor contenido de biomasa, por ejemplo, de macrozooplancton por ortópteros o coríxidos. Asimismo, las larvas buscan ingerir un mayor número de individuos si es que las presas de tallas mayores no están disponibles en el ambiente.

En este trabajo, se demostró que *A. granulorum* ingiere mayor cantidad de biomasa conforme su desarrollo ontogenético, de tal forma que al aumentar la longitud total y la longitud de la boca de *A. granulorum*, este tiende a incrementar su consumo, es decir, aumenta su punto de saciedad. Este comportamiento es esperado, considerando que un mayor tamaño somático implica un mayor requerimiento energético y un mayor gasto metabólico (Chaparro, 2007; DuRant y Hopkins, 2008).

Las presas de tamaño grande que ingirió *A. granulorum* (*S. vetulus* y *D. pulex*) durante las ocho semanas posteriores a su eclosión, se deben a que los cladóceros de mayor

tamaño aportan mayor eficiencia en el balance energético y por ende un crecimiento más rápido (Prieto y Atencio, 2008).

Las especies *S. vetulus* y *D. pulex* abundan en la capa litoral de los cuerpos de agua, sin embargo, *A. glabra* y *H. incongruens* no están presentes en uno de los cuerpos de agua donde habita *A. granulorum* debido a la presencia de metales pesados como cromo y aluminio (García-García *et al.*, 2012). No obstante, estas presas fueron utilizadas debido a que tienen hábitos bentónicos como las larvas de ambystomátidos (Chaparro, 2007), además de que ambas especies son frecuentes en otros cuerpos de agua donde habita *A. granulorum* (Chaparro-Herrera *et al.*, 2013).

Los valores de las asíntotas en las respuestas funcionales así como sus tendencias de curva tipo II, indican como *A. granulorum* estructura las densidades de presa de *A. glabra*, *C. dubia* y *H. incongruens*. De tal manera que un gran número de alevines de *A. granulorum* tendría un consumo equilibrado respecto a las presas en su ambiente (Holling, 1959; Fernández-Arhex y Corley, 2004). Asimismo, las larvas de ambystomátidos pueden regular de distinta forma a las comunidades acuáticas. De acuerdo al estadio en el que se encuentre *A. granulorum*, ocupa diferentes niveles tróficos, pueden influenciar directamente en la producción primaria; pueden alimentarse de microinvertebrados y macroinvertebrados, redireccionando su energía a niveles tróficos superiores; incluso pueden ser los depredadores topos de los cuerpos de agua en ausencia de peces depredadores (Real, 1979; Nilsson *et al.*, 2004; Ghioca-Robrecht y Smith, 2008).

Ambystoma granulorum tiene un comportamiento de respuesta funcional semejante al presentado por *A. mexicanum*, ya que ambos consumen de acuerdo a la curva tipo II (Chaparro-Herrera *et al.*, 2013). Por lo que son ecológicamente similares al regular las presas zooplanctónicas.

En comparación con la primera semana, la ingestión total de biomasa por *A. granulorum* se triplicó en la octava semana, por lo que es un depredador que tiene un consumo considerable del zooplancton en sus primeras semanas posteclosión. En la octava semana, *A. granulorum* regula lo equivalente a tres larvas de una semana de edad, es decir, requiere tres veces más energía para su desarrollo en esta etapa. Por estas razones, las larvas de *A. granulorum* no serían viables en cuerpos de aguas con especies exóticas debido a la baja densidad de zooplancton en la naturaleza (Fernando, 1994; Recuero *et al.*,

2010).

Algunas posibilidades para introducir *in situ* y *ex situ* a *A. granulorum* es aumentando las densidades de zooplancton en la naturaleza. La biomanipulación de los cuerpos de agua resulta un método efectivo para lograr este cometido (Merlin-Urbe *et al.*, 2013). Ésta consiste en la remoción de competidores por zooplancton y reducción de tóxicos de cianobacterias, lo que permite un control ascendente-descendente. En ambos casos las densidades de zooplancton aumentarían, permitiendo la viabilidad de *A. granulorum* en los cuerpos de agua (Zambrano *et al.*, 2006).

Los trabajos de conservación *in situ* y *ex situ* para *A. granulorum* e incluso otras especies neotónicas de *Ambystoma*, requieren un trabajo holístico, en el cual se deben de considerar que los cuerpos de agua carezcan de peces depredadores, que existan presas susceptibles tanto para las etapas larvales tempranas como para los estadios adultos y que contenga las condiciones adecuadas para la ovoposición de esta especie (Hoffman *et al.*, 2004; Aguilar-Miguel *et al.*, 2009; Rohr y Palmer, 2013).

Conclusiones

Se observó que *Ambystoma granulorum* tiene preferencia por los cladóceros y baja preferencia por los ostrácodos.

Ambystoma granulorum realizó un cambio ontogenético en la alimentación, de presas de talla pequeña como *Alona glabra* a presas más grandes como *Daphnia pulex*.

La preferencia alimentaria que presenta *A. granulorum* se ve limitada principalmente por el tamaño de su boca.

Ambystoma granulorum casi triplica su consumo de biomasa desde la primera hasta la octava semana posterior a la eclosión. Consume $1020 \pm 136 \mu\text{g}$ en la primera semana y $2738 \pm 111 \mu\text{g}$ en la octava semana.

Ambystoma granulorum presenta una respuesta funcional densodependiente o de tipo III.

Ambystoma granulorum presenta un crecimiento somático de tipo isométrico.

Literatura citada

Aguilar, X., AG. Casas. 2009. Anfibios y reptiles; en: *La diversidad biológica del Estado de México, estudio de Estado*. Edit. Gobierno del estado de México. México. Pp. 125-130.

Aguilar-Miguel, X. 2005. *Ambystoma granulorum*. Algunas especies de anfibios y reptiles contenidos en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Facultad de Ciencias, Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Universidad Autónoma del Estado de México. SNIB-CONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X., BG. Legorreta, G. Casas-Andreu. 2009. Reproducción *ex situ* en *Ambystoma granulorum* y *Ambystoma lermaense* (AMPHIBIA: AMBYSTOMATIDAE). *Acta Zoológica Mexicana*. 25: 443-454.

Ahlgren, G., L. Lundstedt, M. Brett, C. Forsberg. 1990. Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *Journal of Plankton Research*. 12(4): 809-818.

Alavarado-Díaz, J., P. García-Garrido, I. Suazo-Ortuño. 2003. Food habits of a paedomorphic population of the mexican salamander, *Ambystoma ordinarium* (Caudata: Ambystomatidae). *The Southwestern Naturalist*. 48(1): 100-102.

Andersen, T., JJ. Elser, DO. Hessen. 2004. Stoichiometry and population dynamics. *Ecology Letters*. 7: 884-900.

Anderson, JM. 1967. A comparison of the life histories of coastal and montane populations of *Ambystoma macrodactylum* in California. *The American Midland Naturalist*. 77: 323-355.

Anderson, TL., CL. Mott, TD. Levine, HH. Whiteman. 2013. Life cycle complexity influences intraguild predation and cannibalism in pond communities. *Copeia*. 2013(2): 284-291.

Armstrong, JB., GM. Malacinski. 1989. *Developmental biology of the axolotl*. Edit. Oxford University Press. Inglaterra. 320 pp.

Bardwell, JH., CM. Ritzi, JA. Parkhurst. 2007. Dietary selection among different size classes of larval *Ambystoma jeffersonianum* (Jefferson salamanders). *Northeastern Naturalist*. 14(2): 293-299.

Bartra, R. 2011. *Axolotlada: vida y mito de un anfibio mexicano*. Edit. Fondo de Cultura Económica. México. 416 pp.

Begon, M., CR. Townsend, JL. Harper. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystems*. Cuarta edición. Edit. Blackwell Publishing. USA. 738 pp.

Borowitzka, MA., LJ. Borowitzka. 1988. *Micro-algal biotechnology*. Edit. Cambridge University Press. Cambridge. 477 pp.

Casas, AG., AR. Cruz, MX. Aguilar. 2004. Un regalo poco conocido de México al mundo: El ajolote o axolotl (AMBYSTOMA: CAUDATA: AMPHIBIA). Con algunas notas sobre la crítica situación de sus poblaciones. *Ciencia Ergo Sum*. 10: 304-308.

Chaparro, HD. 2007. *Biología de la alimentación de Ambystoma mexicanum: implicaciones para su conservación*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

Chaparro-Herrera, HD., S. Nandini, SSS. Sarma, L. Zambrano. 2011. Feeding behaviour of larval *Ambystoma mexicanum*. *Amphibia-Reptilia*. 32: 509-517.

Chaparro-Herrera, HD., S. Nandini; SSS. Sarma. 2013. Effect of water quality on the feeding ecology of axolotl *Ambystoma mexicanum*. *Journal of Limnology*. 72(3): 555-563.

Denöel, M., HH. Whiteman, SA. Wissinger. 2006. Temporal shift of diet in alternative cannibalistic morphs of the tiger salamander. *Biological Journal of the Linnean Society*. 89: 373-382.

Dodson, S., DG. Frey. 2001. *Cladocera and other brachiopoda in ecology and classification of North America freshwater invertebrates*. Edit. Academic Press Inc. San Diego. 786 pp.

Dole-Olivier, MJ., DM. Galassi, P. Marmonier, MC. Creuzé. 2000. The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwater Biology*. 44: 63-91.

Domínguez-Domínguez, O., S. Nandini, SSS. Sarma. 2002. Larval feeding behaviour of the endangered fish golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi*, implications for conservation of an endangered species. *Fisheries Management and Ecology*. 9: 285-291.

Du Rant, SE., WA. Hopkins. 2008. Amphibian predation on larval mosquitoes. *Canadian Journal of Zoology*. 86: 1159-1164.

Fernández-Arhex, V., JC. Corley. 2004. La respuesta funcional: una revisión y guía experimental. *Ecología Austral*. 14: 83-93.

Fernando, CH. 1994. Zooplankton, fish and fisheries in tropical freshwaters. *Hydrobiologia*. 272(1-3): 105-123.

Frías-Alvarez, P., VT. Vredenburg, M. Familiar-López, JE. Longcore, E. González-Bernal, G. Santos-Barrera, L. Zambrano, G. Parra-Olea. 2008. Chytridiomycosis survey in wild and captive Mexican amphibians. *EcoHealth*. 5: 18-26.

Frost, DR. 2009. *Amphibian species of the world: an online reference*. Version 5.3 (12 february, 2009). Electronic database accesible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/> American Museum of Natural History, New York, USA.

García-García, G., S. Nandini, SSS. Sarma, F. Martínez-Jerónimo, J. Jiménez-Contreras. 2012. Impact of chromium and aluminium pollution on the diversity of zooplankton: a case study in the Chimaliapan wetland (Rmasar site) (Lerma basin, Mexico). *Journal of Environmental Science and Health, Part A: Toxic/Hazardous Substances and Environmental Engineering*. 47(4): 534-547.

Ghioca-Robrecht, DM., LM. Smith. 2008. Feeding ecology of polymorphic larval barred tiger salamander in playas of the Southern Great Plains. *Canadian Journal of Zoology*. 86: 554-563.

Gilbert, SF. 2010. *Developmental biology*. Novena edición. Edit. Sinauer Associates Inc. U.S.A. 792 pp.

Gill, AB. 2003. The dynamics of prey choice in fish: the importance of prey size and satiation. *Journal of Fish Biology*. 63: 105-116.

Hoffman, RL., GL. Larson, B. Samora. 2004. Responses of *Ambystoma gracile* to the removal of introduced nonnative fish from a mountain lake. *Journal of Herpetology*. 38(4): 578-585.

Holling, CS. 1959. The component of predation as revealed by a study of small mammal predation of the european pine sawfly. *The Canadian Entomologist*. 91: 293-320).

Jeschke, JM., M. Kopp, R. Tollrian. 2002. Predator functional responses: discriminating

between handling and digesting prey. *Ecological Monographs*. 72(1): 95-112.

Jeschke, JM., M. Kopp, R. Tollrian. 2004. Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biological Reviews*. 79: 337-349.

Juanes, F., JA. Buckel, FS. Scharf. 2002. Feeding ecology of piscivorous fishes; en: *Handbook of Fish Biology and Fisheries*. Volumen I. Edit. Blackwell Publishing. Inglaterra. Pp. 267-283.

Johnson, CK., R. Voss. 2013. Salamander paedomorphosis: linking thyroid hormone to life history and life cycle evolution. *Current Topics in Developmental Biology*. 103: 229-258.

Johnson, EB., P. Bierzychudek, HH. Whiteman. 2003. Potential of prey size and type to affect foraging asymmetries in tiger salamder (*Ambystoma tigrinum nebulosum*) larvae. *Canadian Journal of Zoology*. 81: 1726-1735.

Krebs, CJ. 1999. *Ecological methodology*. Segunda edición. Edit. Addison Wesley Longman. USA. 620 pp.

Krebs, CJ. 2008. *The ecological world view*. Edit. CSIRO Publishing. Inglaterra. 574 pp.

Lampert, W., U. Sommer. 2007. *Limnoecology*. Edit. Oxford University Press. USA. 324 pp.

Macedo, CF., RM. Pinto-Coehlo. 2001. Nutritional status response of *Daphnia laevis* and *Moina micrura* from a tropical reservoir to different algal diets: *Scendesemus quadricauda* and *Ankistrodesmus gracilis*. *Brazilian Journal of Biology*. 61(4): 555-562.

Manly, BF. 1973. A linear model for frequency-dependent selection by predators. *Researches in Population Ecology*. 14: 137-150.

Manly, BF., LL. McDonald, DL. Thomas, TL. McDonald, WP. Erickson. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Segunda edición. Edit. Khuver Academic Publishers. USA. 221 pp.

Martens, K., I. Schön, C. Meisch, DJ. Horne. 2008. Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*. 595: 185-193.

Maya, MG. 2006. *Aspectos de mantenimiento y desarrollo en cautiverio del ajolote mexicano (Ambystoma mexicanum)*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 36 pp.

McCoy, W., AH. Savitzky. 2004. Feeding ecology of larval *Ambystoma mabeei* (Urodela: Ambystomatidae). *Southeastern Naturalist*. 3(3): 409-416.

Merlin-Uribe, Y., A. Contreras-Hernandez, M. Astier-Calderon, OP. Jensen, R. Zaragoza, I. Zambrano. Urban expansión into a protected natural área in Mexico City: alternative management scenarios. *Journal of Environmental Planning and Management*. 56(3): 398-411.

Montenegro, J., A. Acosta. 2008. Programa innovador para evaluar uso y preferencia de hábitat. *Universitas Scientiarum*. 13(2): 208-217.

Nandini, S., SSS. Sarma. 2000. Zooplankton preference of two species of freshwater ornamental fish larvae. *Journal of Applied Ichthyology*. 16: 282-284.

Nilsson, PA., FA. Huntingford, JD. Armstrong. 2004. Using the functional response to determine the nature of unequal interference among foragers. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences*. 271: S334-S337.

O'Sullivan, PE., CS. Reynolds. 2004. *The lakes handbook*. Tomo 1. Edit. Blackwell Publishing. USA. 699 pp.

Peltier, WH., CI. Weber. 1985. *Methods for measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms*. Tercera edición. United States Environmental Protection Agency. EPA/600/4-85/013. 216 pp.

Prieto, M., V. Atencio. 2008. Zooplancton en la larvicultura de peces neotropicales. *Revista MVZ Córdoba*. 13: 1415-1425.

Real, LA. 1979. Ecological determinants of functional response. *Ecology*. 60(3): 481-485.

Recuero, E., J. Cruzado-Cortes, G. Parra-Olea, KR. Zamudio. 2010. Urban aquatic habitats and conservation of highly endangered species: the case of *Ambystoma mexicanum* (Caudata: ambystomatidae). *Annales Zoologici Fennici*. 47: 223-238.

Rohr, JR., BD. Palmer. 2013. Climate change, multiple stressors, and the decline of ectotherms. *Conservation Biology*. 27(4): 741-751.

Rothhaupt, KO. 1990. Changes of the functional response of the rotifers *Brachionus rubens* and *Brachionus calyciflorus* with particle sizes. *Limnology and Oceanography*. 35(1):

24-32.

Sarma, SSS., A. López-Rómulo, S. Nandini. 2003. Larval feeding behaviour of blind fish *Astyanax fasciatus* (Characidae), black tetra *Gymnocorymbus ternetzi* (Characidae) and angel fish *Pterophyllum scalare* (Cichlidae) fed zooplankton. *Hydrobiologia*. 510: 207-216.

Serrano, JM. 2011. Is prevention of water pollution and eutrophication the best option to ensure axolotl survival in its natural environment?. *Salamandra*. 47: 45-49.

Schenk, D., S. Bacher. 2002. Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field. *Journal of Animal Ecology*. 71: 524-531.

Shaffer, HB. 1984. Evolution in a paedomorphic lineage. I. An electrophoretic analysis of the Mexican ambystomatid salamanders. *Evolution*. 38(6): 1194-1206.

Shaffer, HB. 1989. Natural history, ecology, and evolution of the Mexican "axolotls". *Axolotl Newsletter*. 18: 5-11.

Smith, CK., JW. Petranka. 1987. Prey size-distributions and size-specific foraging succes of *Ambystoma* larvae. *Oecologia*. 71: 239-244.

Sokal, RR., FJ. Rohlf. 1995. *The principles and practice of statistics in biological research*. Tercera edición. Edit. Freeman and Company. Nueva York. 887 pp.

Spranz, B. 1973. *Los dioses en los códices mexicanos del grupo Borgia: Una investigación iconográfica*. Edit. Fondo de Cultura Económica. México. 517 pp.

Stephan, E., J. Ensástigue. 2001. El ajolote, otro regalo de México al mundo. *Biodiversitas*. 35: 7-11.

Streams, FA. 1994. Effect of prey size on attack components of the functional response by *Notonecta undulata*. 98: 57-63.

Taylor, EH. 1944. A new ambystomatid salamander from the plateau region of Mexico. *The University of Kansas Science Bulletin*. 3: 57-61.

Tumlison, R., B. Serviss. 2013. Novel food habits of branchiate mole salamander (*Ambystoma talpoideum*) from Southwestern Arkansas. *Southeastern Naturalist*. 12(3): 579-588.

Trexler JC., CE. McCulloch, J. Travis. 1988. How can the functional response best be determined? *Oecologia*. 76: 206-214.

Viertel, B. 1992. Functional response of suspension feeding anuran larvae to different particle size at low concentrations (Amphibia). *Hydrobiologia*. 234: 151-173.

Walls, SC. 1998. Density dependence in a larval salamander: the effects of interference and food limitation. *Copeia*. 4: 926-935.

Watkins JL., L. Rudstam, K. Holeck. 2011. Length-weight regressions for zooplankton biomass calculations – A review and suggestion for standard equations. *Cornell Biological Field Station Publications and Reports*.

Whiles, MR., JB. Jensen, JG. Palis, WG. Dyer. 2004. Diets of larval flatwoods salamanders, *Ambystoma cingulatum*, from Florida and South Carolina. *Journal of Herpetology*. 38(2): 208-214.

Zambrano, GL., VH. Reynoso, G. Herrera. 2003. Abundancia y estructura poblacional del axolotl (*Ambystoma mexicanum*) en los sistemas dulceacuícolas de Xochimilco y Chalco. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe Final SNIB-CONABIO proyecto No. AS004. México D.F.

Zambrano, L., E. Martinez-Meyer, N. Menezes, AT. Peterson. 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 63(9): 1903-1910.

Zambrano, L., E. Valiente, JZ. Vander. 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: 3061-3069.

Anexo

Diagnosis

Ambystoma granulorum Taylor, 1944 es un anfibio urodelo perteneciente a la familia Ambystomatidae (Amphibia: Caudata). En etapa neoténica alcanza una longitud hocico-cloaca (LHC) de 90 mm y 70 mm de longitud de la aleta caudal. El ancho de su cabeza es de 28 ± 3 mm y su longitud hasta la base de las branquias es de 36 mm. La longitud máxima de sus branquias es de 25 mm (Taylor, 1944).

La aleta caudal de *A. granulorum* se eleva aproximadamente hasta el nivel de la base de las branquias y en las etapas juveniles, forma una curva continua hasta el final de la cola. La porción dorsal de la aleta se eleva más, cerca de la base de la cola; la longitud de la aleta subcaudal es menor a la dorsal; cuando las extremidades posteriores se encuentran flexionadas las puntas de los dedos alcanzan los codos; el tejido en los pies es más extensivo que en adultos metamórficos, involucrando los metatarsales en las puntas de los dedos. Poseen dientes maxilares y premaxilares en una fila irregular, aparentando más filas de dientes. Los dientes prevomerianos se encuentran en dos crestas ensanchadas fuertemente elevadas. Posee aproximadamente 45 dientes por cresta ordenados en varias series, con muchos dientes direccionados posteriormente; los grupos de dientes en contacto mesial se encuentran en posición anterior a la línea que conecta las coanas; las series palato-pterigoideas se distribuyen en dos parches longitudinales con 45 dientes cada parche, estos dientes están arreglados en varias series diagonales o transversales. Tiene aproximadamente 60 dientes espleniales en cada lado, ordenados en varias series pequeñas. Posee dientes mandibulares muy irregulares y una lengua poco desarrollada. Las larvas son de color carne claro con pocas o ninguna mancha dorsalmente ni en otros lugares. Existen pigmentos en la aleta caudal, especialmente cerca de la punta de la cola y en la porción ventral (Taylor, 1944; Aguilar-Miguel, 2005).