



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**EVALUACIÓN DE REFUGIOS DE AJOLOTE  
(*Ambystoma mexicanum*) POR MEDIO DE MATRICES  
POBLACIONALES**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGO**

**P R E S E N T A:**

**DANIEL IVÁN MANZUR TRUJILLO**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DR LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ  
2015**

Ciudad Universitaria, D. F.



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.

1. Datos del alumno

Manzur Trujillo, Daniel Iván

65833045

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

409066308

2. Datos del Tutor

Dr. Luis Zambrano González

3. Sinodal 1

Dr. José Jaime Zúñiga Vega

4. Sinodal 2

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

5. Sinodal 3

M. en C. Elsa Leticia Valiente Riveros

6. Sinodal 4

Candidato a Dr. Fernando Córdova Tapia

7. Datos del trabajo escrito

Evaluación de refugios de ajolote (*Ambystoma mexicanum*) por medio de matrices poblacionales.

34 p.

2015

“Sé el cambio que deseas ver en el mundo”  
Mohandas Karamchand Gandhi

A mi Aby, por todo el cariño que nos teníamos y por haber sido  
un ser humano ejemplar

## **Agradecimientos**

A todo aquel que lea esta tesis por demostrar que no es solo un trámite sino algo útil.

A mis padres, hermanos y familia política por su apoyo incondicional. También a mis sobrinos por lo mucho que los quiero.

A los profesores que considero excelentes maestros, grandes personas y algunos que también considero mis amigos: Alya Ramos, Bertha Molina, Carolina Barriga, Carlos Martorell, Jorge Meave, Judith Márquez, Julieta Jujnovsky, Margarita Collazo, Margarita Hermoso, Margarita Villegas, Martha Juana Martínez, Pilar Durán, Ricardo Mariño, Rodolfo Salas, Romilio Tambutti (QEPD), Rosaura Mayen, Sara Frías, Sara Quiroz, Teresa Valverde. Gracias por su aportación a mi vida profesional y personal.

A mis amigos desde la infancia Andrea, Fabiola, Juan, Lalo, Mauricio y Rubén.

A la banda Felipe, Gabo, Javi, Pach y Sando.

A Luis VVB por ser quien más ayudo a que lograra terminar esta tesis.

A mis amigos cercanos que hice en la carrera: Natalia, Karina, Casasa, Cristian, Diego, Fish, Karen, Nela, Paulina, Lucía, Xanat, Ana F., Ana D., Shanti, Juan Macana, Inari, Aura, Pablo, Criss, Rodrigo, Chipilo, Nuria, Claudia, Teno y María.

A Sofía Flores por haber sido parte importante de mi vida durante la carrera.

Al Laboratorio de Restauración Ecológica por sus contribuciones directas e indirectas en la tesis, por ayudarme a crecer como persona y, en especial, por convertir el lugar de trabajo en un ambiente de risas y buenos momentos.

A las personas de Xochimilco que hicieron posible este experimento, en particular a Don Chope.

A Irene, Iván y Diego por contribuir con buenos consejos para la tesis además de ser familia.

Como agradecimiento oficial a las instituciones que hicieron posible el proyecto de los refugios en Xochimilco:

- Instituto de Biología UNAM
- Restauración Ecológica y Desarrollo AC
- Laboratorio de Restauración Ecológica
- US Fish & Wildlife Service

Finalmente, a las personas que fueron parte del proyecto durante la elaboración del experimento de este estudio: Elsa Valiente, Maya Rubio, Carlos Sumano, Armando Tovar, Roberto Altamirano, Raquel, lancheros y chinamperos de Xochimilco.

## Índice

Resumen.....	1
Introducción.....	2
Hipótesis.....	8
Objetivos.....	8
Método.....	9
Resultados y Análisis de Resultados.....	17
Discusión.....	21
Conclusiones.....	24
Literatura citada.....	25
Anexo.....	29

## Resumen

Actualmente, la pérdida de biodiversidad es una de las principales amenazas ambientales. Los anfibios, en particular, presentan una tasa de extinción de especies en aumento. El declive que presentan las poblaciones de anfibios se debe, principalmente, a actividades humanas. El axolote (*Ambystoma mexicanum*) es una salamandra endémica y simbólica de México que se encuentra en riesgo de extinguirse en su medio natural. Una de las estrategias de conservación consiste en crear refugios en las zonas más conservadas de Xochimilco para proteger al axolote de especies exóticas y contaminación. Sin embargo, es importante evaluar la eficiencia de las técnicas de conservación aplicadas. El objetivo de este trabajo es evaluar la efectividad de los refugios de *A. mexicanum* en términos de crecimiento poblacional por medio de matrices poblacionales. Hipotéticamente, si los refugios son efectivos, entonces la tasa de crecimiento poblacional tendrá un valor mayor a uno ( $\lambda > 1$ ). Para determinar esto, el ciclo de vida del axolote se dividió en cuatro etapas y se obtuvo la probabilidad de supervivencia entre etapas dentro de los refugios y la fecundidad en condiciones de laboratorio. Se modelaron escenarios hipotéticos que describen el comportamiento del crecimiento poblacional ante diferentes circunstancias. Los resultados muestran que las poblaciones dentro de refugios presentan crecimiento poblacional ( $\lambda = 2.32$ ). Los escenarios modelados confirman la eficiencia de este estudio en la descripción de la población, demuestran la resistencia de la población dentro de los refugios y ofrecen datos para la toma de decisiones. Se puede afirmar que los refugios pueden emplearse como herramienta de conservación del axolote dado que protege las etapas con un efecto proporcional mayor al crecimiento poblacional.

## Introducción

La pérdida de biodiversidad es una de las principales amenazas ambientales actualmente. Los anfibios son el grupo más afectado por este problema en el mundo, ya que su tasa de extinción es mayor que la de mamíferos o aves (Beebee y Griffiths, 2005). Se estima que hay más de 6,700 especies pero este número disminuye continuamente por lo que, en la actualidad, el 41% de estas especies se encuentran en peligro de desaparecer (IUCN, 2010). Este patrón de extinciones se ha registrado desde hace 35 años (Beebee y Griffiths, 2005) y se atribuye a seis causas principales (Collins, 2010): la sensibilidad de los anfibios ante contaminantes como agroquímicos (Mann *et al*, 2009), la pérdida del hábitat y urbanización (Price *et al*, 2006), su baja tasa de dispersión (Ochoa-Ochoa *et al*, 2012), la introducción de especies exóticas al hábitat (Light y Marchetti, 2007), el cambio climático (Opdam y Wascher, 2004) y el aumento en las tasas de parasitismo (Daszak *et al*, 2003).

Una de las especies con un mayor riesgo a extinción inminente es el axolote (*Ambystoma mexicanum*). El axolote es un anfibio del orden *Caudata* (anfibios con cola) que pertenece a la familia *Ambystomidae*. En esta familia se ubican los géneros *Dicamptodon*, con cuatro especies (Frost, 2008), y *Ambystoma*, con 31 especies distribuidas en Norteamérica, desde el suroeste de Alaska hasta el centro de México (Duellman y Trueb, 1994). La especie *Ambystoma mexicanum* sobresale por ser endémica del sistema de canales de Xochimilco y por presentar la condición de neotenia. Ésta es una de tan solo cinco especies en el mundo que, al tener esta característica, llega a la madurez reproductiva sin realizar metamorfosis (Whiteman, 1994).

Físicamente es un animal con un tronco en forma de barril, su cabeza es ancha y en forma de pala y tiene tres pares de branquias externas que adornan su cabeza como una cresta (figura 1).

Respiran principalmente por medio de éstas pero, de ser necesario, pueden hacerlo también de modo pulmonar y cutáneo (Gressens, 2004; Biasutti, 2006). Sus ojos son pequeños y sobresalientes y su boca es grande y comúnmente descrita como una sonrisa permanente. Su cola es aplanada y suele conformar la mitad de la longitud total (Bjorklund y Duhon, 1996). Sus patas son cortas y tienen cuatro dedos en las patas anteriores y cinco en las posteriores.

Infortunadamente la población silvestre ha disminuido tanto que la gran parte de los estudios de comportamiento y preferencias alimenticias se realizan en condiciones de laboratorio (Bjorklund y Duhon, 1996). En cautiverio, un axolote adulto llega a medir entre 25 y 28 cm pero en estado silvestre suelen ser de mayor tamaño (Bjorklund y Duhon, 1996; Gressens, 2004).

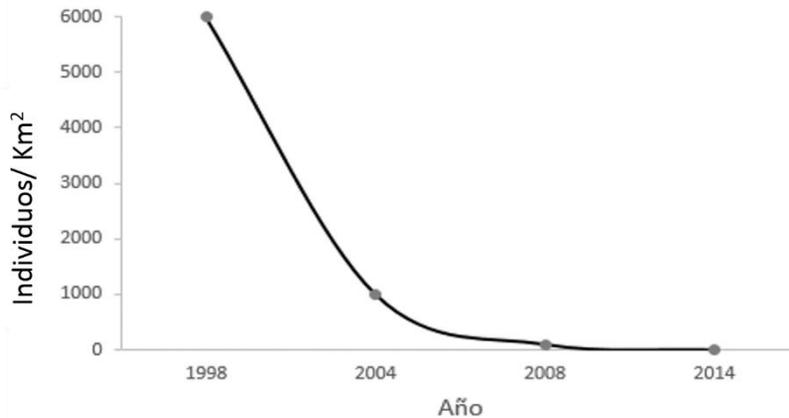


**Figura 1: Axolote en cautiverio en la colonia del Laboratorio de Restauración Ecológica. Foto Daniel Manzur.**

Esta especie ofrece una amplia variedad de numerosos beneficios a los humanos. Entre ellos destacan su importancia cultural y científica tanto para México como para el resto del mundo. Es parte de la mitología prehispánica, la cual relata que proviene del hermano deforme de Quetzalcoatl: Xolotl (el dios que se rehúsa a morir). Ha sido fuente de inspiración desde innumerables relatos, obras de teatro, documentales y pinturas por autores mexicanos, hasta cuentos del autor argentino Julio Cortázar y caricaturas japonesas (Villadelángel y Bartra, 2011). También forma parte de la cultura gastronómica puesto que era considerado un manjar para los altos niveles sociales de culturas prehispánicas, aunque su consumo es muy raro en la actualidad. En la ciencia ha sido motivo de estudio desde los tiempos de naturalistas como Alexander Von Humboldt, hasta la actualidad con estudios de biología de desarrollo, análisis de diversos institutos del mundo por su capacidad de regenerar órganos y modelos ecológicos, entre otros.

Censos periódicos han registrado un declive acelerado en la densidad poblacional (gráfica 1) y en su distribución potencial (Contreras *et al*, 2009). La población se redujo de 6000 individuos/km<sup>2</sup> en 1998 a 1000 individuos/km<sup>2</sup> en el 2004, posteriormente se registraron solo 100 individuos /km<sup>2</sup> en el 2008 y el censo más reciente registró tan solo 0.03 individuos /km<sup>2</sup> (Levy, estudio en elaboración). Esta reducción en la población nativa de axolotes, que solían ser el depredador punta del hábitat acuático de Xochimilco (Zambrano *et al*, 2010), se ha atribuido principalmente a tres causas: la urbanización y reducción del hábitat, la disminución de la calidad de agua y la introducción de especies invasoras: la carpa común (*Cyprinus carpio*) y la tilapia del Nilo

(*Oreochromis niloticus*). A pesar de que estas tres causas afectan simultáneamente al axolote, cada una lo hace de manera diferente.



Gráfica 1: Densidad poblacional histórica de *A. mexicanum* en Xochimilco. Se consideran los censos de 1998 (6000 individuos/km<sup>2</sup>), 2004 (1000 individuos/km<sup>2</sup>), 2008 (100 individuos/km<sup>2</sup>) y 2014 (0.03 individuos/km<sup>2</sup>).

### Urbanización y reducción del hábitat

La urbanización es la principal forma de cambio de uso de suelo en muchos cuerpos de agua del mundo (Price *et al*, 2006). Esto mismo fue el caso en Xochimilco (Aguilar, 2008). Éste humedal ha sido modificado por el humano desde la época prehispánica. La transformación del humedal en un sistema de canales e islas artificiales tuvo, inicialmente, un efecto positivo para el axolote (Zambrano, com. pers.) debido a que los canales aumentan la cantidad de orilla que hay en el humedal, lo que aumenta la disponibilidad de escondites para el axolote y la concentración de sus presas es mayor. A partir de finales de los setentas, el crecimiento urbano fue desorganizado y de gran rapidez (Aguilar, 2008). Por consecuente, el hábitat del axolote se redujo de todo el valle de México a una fracción de los canales de Xochimilco (Contreras *et al*, 2009). Actualmente, la mancha urbana de la Ciudad de México crece incontrolablemente. La urbanización, además de reducir y fraccionar el hábitat, está ligada a la alta concentración de contaminación del agua (Solís *et al*, 2006) y puede estar relacionada con la tasa de parasitismo (McKenzie, 2007).

### Calidad del agua

La calidad del agua es fundamental para los axolotes ya que las salamandras son animales muy sensibles a contaminantes en el agua (Collins, 2010). Los axolotes prefieren agua transparente para su alimentación (Contreras *et al*, 2009; Abrahams y Kattenfeld, 1997) y su reproducción

(Marín, 2007). Aunque pueden sobrevivir cortas temporadas en condiciones desfavorables (Contreras *et al*, 2009), para su óptimo desarrollo el agua debe de tener un pH entre 6.5 y 8.0, una temperatura de 10 a 18 °C, bajas concentraciones de CO<sub>2</sub> y altas de O<sub>2</sub> (tabla 1) (Mena y Servín, 2014). Estos parámetros, entre otros, se vieron afectados cuando se substituyó la fuente de abastecimiento de agua de manantiales por plantas de tratamiento (Aguilar *et al*, 2006). La calidad del agua tratada que ingresa al sistema es notablemente inferior a aquella que provenía de los manantiales. Actualmente se suman la degradación del ambiente por especies invasoras, la contaminación de drenajes clandestinos y el uso excesivo de agroquímicos (Aguilar, 2008). Al ser Xochimilco un cuerpo de agua heterogéneo, la distribución de los contaminantes no es uniforme (Solís *et al*, 2006). A pesar de que la contaminación se distribuye de manera heterogénea y en la zona de agricultura con chinampas se han registrado menores niveles de contaminantes (Contreras *et al*, 2009), la contaminación tiene un efecto relevante en toda la población de axolotes.

Parámetro	Valor Ideal
Cloro	0 mg/l
Dureza General (GH)	6 - 16 °dH
Dureza de Carbono (KH)	3 - 10 °dH
Nitritos (NO <sub>2</sub> -)	>3mg/l
Concentración de CO <sub>2</sub>	<5mg/l
Oxígeno (O <sub>2</sub> ) disuelto	>80% de saturación
Temperatura	10 - 18 °C

Tabla 1: Valor ideal de diferentes parámetros del agua según estudios de laboratorio. Tomado de Mena y Servín, 2014

### Especies invasoras

La introducción de especies invasoras, es decir aquellas especies exóticas que se han establecido, propagado y causan impactos económicos (Tsoar *et al*, 2011), es una de las causas más importantes de la pérdida de la biodiversidad (Riccardi y Maclsaac, 2011). Esto se debe a la depredación de las especies nativas, la competencia interespecífica, degradación del hábitat y la introducción de nuevos parásitos y enfermedades (Kiesecker *et al*, 2001; Richardson, 2011). México no fue la excepción en la introducción deliberada de especies exóticas y sus consecuencias. En la década de los setentas se introdujeron a Xochimilco dos especies exóticas de peces: la carpa china (*Cyprinus carpio*) y la tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*) (Valiente, 2006).

La tilapia es un depredador intenso de las larvas pequeñas de axolote y, al hacer forrajeo intenso de plantas acuáticas, disminuyen la cobertura de zonas de ovoposición de hembras y de alimento de larvas (Valiente, 2006; Zambrano *et al*, 2006; Zambrano *et al*, 2010). La carpa, por otro lado, se alimenta del sedimento y lo resuspende en la columna de agua. Esto disminuye su transparencia y altera las densidades de fitoplancton y zooplancton (Valiente, 2006; Zambrano *et al*, 2006; Zambrano *et al*, 2010). Además, ambas especies compiten por el alimento con el axolote (Zambrano *et al*, 2010). Este traslape de nichos afecta la supervivencia de los estadios adultos del axolote. La mitigación de los efectos negativos de las especies invasoras presenta un problema ya que muchas acciones causan un daño colateral a las especies nativas que se busca proteger (Vélez-Espino *et al*, 2011).

Estas tres amenazas (Urbanización, reducción de la calidad de agua y especies introducidas) afectan simultáneamente a las poblaciones silvestres de axolotes, al igual que al resto del ecosistema, y es por la situación crítica en la que han situado al axolote que surge la necesidad de emplear acciones de conservación. Es importante recordar que los beneficios que provee el axolote están ligados a su presencia en Xochimilco y los servicios ecosistémicos de este (Zambrano *et al*, 2007). Es por esto que es necesario conservar no solamente la existencia del axolote en acuarios, sino a la especie dentro de su hábitat. Los refugios de axolote elaborados por Valiente y colaboradores (2010) son una estrategia de conservación que busca restaurar las poblaciones de axolotes dentro de Xochimilco.

Estos refugios tienen el objetivo de fungir como salvoconducto entre zonas de distribución potencial del axolote (Valiente *et al*, 2010; Contreras *et al*, 2009). Las dimensiones de éstos varían mucho puesto que cualquier canal puede ser convertido en uno. Los refugios elaborados dentro de chinampas son zanjas de alrededor de 1.5m de ancho y 20 - 40m de largo (dependiendo de las dimensiones de la chinampa). Estos se conectan con los canales principales para su abasto de agua y se separan empleando una compuerta con luz de malla pequeña para evitar el paso de especies exóticas y permitir la entrada de plancton (figura 2). Es importante el uso de chinampería tradicional que evite agroquímicos junto a los refugios. Esto evita la eutrofización del agua y, por consecuente, la alta turbidez y presencia de coliformes fecales (Correll, 1998).



Figura 2: Esquema de la ubicación de los refugios dentro de la chinampa experimental. Los refugios empleados se denominan Z2 y Z3 y se conectan a un canal de Xochimilco.

Además de eliminar fuentes de contaminación, el agua se filtra de manera natural al procurar la presencia de vegetación acuática como la cola de zorro (*Myriophyllum aquaticum*), la elodea (*Elodea sp*), ninfa acuática (*Ninfae mexicanum*), el lirio (*Eichornia crassipes*) y la lentejilla (*Lemna gibba*). A pesar de que varias especies son exóticas (como la elodea, lentejilla y el lirio), al ser un espacio vigilado, resulta fácil el control de las poblaciones de estas especies. La presencia de estas plantas aumenta la cantidad de zooplancton en el agua (alimento de las primeras etapas de axolotes) (Chaparro-Herrera *et al*, 2013), disminuyen la turbidez del agua y las concentraciones de nitritos, amonio y metales pesados (Valiente *et al*, 2010). Las plantas también sirven como sitios de ovoposición de las hembras de los axolotes (Marín, 2007). Además de plantas se introducen charales (*Menidia jordani*) y acociles (*Cambarellus montezumae*) que son fuente de alimento de axolotes más grandes.

La calidad de agua está estrechamente relacionada con la calidad de la producción en la chinampa. Esto se suma a una plusvalía que se le da al producto al venderse como libre de agroquímicos y como producto que ayuda al medio ambiente. Bajo este escenario hay un beneficio para los chinamperos y para la conservación de Xochimilco y el axolote (Aguilar-Ibarra *et al*, 2013).

Los refugios proponen una solución que protege a la especie de sus tres amenazas principales pero, infortunadamente, los recursos destinados a estudios y acciones de conservación son limitados. Es por esto que es fundamental evaluar la viabilidad y eficiencia de esta propuesta para poder concentrar tales recursos en métodos y estrategias efectivas (Sutherland, 2006).

Una opción para evaluar el éxito de las poblaciones de axolote en los refugios es utilizar estudios demográficos usando modelos matrices poblacionales. Estos modelos son empleados comúnmente como herramienta para evaluar muchos aspectos demográficos del ciclo de vida de una población (Logofet, 2013). Este tipo de análisis calcula la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, es decir, indica si una población se encuentra creciendo, estable o en decremento (Caswell, 2001). Igualmente, por medio de modelos matriciales se puede determinar qué tan sensible es ésta tasa de crecimiento poblacional a cambios en cada evento demográfico del ciclo de vida de la especie (reproducciones, crecimientos, permanencias, latencias y decrecimientos) (Caswell, 2001). Asimismo es posible evaluar en qué medida porcentual afecta cada uno de estos eventos a la tasa de crecimiento poblacional (de Kroon *et al*, 1986).

Las ventajas de los estudios matriciales permiten que se pueda evaluar un problema complejo de manera sencilla (Rhodes *et al*, 2011; Monte, 2013). Estos estudios han sido utilizados para la descripción demográfica de especies como *Ambystoma altamirani* (Rodríguez, 2009) o para determinar y predecir el comportamiento de poblaciones en zonas muy contaminadas (Monte, 2013). Son empleados también para determinar en qué medida se puede aprovechar una especie sin afectar su crecimiento poblacional (Jensen, 2000; Hernandez-Apolinar *et al*, 2006). En cuestiones de conservación son muy útiles para evaluar los resultados de las acciones tomadas y saber en qué etapa del ciclo de vida concentrar los esfuerzos de conservación (Crouse *et al*, 1987), para modelar y entender el efecto de múltiples amenazas simultaneas en poblaciones (Rhodes *et al*, 2011) y para estudiar tasas de extinción de especies (Zambrano *et al*, 2007). Todo esto sugiere que las matrices poblacionales son un método eficiente y viable para evaluar si los refugios descritos por Valiente y colaboradores (2009) resultan en un crecimiento de las poblaciones de axolote dentro de ellos.

## **Hipótesis**

Si las condiciones de los refugios son óptimas para la población, entonces la tasa de crecimiento poblacional tendrá un valor positivo mayor a la unidad ( $\lambda > 1$ ).

## **Objetivo General**

- Evaluar la dinámica poblacional de *A. mexicanum* dentro de refugios por medio de matrices de proyección poblacional.

## Objetivos particulares

- Generar la curva de supervivencia de la especie.
- Elaborar las matrices de proyección poblacional, sensibilidad y elasticidad.
- Evaluar el comportamiento del crecimiento poblacional dentro de los refugios en escenarios hipotéticos elaborados con base en los resultados de las matrices poblacionales de sensibilidad y elasticidad.

## Método

### Sitio de estudio

El ANP “*Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco*” es un sistema de canales someros en la delegación de Xochimilco del Distrito Federal, México (figura 3). Las coordenadas extremas latitudinales de la zona son 19.253056 y 19.320833 N y las longitudinales son 99.016111 y 99.118889 O, lo que resulta en una extensión de 2,522.43 ha (Diario Oficial de la Federación, 2006). La altitud promedio es de 2240 msnm y su clima es de tipo C(w) (templado subhúmedo con lluvias en verano) de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1973). La precipitación oscila entre 700 y 900 mm anuales (Ezcurra *et al*, 2006).

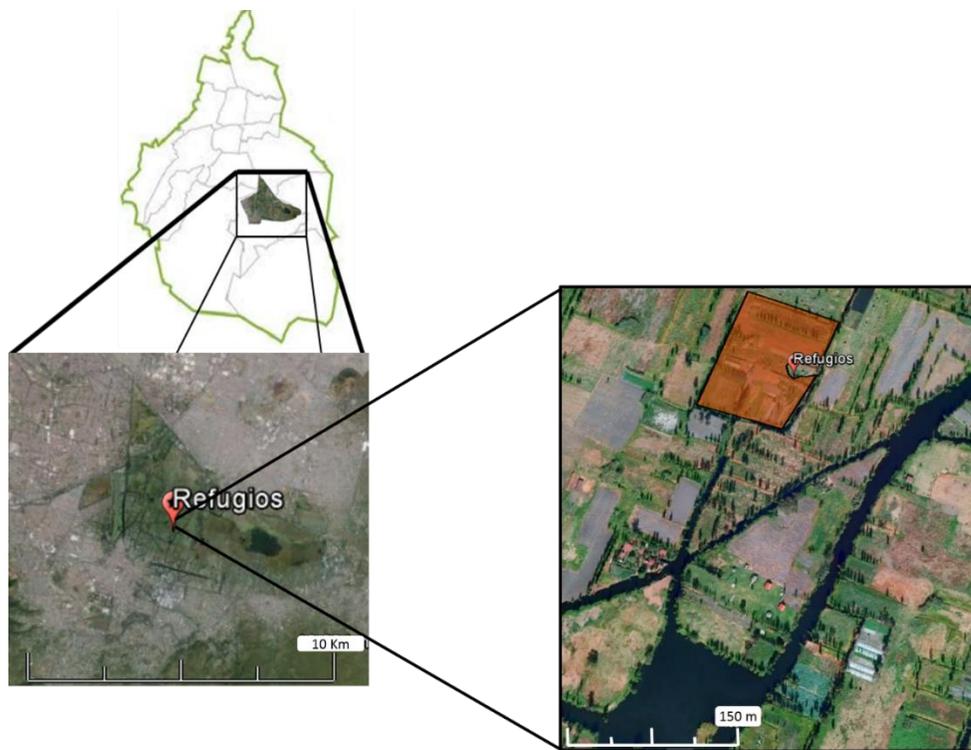


Figura 3: Ubicación de los refugios en la chinampa de trabajo con referencia al ANP Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco en el D.F. Elaborado a partir de imágenes satelitales de *Google Earth*, 2009.

Xochimilco es un humedal que ha sido modificado desde las civilizaciones prehispánicas que fueron transformando el paisaje en un sistema de canales que rodeaban su sistema único de agricultura: las chinampas (Ezcurra, 1996). La transformación de Xochimilco continuó en los tiempos de la conquista al aumentar la superficie rellenada pero se aceleró en los tiempos del Porfiriato cuando el agua de los manantiales que alimentaban al humedal fue desviada y extraída. Al estar cerca de la desecación se decidió alimentar la zona principalmente con agua de la planta de tratamiento Cerro de la Estrella y, en menor proporción, de las plantas San Luis y San Lorenzo (García y de la Lanza, 2002; CONACULTA, 2012). El resultado es el actual sistema de canales que conforman Xochimilco.

Asimismo es un área con una gran importancia de biodiversidad. Se han registrado 139 especies de vertebrados, muchas de ellas endémicas y 11 en alguna categoría de protección (Plan de manejo del ANP “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco”, 2006). Xochimilco es considerado como un humedal de importancia RAMSAR y también se clasifica como un Área Natural Protegida. Esta zona tiene una gran importancia y riqueza cultural aunada a su alta biodiversidad. En 1987 se le otorgó el título de Patrimonio de la Humanidad en conjunto al centro histórico de la Ciudad de México (UNESCO).

Actualmente el área se ve amenazada por las mismas tres fuentes de perturbación que afectan al axolote: • Dos especies introducidas de peces (*Ciprinus carpio* y *Odocoileus niloticus*) • La baja calidad de la fuente de agua • La urbanización de la zona (Zambrano *et al*, 2009).

Este estudio se realizó en dos refugios experimentales dentro de la chinampa Santana, cuyas coordenadas son 19.274566 N, 99.086882 O. Esto la ubica dentro del ANP “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco”, Xochimilco. También se realizó parte del experimento en la colonia de axolotes del Laboratorio de Restauración Ecológica del Instituto de Biología de la UNAM.

El experimento se llevó a cabo en el marco del proyecto “Implementación de un programa de capacitación para la conservación del paisaje chinampero y su biodiversidad, dirigido a usuarios del Área Natural Protegida Ejidos de Xochimilco-San Gregorio Atlapulco, Xochimilco, D.F.” coordinado por Restauración Ecológica y Desarrollo A.C. bajo el acuerdo número F13AP00270 con la Agencia de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos. Este proyecto abarcó experimentos de tesis de maestría (Rubio, 2014) y de más publicaciones pendientes.

## Identificación de estadios de vida de la especie de estudio

El ciclo de vida de *A. mexicanum* se dividió en cuatro etapas:

- |                          |                      |
|--------------------------|----------------------|
| I. Eclosión y desarrollo | III. Adultos Jóvenes |
| II. Crecimiento          | IV. Adultos Maduros  |

La separación de estas etapas se determinó de acuerdo a las diferencias de requerimientos alimenticios, condiciones ambientales y de eventos reproductivos (Mena y Servín, 2014). Estas especificaciones que marcan la diferencia entre una etapa y la siguiente se encuentran descritas por etapa a continuación.

**Eclosión y desarrollo:** Esta etapa inicia desde la puesta del huevo, abarca su eclosión y el primer crecimiento, el desarrollo de las patas frontales y finaliza con el desarrollo de las patas traseras. La etapa completa tiene una duración aproximada de tres meses y medio. En cuestión de los huevos, una hembra que ha alcanzado la madurez sexual suele poner entre 200 y 800 huevos en cada evento reproductivo (Bjorklund y Duhon, 1996). Las dos temporadas naturales de reproducción son a inicios de verano y mediados de invierno (Bjorklund y Duhon, 1996), pero en condiciones de laboratorio se puede estimular la reproducción en cualquier fecha del año. La etapa de gestación del huevo dura entre 12 y 18 días (Mena y Servín, 2014). Los huevos son colocados por la hembra en algún sustrato como vegetación acuática en estado silvestre o vegetación sintética en cautiverio (Marín, 2007). Una vez que un individuo eclosiona del huevo se inicia un crecimiento y desarrollo de las patas. En este periodo los individuos se alimentan de zooplancton, principalmente de *Daphnia sp* y *Moina sp* (Chaparro-Herrera *et al*, 2013). Esta etapa dura aproximadamente tres meses.

**Crecimiento:** Una vez que los axolotes han desarrollado las cuatro patas inician una etapa de crecimiento que termina en la madurez sexual al año de eclosionados. En esta etapa los individuos buscan presas de mayor tamaño (insectos, peces pequeños o larvas de acocil) (Mena y Servín, 2014; Rubio, 2014) pero el zooplancton sigue siendo parte de su dieta. Durante esta etapa aumentan los requerimientos de espacio (Rubio, 2014) y, en caso de ser limitado, puede ocurrir canibalismo (obs. pers.).

**Adultos jóvenes:** Inicia al año de eclosionados y termina al cumplir dos años de vida. Durante esta etapa ocurren dos periodos reproductivos (Bjorklund y Duhon, 1996). En ambos eventos reproductivos la cantidad de huevos por puesta es menor que aquellos puestos por hembras

durante la siguiente etapa. Esto se atribuye a la relación directamente proporcional entre el número de huevos puestos con el tamaño de la hembra (Marín, 2007). Los axolotes en esta etapa se alimentan principalmente de insectos, larvas de acocil y peces pequeños (principalmente charales) (Mena y Servín, 2014; Rubio, 2014). Durante el transcurso de esta etapa los axolotes tienen un crecimiento considerable ya que inician con una longitud total de entre 13 y 15 cm y finalizan con una longitud de entre 22 y 25 cm.

**Adultos maduros:** Al cumplir los dos años de eclosionados, los axolotes tienen una tasa de reproducción considerablemente mayor (Bjorklund y Duhon, 1996) y una tasa de crecimiento menor, ya que continúan creciendo hasta alcanzar su longitud total máxima de entre 28 y 30 cm (Mena y Servín, 2014). Para este proyecto se empleó el supuesto que los axolotes cumplen con dos temporadas reproductivas más, en el periodo de un año, y mueren al cumplir los tres años de edad. La muerte del organismo da fin a la etapa. El supuesto se maneja debido a las limitaciones de recursos temporales y económicos del estudio.

#### **Obtención de datos demográficos**

La medición los valores correspondientes para cada entrada de la matriz fue a partir del seguimiento de individuos en cada evento poblacional por separado. Es decir que se realizaron cohortes diferentes por etapa del ciclo de vida. Dado que las etapas eclosión y desarrollo y crecimiento tienen una escala temporal diferente a las etapas de adultos jóvenes y adultos maduros, los valores registrados en las primeras dos etapas se ajustaron a la duración de un año de las últimas dos.

**Reproducción ( $a_{1,3}$  y  $a_{1,4}$ ):** Las entradas a la matriz de reproducción de adultos jóvenes ( $a_{1,3}$ ) y de adultos maduros ( $a_{1,4}$ ) se obtuvieron a partir del promedio de dos y tres puestas de huevos, respectivamente, que ocurrieron en la colonia de axolotes del Laboratorio de Restauración Ecológica del Instituto de Biología de la UNAM en los meses de marzo y abril del 2011. Para la reproducción de adultos jóvenes ( $a_{1,3}$ ) se colocaron tres hembras en una tina con machos, una fuente constante de oxígeno y alimento. En cada evento reproductivo se contó el total de huevos y se dividió entre el total de hembras presentes en la tina. Este procedimiento se repitió un mes después y se obtuvo un promedio del valor registrado en ambas puestas. Este valor se extrapoló a dos eventos reproductivos por año. El método para medir la reproducción de adultos maduros ( $a_{1,4}$ ) fue el mismo con la diferencia de que las hembras tenían más de un año de edad y el valor se obtuvo a partir de tres puestas con tres, dos y dos hembras respectivamente.

**Eclosión y desarrollo ( $\alpha_{2,1}$ ):** Para esta etapa se midieron por separado la probabilidad de eclosión y la probabilidad de supervivencia de los recién eclosionados hasta el desarrollo de las cuatro patas. La probabilidad de eclosión se determinó a partir del porcentaje de huevos que eclosionaron. Se realizó un conteo diario de huevos viables desde la puesta de 634 huevos en total hasta que todos los individuos hubiesen eclosionado o perecido. No se hizo distinción entre la proveniencia de los huevos de adultos jóvenes o maduros. Una vez eclosionados todos los huevos la colonia proporcionó 225 individuos para introducirlos en los refugios experimentales de Xochimilco. Estos se dividieron en dos grupos (A y B) ubicados inicialmente en refugios diferentes (Z3 y Z2 respectivamente) (figura 2). Los individuos fueron colocados dentro de jaulas elaboradas con una malla que permitía el flujo del agua y plancton pero no permitía salir a las larvas. Cada grupo se dividió en tres jaulas con diferentes densidades con el fin de cumplir con los objetivos de un experimento simultáneo (Rubio, 2014). Las jaulas del grupo “A” tenían 19, 31 y 62 individuos respectivamente y las del grupo “B” 20, 31 y 62 individuos. Al poco tiempo de iniciado el experimento se tuvo que reubicar las tres jaulas del grupo B al refugio Z3. Esto fue debido a que el refugio Z2 debía vaciarse por completo de agua para poder modificar el nivel de inclinación del suelo y colocar separaciones con filtros rústicos. Los individuos fueron contados y medidos periódicamente desde su introducción a los refugios. En cada medición se contaba el número de individuos vivos, su longitud total, su peso y se registraba si habían desarrollado sus patas anteriores y posteriores. Dado que los individuos estaban dentro de jaulas, la probabilidad de recaptura se consideró como 1 y toda ausencia se registró como muerte. Una vez que se tuvo el dato de la probabilidad de eclosión y la de supervivencia al desarrollo se calculó la probabilidad de supervivencia a toda la etapa ( $\alpha_{2,1}$ ).

**Crecimiento ( $\alpha_{3,2}$ ):** Después de que todos los individuos desarrollaran las cuatro patas, se introdujeron 94 axolotes en el refugio Z2. Se midió y pesó a todos los individuos antes de introducirlos al refugio. Una vez introducidos permanecieron en vida libre dentro del refugio durante tres meses. Durante este periodo se introdujo semanalmente charales a los refugios para asegurar la fuente de alimento. Al término de este periodo los individuos tenían un año de edad y fueron recapturados para ser contados, medidos y pesados. La técnica de recaptura consistió en vaciar el agua de la zanja para poder localizar a los individuos entre un grupo de diez personas. Toda ausencia se registró como muerte.

**Supervivencia de adultos jóvenes ( $\alpha_{4,3}$ ):** Este dato se tomó del estudio previo realizado por Zambrano *et al.* (2007). En este estudio el dato se obtuvo de una estimación de individuos

silvestres colectados en Xochimilco. Al igual que este estudio, se empleó el supuesto de que los organismos que llegan a la etapa de adultos maduros mueren a los tres años de edad, después de haberse reproducido en ambas temporadas de reproducción ( $a_{4,4}=0$ ).

La matriz resultante de cuatro por cuatro tiene tres eventos de supervivencia de una etapa a la siguiente ( $a_{2,1}$ ,  $a_{3,2}$  y  $a_{4,3}$ ), dos eventos de reproducción ( $a_{1,3}$  y  $a_{1,4}$ ) y una posible permanencia (supervivencia de una etapa sin pasar a otra) ( $a_{4,4}$ ) (figuras 4 y 5)

	1	2	3	4
1	$a_{1,1}$	$a_{1,2}$	$a_{1,3}$	$a_{1,4}$
2	$a_{2,1}$	$a_{2,2}$	$a_{2,3}$	$a_{2,4}$
3	$a_{3,1}$	$a_{3,2}$	$a_{3,3}$	$a_{3,4}$
4	$a_{4,1}$	$a_{4,2}$	$a_{4,3}$	$a_{4,4}$

Figura 4: Matriz de cuatro por cuatro con todas las entradas posibles en el ciclo de vida de *A. mexicanum*. Las entradas  $a_{ij}$  se refieren al valor  $a$  en la fila  $i$  y la columna  $j$ . La matriz se divide en cuatro etapas: 1) eclosión y desarrollo ( $a_{2,1}$ ), 2) crecimiento ( $a_{3,2}$ ), 3) adultos jóvenes ( $a_{4,3}$  y su reproducción  $a_{1,3}$ ) y 4) adultos maduros ( $a_{4,4}$  y su reproducción  $a_{1,4}$ ). Estas entradas se encuentran subrayadas.

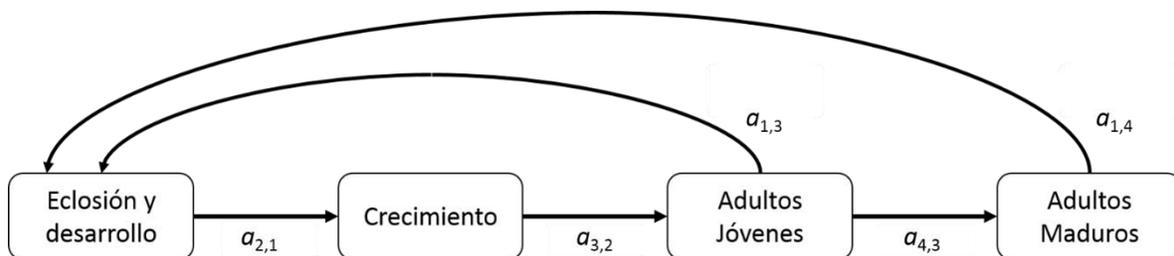


Figura 5: Gráfico del Ciclo de Vida de *A. mexicanum*. Los GCV son representaciones gráficas de las matrices poblacionales donde se marcan con flechas los eventos de las cuatro etapas del ciclo de vida: 1) eclosión y desarrollo ( $a_{2,1}$ ), 2) crecimiento ( $a_{3,2}$ ), 3) adultos jóvenes ( $a_{4,3}$  y su reproducción  $a_{1,3}$ ) y 4) adultos maduros ( $a_{4,4}$  y su reproducción  $a_{1,4}$ ).

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), la estructura estable de estadio (EEE o  $\mathbf{w}$ ) y el valor reproductivo ( $\mathbf{v}$ ) de la matriz (figura 6) se obtuvieron al procesarla en el programa R. Para esto se empleó el paquete de libre acceso “*popbio: Construction and analysis of matrix population models*” versión 2.4 (2013) (Stubben *et al.*, 2007).

Estos tres vectores dominantes (o eigen vectores) de la matriz poblacional se obtuvieron a través de este programa el cual simuló la dinámica poblacional por medio de la fórmula

$$\mathbf{A} \times \mathbf{n}(t) = \mathbf{n}(t+1)$$

Donde  $\mathbf{A}$  es la matriz obtenida y  $\mathbf{n}$  es el vector del número de individuos de cada etapa en un tiempo  $t$ . El valor reproductivo ( $\mathbf{v}$ ) se presenta estandarizado a la unidad en la primera etapa y los valores reproductivos del resto de las etapas son proporcionales a esta (Caswell, 2001).

Las matrices de sensibilidad y elasticidad (Caswell, 2001) se calcularon usando este mismo programa. El cual empleó las fórmulas de sensibilidad y elasticidad

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i \cdot w_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle} \quad e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \times \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

donde  $s_{ij}$  y  $e_{ij}$  son respectivamente los valores de sensibilidad y elasticidad para  $a_{ij}$ .

Posteriormente se crearon cuatro escenarios hipotéticos con el fin de modelar y comparar las tasas intrínsecas de crecimiento poblacional de la matriz resultante de este experimento, los escenarios modelados y la matriz obtenida por Zambrano y colaboradores (2007). Los cambios realizados a la matriz original para cada escenario se determinaron a partir de las matrices de sensibilidad y elasticidad obtenidas. Los cuatro escenarios hipotéticos son Abundancia, Longevidad, Catástrofe y Equilibrio.

Dado que es probable que las entradas obtenidas subestimen la realidad del ciclo de vida de *A. mexicanum*, se crearon dos escenarios positivos para el axolote. En el escenario **Abundancia** se duplicó el valor de ambos eventos reproductivos ( $a_{1,3}$  y  $a_{1,4}$ ) y se redondearon al siguiente múltiplo de 50. Este escenario se realizó para simular un aumento grande en la reproducción. Es probable que ocurra este escenario si dentro de los refugios se alcanzan condiciones óptimas de alimento y calidad de agua en los parámetros descritos (tabla 1) (Mena y Servín, 2014). También se debe considerar que, en cautiverio, es fácil obtener una reproducción mayor a aquellas obtenidas en

este experimento (Shaffer, 1989; Bjorklund y Duhon, 1996; Mena y Servín, 2014). Otro tipo de posible subestimación es en las etapas adultas. Es importante analizar el ciclo de vida con una mayor probabilidad de supervivencia de adultos jóvenes y sin el supuesto de la muerte de adultos maduros al cumplir los tres años de vida. Para esto se creó el escenario **Longevidad**. En este se consideró una probabilidad de supervivencia de adultos jóvenes ( $a_{4,3}$ ) mayor que en la matriz original. Se eliminó el supuesto de que todos los adultos maduros mueren después de cumplir los tres años de edad (probabilidad de permanencia) ( $a_{4,4} \neq 0$ ). Este escenario se creó con el fin de evaluar el efecto en  $\lambda$  de haber subestimado las probabilidades de supervivencia mencionadas.

Para simular los efectos que tendría un evento negativo se creó el escenario **Catástrofe**. En este se redujo a la mitad la probabilidad de supervivencia de las primeras dos etapas ( $a_{2,1}$  y  $a_{3,2}$ ). Este escenario se creó para modelar lo que ocurriría en caso de que pasara algún evento desfavorable en los refugios que disminuya la probabilidad de supervivencia de las etapas con valores de elasticidad más altos.

Finalmente se creó el escenario **Equilibrio** para poder conocer los límites de qué tanto pueden disminuir los valores de las entradas  $a_{ij}$  sin que resulte en un decremento en la población. En este escenario se modificaron todas las entradas biológicamente posibles del ciclo de vida (figura 4). Las entradas se modificaron en diferente proporción considerando los valores de sensibilidad y elasticidad obtenidos para cada entrada. Se redujo los valores hasta obtener una tasa intrínseca de crecimiento poblacional igual a la unidad ( $\lambda=1$ ).

## Resultados y análisis de resultados

Los datos obtenidos de supervivencia y reproducción se muestran en una matriz poblacional simétrica de cuatro etapas (figura 6) y en forma de gráfico de ciclo de vida (figura 7). Al ser procesada en el paquete "Propbio" del programa R, se obtuvieron los valores de la estructura estable de estadio ( $\mathbf{w}$ ), el valor reproductivo ( $\mathbf{v}$ ) y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) (figura 6). En la estructura estable de estadio ( $\mathbf{w}$ ) se puede observar como una población estable está conformada principalmente por individuos en la etapa de eclosión y desarrollo (93%). La  $\lambda$  resultante de la matriz es elevada, ya que su valor de 2.3 representa un incremento del 130%, es decir, que por cada tres individuos que haya en un tiempo "t", habrá siete en el tiempo "t+1".

	1	2	3	4	EEE ( $\mathbf{w}$ )=	Valor Reproductivo ( $\mathbf{v}$ )=
1	0	0	154.333	486.889	0.929	1.000
2	0.145	0	0	0	0.058	15.962
3	0	0.520	0	0	0.013	71.254
4	0	0	0.053	0	0.0003	209.790

$\lambda=2.321$

Figura 6: Matriz poblacional  $A_m$ , Estructura Estable de Estadio ( $\mathbf{w}$ ), Valor Reproductivo ( $\mathbf{v}$ ) y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ). La matriz se divide en cuatro etapas: 1) eclosión y desarrollo ( $a_{2,1}$ ), 2) crecimiento ( $a_{3,2}$ ), 3) adultos jóvenes ( $a_{4,3}$  y su reproducción  $a_{1,3}$ ) y 4) adultos maduros ( $a_{4,4}$  y su reproducción  $a_{1,4}$ ).

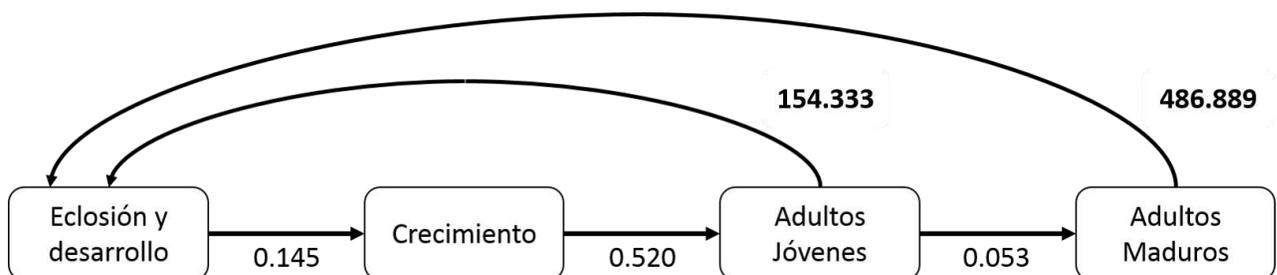
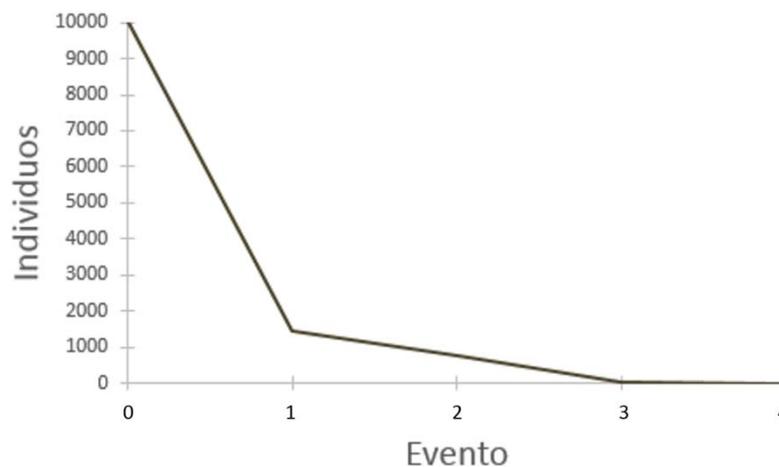


Figura 7: Gráfico del ciclo de vida de *A. mexicanum* en donde se presenta las cuatro etapas del ciclo de vida (recuadros), la probabilidad de supervivencia entre una etapa y la siguiente (flechas horizontales) y dos reproducciones (flechas curvadas).

La curva de supervivencia obtenida (gráfica 2), a partir de las probabilidades de supervivencia registradas aplicadas a una población inicial hipotética de 10,000 individuos (huevos), decrece exponencialmente al inicio del ciclo de vida y se estabiliza posteriormente. Este tipo de ciclo de vida, en el cual al inicio mueren muchos individuos y más adelante pocos, se clasifica como de tipo III.



Gráfica 2: Curva de supervivencia de *A. mexicanum*. El número de individuos totales por etapa o evento: 0) Inicio 1) Eclósión y desarrollo, 2) crecimiento, 3) Adultos jóvenes y 4) Adultos maduros resulta en una curva de tipo III. El ciclo completo tiene una duración de tres años.

En la matriz de sensibilidad obtenida (figura 8), las entradas con los valores más altos ( $S_{4,1}$  y  $S_{3,1}$ ) están resaltadas (valores subrayados). También está resaltada la entrada con el valor más alto de sensibilidad y cuya entrada en la matriz original difiere de cero (valor circulado).

	1	2	3	4
1	0.326	0.020	0.005	0.0001
2	5.205	0.326	0.073	0.002
3	<u>23.234</u>	1.456	0.326	0.007
4	<u>68.408</u>	4.286	0.960	0.0217

Figura 8: Matriz de sensibilidad de la matriz  $A_m$ . La matriz se divide en cuatro etapas: 1) Eclósión y desarrollo, 2) Crecimiento 3) Adultos jóvenes y 4) Adultos maduros. Los valores más altos se encuentran subrayados y el valor más alto cuya entrada en la matriz original difiere de cero está circulado.

La matriz de elasticidad resultante (figura 9) resalta la importancia de las primeras etapas del ciclo de vida de *A. mexicanum* ( $e_{2,1}$  y  $a_{3,2}$ ) y de la reproducción de los adultos jóvenes ( $e_{1,3}$ ). En caso de un cambio proporcional en las entradas de la matriz, el cambio relativo correspondería en un 95% a cambios en estas tres entradas, es decir, aun alteraciones pequeñas pueden resultar en cambios muy grandes en  $\lambda$ .

	1	2	3	4
1	0	0	<u>0.304</u>	0.022
2	<u>0.326</u>	0	0	0
3	0	<u>0.326</u>	0	0
4	0	0	0.022	0

Figura 9: Matriz de elasticidad de la matriz Am. La matriz se divide en cuatro etapas: 1) Eclosión y desarrollo, 2) Crecimiento, 3) Adultos jóvenes y 4) Adultos maduros

Al comparar los resultados de la matriz obtenida con la obtenida por Zambrano *et al* (2007) y con los cuatro escenarios elaborados, se puede observar que la  $\lambda$  de la población de axolotes silvestres (2007) es considerablemente inferior a la población de los axolotes mantenidos dentro de los refugios (Am) (tabla 2). Una población dentro de un refugio ( $\lambda=2.321$ ) (tabla 2, Am) puede crecer 225% más que una fuera de ellos ( $\lambda=0.992$ ) (tabla 2, 2007).

Considerando los escenarios hipotéticos, aquel que alcanza el valor más alto de  $\lambda$  corresponde a **Abundancia**, 124% más mayor original (tabla 2, Abundancia:  $\lambda=2.887$ ). El siguiente valor más alto fue el del escenario **Longevidad**, 116% mayor al original (tabla 2, Longevidad:  $\lambda=2.689$ ). En el caso del escenario **Catástrofe** dentro de un refugio, la población seguiría creciendo ( $\lambda>1$ ) (tabla 2, Catástrofe:  $\lambda=1.48$ ) a pesar de la disminución drástica (50%) en la supervivencia de las entradas con un valor de elasticidad elevado (figura 9:  $e_{2,1}$  y  $e_{2,3}$ ). Finalmente, para generar el escenario **Equilibrio**, es decir, una población hipotética sin crecimiento ni decremento, fue necesario modificar todas las entradas de la matriz original (tabla 2, Equilibrio) y de este modo lograr que  $\lambda=1.00$ .

2007	1	2	3	4	
1	0	0	760.52	1000	$\lambda = 0.9922$
2	0.0015	0	0	0	
3	0	0.7972	0	0	
4	0	0	0.0526	0	
Am					
1	0	0	154.333	486.889	$\lambda = 2.321$
2	0.145	0	0	0	
3	0	0.520	0	0	
4	0	0	0.053	0	
Abundancia					
1	0	0	<u>300</u>	<u>1000</u>	$\lambda = 2.887$
2	0.145	0	0	0	
3	0	0.520	0	0	
4	0	0	0.053	0	
Longevidad					
1	0	0	154.333	486.889	$\lambda = 2.689$
2	0.145	0	0	0	
3	0	0.520	0	0	
4	0	0	<u>0.526</u>	<u>0.200</u>	
Catástrofe					
1	0	0	154.333	486.889	$\lambda = 1.480$
2	<u>0.073</u>	0	0	0	
3	0	<u>0.260</u>	0	0	
4	0	0	0.053	0	
Equilibrio					
1	0	0	<u>70</u>	<u>150</u>	$\lambda = 1.000$
2	<u>0.061</u>	0	0	0	
3	0	<u>0.211</u>	0	0	
4	0	0	<u>0.050</u>	0	

**Tabla 2: Matriz poblacional del estudio de Zambrano *et al*, 2007, la matriz original obtenida (Am) y los cuatro escenarios propuestos: Abundancia, Longevidad, Catástrofe y Equilibrio. Cada escenario tiene subrayada la entrada modificada y presenta su tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) correspondiente.**

## Discusión

En la matriz de sensibilidad obtenida hay muchas entradas con valores muy altos como son  $S_{4,1}$  y  $S_{3,1}$  (figura 8). Este tipo de entradas no son biológicamente posibles ya que se refieren a un evento donde un individuo eclosiona directamente en estado adulto (maduro o joven respectivamente a las entradas mencionadas). Asimismo, en la matriz se encuentra resaltada la entrada con el valor más alto de sensibilidad y cuya entrada en la matriz original difiere de cero (figura 8). Este resultado indica que el valor de  $\lambda$  es muy sensible a cambios en la tasa de supervivencia de axolotes en la etapa de eclosión y desarrollo.

Por otro lado, la probabilidad de que un huevo de *A. mexicanum* eclosione y sobreviva hasta un año de edad dentro de los refugios ( $p = a_{2,1} \times a_{3,2} = 0.0755$ ) es mayor que la probabilidad obtenida fuera de ellos ( $p = 0.0012$ ) (Zambrano *et al*, 2007). Esto se puede atribuir a que los axolotes están protegidos de la depredación de especies invasoras (Sharov y Liebhold, 1998) y, en menor medida, de sus depredadores naturales. También influye el hecho de que tienen una fuente constante, variada y en abundancia de alimento (Valiente *et al*, 2010; Rubio, 2014). Esta mayor probabilidad de supervivencia al inicio del ciclo de vida del axolote ( $p$ ) es fundamental para la alta tasa de crecimiento poblacional, ya que en la matriz de elasticidad se demuestra que ésta supervivencia tiene una contribución relativa en  $\lambda$  de aproximadamente 65% de ésta supervivencia (mismo resultado obtenido por Zambrano y colaboradores en el 2007). Por lo mismo, el valor resultante de  $\lambda$  es alto en comparación, no solo con *A. mexicanum* fuera de los refugios ( $\lambda=0.992$ ) (Zambrano *et al.*, 2007), sino con otros ambystomidos como *A. altamirani* ( $\lambda=1.033$ ) (Rodríguez, 2009) y *A. dumerilii* ( $\lambda < 1$ ) (IUCN, 2010). Todo esto implica que la clave de la conservación de *A. mexicanum* puede ser la supervivencia hasta cumplir un año de edad.

Es posible que los valores de supervivencia de adultos jóvenes y adultos maduros estén siendo subestimados, puesto que la literatura consultada indica que la longevidad de los axolotes en cautiverio es mayor a tres años (Bjorklund y Duhon, 1996; Gressens, 2004; Biasutti, 2006), aunque hay que considerar que esto no considera la mortandad causada por depredadores naturales. Al considerar que los seres vivos tienen una tendencia a priorizar el gasto de energía y que se reproducen tras satisfacer sus requerimientos energéticos de supervivencia, crecimiento y desarrollo (Begon *et al*, 2006), se puede inferir que si las condiciones de los refugios son propicias para la reproducción de las etapas adultas, entonces es probable también lo sea para su supervivencia. De ser el caso, la matriz de elasticidad resultante indica que el efecto de la subestimación de estas supervivencias no sería muy grande en  $\lambda$  (anexo, Longevidad:  $e_{4,3}=0.117$ ;

$e_{4,4}=0.009$ ). Esto se demuestra en el escenario **Longevidad**. En este, tras aumentar  $a_{4,3}$  al 1,000% e incrementar  $a_{4,4}$  de 0 a 0.2,  $\lambda$  es tan solo 16% mayor al de la matriz sin cambios (tabla 2, Longevidad). Este resultado indica que los datos del experimento que se obtuvieron a partir de bibliografía ( $a_{4,3}$  y  $a_{4,4}$ ) siguen describiendo el comportamiento de las poblaciones dentro de ellos. Igualmente es importante considerar que el aumento del 16% en  $\lambda$  en el escenario **Longevidad** es bajo considerando la magnitud del aumento a los valores de la matriz original. De acuerdo a los resultados obtenidos, si se tiene como objetivo estimular el crecimiento poblacional, no es recomendable un acercamiento que busque favorecer estas etapas. Por esto mismo, la reintroducción de ejemplares adultos como estrategia de conservación resulta inviable. Debido a las limitaciones de recursos temporales, monetarios y de personal, es importante contrastar los costos de una acción con los beneficios y resultados obtenidos (Sutherland, 2006). Las reintroducciones de ejemplares adultos fallan en este aspecto además de que, si no se resuelven las amenazas que diezmaron a la población en un principio, es muy probable que fracasen.

En los refugios es necesario considerar que, a pesar de que la reproducción registrada en este experimento se ubica dentro del rango descrito por Bjorklund y Duhon (1996), es posible obtener reproducciones mayores de acuerdo con Shaffer (1989). Esto también ha sido observado en otras reproducciones estimuladas en individuos de la misma colonia del Laboratorio de Restauración Ecológica. El escenario de **Abundancia** modela un aumento de alrededor del 100% en ambas entradas de reproducción (tabla 2, Abundancia:  $a_{1,3}$  y  $a_{1,4}$ ), lo cual es fácil de lograr en condiciones controladas de laboratorio. Un mayor crecimiento poblacional no necesariamente es mejor para la conservación de la especie (Caswell, 2001). En el caso de *A. mexicanum*, un crecimiento poblacional descontrolado incluso puede llegar a ser perjudicial si consideramos la capacidad de carga (Rubio, 2014) y el canibalismo que ocurre en densidades altas (obs. pers.).

Por otro lado, es altamente probable que eventualmente ocurran eventos que disminuyan considerablemente la probabilidad de supervivencia en una o más etapas del ciclo de vida de *A. mexicanum*. El escenario **Catástrofe** sirve para evaluar el efecto de un suceso que resulte en la disminución de la probabilidad de supervivencia de las etapas con valores de elasticidad más altos ( $a_{2,1}$  y  $a_{3,2}$ ). Dicho escenario modela una reducción del 50% en estas probabilidades. El valor de  $\lambda$  se reduce en un 36% (tabla 2, Catástrofe:  $\lambda=1.48$ ) pero permanece superior a la unidad. Esto significa que la población seguiría creciendo a pesar de que dicho escenario ocurriera.

Aun ante eventos catastróficos, en el escenario **Equilibrio** se ejemplifica la resistencia contra el decremento poblacional de las poblaciones dentro de los refugios (tabla 2, Equilibrio).

Considerando que las poblaciones tienen momentum en su crecimiento (Caswell, 2001), aun si llegase a ocurrir un evento catastrófico con efectos negativos mayores al planteado en este escenario, la población tardaría varios años en iniciar una disminución continua.

En todos los escenarios simulados se mantiene la afirmación de que los refugios son eficientes en términos de la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda \geq 1$ ) (tabla 2). Dada la efectividad de los refugios para obtener un crecimiento poblacional y la dificultad de que  $\lambda$  decrete por debajo de la unidad, estos pueden ser una solución viable para la restauración de las poblaciones de axolotes dentro de Xochimilco. Es recomendable que primero se expanda el modelo de refugios a un mayor número de chinampas y, posteriormente, a los canales principales. Para lograr esto será necesario emplear simultáneamente múltiples técnicas de restauración (Rhodes *et al*, 2011) como pesca intensiva de especies invasoras, pláticas de concientización ambiental, promoción de agricultura chinampera y control de calidad del agua. Es fundamental una planeación rigurosa para que se evite fraccionar demasiado el hábitat (Vélez-Espino *et al*, 2011) y se pueda procurar el flujo genético dentro de la población (Sharov y Liebhold, 1998). También es importante procurar no exceder la capacidad de carga de los refugios de tres axolotes por metro cuadrado (Rubio, 2014).

Durante la elaboración de este experimento fue necesario un monitoreo constante de los parámetros físico-químicos del agua y una inversión de tiempo, personal y dinero. Con el fin de aumentar la implementación de refugios en los canales, se debe de lograr que se mantengan de manera autónoma los parámetros del agua óptimos para el axolote (tabla 1). Esto seguramente aumentará la aceptación de los residentes de Xochimilco y los motive a emplearlos. La participación de los residentes y trabajadores de Xochimilco es fundamental para el éxito del programa de conservación (Aguilar-Ibarra *et al*, 2013). Además, es importante buscar un resultado de ganancia-ganancia para la población y los axolotes de modo que se estimule más el aumento en su implementación (McShane *et al*, 2011). Al ir creciendo el número de refugios, estos se convierten salvoconductos dentro de un hábitat perturbado. Eventualmente, muchos refugios pequeños pueden llegar a transformarse en un santuario ininterrumpido que ocupe un gran porcentaje de los canales de Xochimilco.

## Conclusiones

- La población de *A. mexicanum* que habitan los refugios se encuentra en crecimiento.
- El éxito de los refugios se atribuye a la protección, buena calidad de agua y la disponibilidad alta y diversa de alimento para las primeras etapas del ciclo de vida del axolote.

## Literatura citada

- Abrahams, M., & Kattenfeld, M. (1997). The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. *Behaviour Ecology Sociobiology*(40), 169 - 174.
- Aguilar, A. (2008). Peri-urbanization, illegal settlements and environmental impact in Mexico City. *Cities*, 25(3), 133-145.
- Aguilar, A., Espinosa, A., & Caraballo, C. (2006). El manejo del agua: Tema central en Xochimilco. En G. d. Federal (Ed.), *Xochimilco: un proceso de gestión participativa*. México, D.F.: UNESCO.
- Aguilar-Ibarra, A., Zabrano, L., Valiente, E., & Ramos-Bueno, A. (2013). Enhancing the potential value of environmental services in urban wetlands: An agro-ecosystem approach. *Cities*, 31, 438-443.
- Beebee, T., & Griffiths, R. (2005). The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125( ), 271-285. doi:10.1016/j.biocon.2005.04.009
- Begon, M., Townsend, C., & Harper, J. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems* (4 ed.). Malden, MA, EEUU: Blackwell Publishing.
- Biasutti, A. (2006). *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1789) - Parte I. *Sociedad Acuariológica del Plata*.
- Bjorklund, N., & Duhon, S. (1996). The Mexican axolotl as a pet and laboratory animal. *Tropical Fish Health*.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: construction, analysis and interpretation* (2 ed.). Sunderland, EEUU: Sinauer Associates, Inc.
- Chaparro-Herrera, D., Nandini, S., & Sarma, S. (2013). Effect of water quality on the feeding ecology of axolotl *Ambystoma mexicanum*. *Journal of Limnology*, 72(3), 555-563.
- Collins, J. (2010). Amphibian decline and extinction: What we know and what we need to learn. *Diseases of aquatic organisms*, 92( ), 93-99. doi:10.3354/dao02307
- Contreras, V., Martínez-Meyer, E., Valiente, E., & Zambrano, L. (2009). Recent decline and potential distribution in the last remnant area of the microendemic Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Biological Conservation*, 142, 2881-2885.
- Correl, D. (1998). The role of phosphorous in the eutrophication on receiving waters: a review. *Journal of environmental quality*, 27(2), 261-266.
- Crouse, D., Crowder, L., & Caswell, H. (1987). A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*, 68(5), 1412-1423.
- Daszak, P., Cunningham, A., & Hyatt, A. (2003). Infectious diseases and amphibian population declines. *Diversity and Distributions*, 9(2), 141-150. doi:10.1046/j.1472-4642.2003.00016.x
- de Kroon, H., Plaisier, A., Groenendael, J. v., & Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67(5), 1427-1431.

- Duellman, W., & Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. Londres, Inglaterra: Johns Hopkins University Press.
- Ezcurra, E. (1996). *De las chinampas a la megápolis. El medio ambiente en la cuenca de México*. México D.F.: Fondo de Cultura Económica S.A. de C.V.
- Ezcurra, E., Mazari-Hiriart, M., Pisanty, I., & Aguilar, A. G. (2006). *La cuenca de México*. México D.F.: Fondo de Cultura Económica S.A. de C.V.
- Frost, D. R. (2014). *Amphibian species of the world: an online reference. Version 6.0*. Nueva York: American Museum of Natural history.
- García, J. L., & de la Lanza, G. (2002). La cuenca de México. En *Lagos y presas de México*. México D.F.: AGT S.A. de C.V.
- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T., & Purata, S. (2006). Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management*, 223, 139-151.
- International Union for Conservation of Nature. (2010). *IUCN red list of threatened species. Version 2010.1*. Obtenido de [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)
- Jensen, A. L. (2000). Sex and age structured matrix model applied to harvesting a white tailed deer population. *Ecological Modelling*, 128, 245-249.
- Kiesecker, J., Blaustein, A., & Miller, C. (2002). Transfer of a pathogen from fish to amphibians. *Conservation Biology*, 15(4), 1064-1070.
- Light, T., & Marchetti, M. (2007). Distinguishing between invasions and habitat changers as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation Biology*, 21, 434-446.
- Logofet, D. (2013). Complexity in matrix population models: Polyvariant ontogeny and reproductive uncertainty. *Ecological Complexity*, 15, 43-51.
- Malcolm, J., Liu, C., Neilson, R., Hansen, L., & Hannah, L. (2006). Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, 20, 538-548.
- Mann, R., Hyne, R., Choung, C., & Wilson, S. (2009). Amphibians and agricultural chemicals: Review of the risks in a complex environment. *Environmental pollution*, 157(11), 2903-2927. doi:10.1017/j.envpol.2009.05.015
- Marín, A. I. (2007). *Preferencia de plantas para la oviposición del ajolote *Ambystoma mexicanum* en condiciones de laboratorio*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- McKenzie, V. (2007). Human land use and patterns of parasitism in tropical amphibian hosts. *Biological Conservation*, 137(1), 102-116.
- McShane, T., Hirsch, P., Trung, T. C., Songorwa, A., Kinzig, A., Monteferri, B., . . . O'Connor, S. (2011). Hard choices: Making trade-offs between biodiversity conservation and human well-being. *Biological Conservation*, 144, 966-972.

- Mena, H., & Servín, E. (2014). *Manual básico para el cuidado en cautiverio del axolote de Xochimilco (Ambystoma mexicanum)*. México D. F.: Instituto de Biología.
- Monte, L. (2013). Characterisation of a nonlinear Leslie matrix model for predicting the dynamics of biological populations in polluted environments: Applications to radioecology. *Ecological Modelling*, 248, 174-183.
- Ochoa-Ochoa, L., Rodríguez, P., Mora, F., Flores-Villela, O., & Whittaker, R. (2012). Climate change and amphibian diversity patterns in Mexico. *Biological Conservation*, 150, 94-102.
- Price, S., Dorcas, M., Gallant, A., Klaver, R., & Wilson, J. (2006). Three decades of urbanization: estimating the impact of land-cover change on stream salamander populations. *Biological Conservation*, 133, 436-441.
- Rhodes, J., Ng, C. F., Villiers, D. d., Preece, H., McAlpine, C., & Possingham, H. (2011). Using integrated population modelling to quantify the implications of multiple threatening processes for a rapidly declining population. *Biological Conservation*, 144, 1081-1088.
- Riccardi, A., & MacIsaac, H. J. (2011). Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems. En D. Richardson (Ed.), *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton* (págs. 211-224). Oxford, Inglaterra: Blackwell Publishing, Ltd.
- Rodríguez, F. R. (2009). *Dinámica poblacional del ajolote Ambystoma altamirani en el río Magdalena, D.F.* México, D.F.: Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rubio, M. (2014). *Capacidad de carga de refugios experimentales para Ambystoma mexicanum en Xochimilco, México*. México, D.F.: Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Shaffer, H. (1989). Natural history, ecology and evolution of the Mexican axolotls. *Axolotl Newsletter, Indiana University*, 18, 5-11.
- Sharov, A. A., & Liebhold, A. M. (1998). Bioeconomics of managing the spread of exotic pest species with barrier zones. *Ecological Applications*, 8, 833-845.
- Solís, C., Sandoval, J., Pérez-Vega, H., & Mazari-Hiriart, M. (2006). Irrigation water quality in southern Mexico City based on bacterial and heavy metal analyses. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research, B* 249( ), 592-595.
- Stubben, C. J., & Milligan, B. G. (2007). Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*, 22, 11.
- Sutherland, W. J. (2006). *The conservation handbook: Research, management and policy* (5 ed.). Oxford, Inglaterra: Blackwell Science.
- Tsoar, A., Shohami, D., & Nathan, R. (2011). A movement ecology approach to study seed dispersal and plant invasion: an overview and application of seed dispersal by fruit bats. En D. Richardson (Ed.), *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton* (págs. 211-224). Oxford, Inglaterra: Blackwell Publishing, Ltd.

- Valiente, E. (2006). *Efecto de las especies introducidas en Xochimilco para la rehabilitación del hábitat del ajolote (Ambystoma mexicanum)*. México D. F.: Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valiente, E., Tovar, A., González, H., Eslava-Sandoval, D., & Zambrano, L. (2010). Creating refuges for the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Ecological Restoration*, 28(3), 257-259. doi:10.1353/ecr.2010.0017
- Vélez-Espino, L., McLauhlin, R., Jones, M., & Pratt, T. (2011). Demographic analysis of trade-offs with deliberate fragmentation of streams: Control of invasive species versus protection of native species. *Biological Conservation*, 144, 1068-1080.
- Villadelángel-Viñas, G., & Bartra, R. (2011). *Axolotiada. Vida y mito de un anfibio mexicano*. México D.F.: FCE, INAH.
- Whiteman, H. H. (1994). Evolution of facultative paedomorfosis in salamanders. *Q. Rev. Biol*, 69, 205-221.
- Zambrano, L., COntreras, V., & M. Mazari-Hiriart, A. Z.-A. (2009). Spatial heterogeneity of water quality in a highly degraded tropical freshwater ecosystem. *Environmental Management*, 43, 249-263.
- Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Meneses, N., & Townsend, P. A. (2006). Inasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) ans Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 1903-1910.
- Zambrano, L., Valiente, E., & Zanden, M. V. (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.
- Zambrano, L., Vega, E., L. G. Herrera, E. P., & Reynoso, H. (2007). A population matrix model and population viability analysis to predict the fate of endangered species in highly managed water systems. *Animal Conservation*, 297-303.

## Anexo

		1	2	3	4			1	2	3	4
Abundancia	1	-	-	300	1000	Catástrofe	1	-	-	154.333	486.889
	2	0.145	-	-	-		2	0.073	-	-	-
	3	-	0.520	-	-		3	-	0.260	-	-
	4	-	-	0.053	0		4	-	-	0.053	0
S Abundancia	1	-	-	0.003	5.4 e <sup>-5</sup>	S Catástrofe	1	-	-	0.003	9.8 e <sup>-5</sup>
	2	6.490	-	-	-		2	6.566	-	-	-
	3	-	1.816	-	-		3	-	1.837	-	-
	4	-	-	1.028	0.019		4	-	-	0.915	0.033
e Abundancia	1	-	-	0.308	0.019	e Catástrofe	1	-	-	0.290	0.033
	2	0.327	-	-	-		2	0.322	-	-	-
	3	-	0.327	-	-		3	-	0.322	-	-
	4	-	-	0.019	0		4	-	-	0.033	0
Longevidad	1	-	-	154.333	486.889	Equilibrio	1	-	-	70	150
	2	0.145	-	-	-		2	0.061	-	-	-
	3	-	0.520	-	-		3	-	0.211	-	-
	4	-	-	0.526	0.2		4	-	-	0.05	0
S Longevidad	1	-	-	0.003	6.4 e <sup>-4</sup>	S Equilibrio	1	-	-	0.004	2.1 e <sup>-4</sup>
	2	5.389	-	-	-		2	5.285	-	-	-
	3	-	1.507	-	-		3	-	1.529	-	-
	4	-	-	0.596	0.126		4	-	-	0.625	0.031
e Longevidad	1	-	-	0.175	0.117	e Equilibrio	1	-	-	0.292	0.031
	2	0.291	-	-	-		2	0.323	-	-	-
	3	-	0.291	-	-		3	-	0.323	-	-
	4	-	-	0.117	0.009		4	-	-	0.031	0

Anexo: Matrices de los cuatro escenarios con sus respectivas matrices de sensibilidad (S) y elasticidad (e).