



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ECOLOGÍA

**SOLAPAMIENTO DE DIETA, PREFERENCIA ALIMENTARIA Y TASAS  
PREDATORIAS DE *Ambystoma granulosum* (CAUDATA: AMBYSTOMATIDAE)  
Y *Cyprinus carpio* (CYPRINIFORMES: CYPRINIDAE)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ALDO ERIC FUENTES BARRADAS**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. SINGARAJU SRI SUBRAHMANYA SARMA**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM  
**COMITÉ TUTOR: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
**DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

**MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO, ABRIL, 2017**



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.



Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de enero de 2017, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **FUENTES BARRADAS ALDO ERIC**, con número de cuenta 411002453, con la tesis titulada "**Solapamiento de dieta, preferencia alimentaria y tasas predatorias de *Ambystoma granulatum* (Caudata: Ambystomatidae) y *Cyprinus carpio* (Cypriniformes: Cyprinidae)**", realizada bajo la dirección del **DR. SINGARAJU SRI SUBRAHMANYA SARMA**:

Presidente: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ  
Vocal: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA  
Secretario: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ  
Suplente: DR. MANUEL FERIA ORTÍZ  
Suplente: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA

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

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 27 de marzo de 2017.

*M. del Coro Arizmendi*

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A CONACyT por la beca otorgada durante la Maestría, con número de CVU 582563.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por el Apoyo PAEP para presentación en un congreso nacional (Reunión Nacional de Herpetología).

A mi tutor principal el Dr. Singaraju Sri Subrahmanya Sarma y comité tutorial integrado por el Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz y el Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza por apoyarme, aconsejarme con sus valiosas aportaciones durante el proyecto.

## **Agradecimientos a título personal**

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 mamá y mi papá por apoyarme incondicionalmente toda mi vida.

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

A Yael Delgado que me ha apoyado mucho desde quinto semestre de la carrera de biología y toda la maestría. También, por brindarme y ayudarme en todo lo necesario y sobre todo, por complementar y alegrar mi vida fuera del ámbito académico.

A mi amigo Toño por hacer más plena mi estancia en el laboratorio y por darme su amistad desde el primer semestre de la carrera de biología.

A mis amigos y compañeros de la carrera y maestría, especialmente a Hizoán, Diana, Fany, Ricardo y Luis por darme ánimos y motivarme a ser mejor.

## **Dedicatoria**

A mi familia, novia y amigos por apoyarme en los momentos necesarios.

# Índice

## Contenido

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	3
Distribución y estatus.....	5
Ciclo de vida y amenazas poblacionales.....	7
Alimentación y posición trófica.....	9
Problemática con especies invasoras.....	10
Objetivos.....	13
Objetivo general.....	13
Objetivos particulares.....	13
Antecedentes.....	14
Hipótesis.....	16
Justificación.....	17
Metodología.....	18
Sitio de estudio.....	18
Material biológico.....	19
Preferencia alimentaria.....	20
Ingestión de biomasa.....	21
Solapamiento de dieta.....	22
Tasas predatorias.....	22
Resultados.....	24
Material biológico.....	24
Preferencia alimentaria.....	29
Ingestión de biomasa.....	32
Solapamiento de dieta.....	33
Tasas predatorias.....	34
Discusión.....	35

Material biológico.....	35
Preferencia alimentaria .....	36
Ingestión de biomasa .....	37
Solapamiento de dieta.....	38
Tasas predatorias.....	39
Conclusiones.....	40
Literatura citada .....	41



## Lista de figuras y cuadros

Figura 1: Distribución de la familia Ambystomatidae marcada en color rojo. Tomado de Vitt y Caldwell (2014). No obstante, su distribución se extiende hacia las montañas de la faja transvolcánica en México. ....	5
Figura 2: Distribución de <i>Ambystoma granulosum</i> con énfasis en la altitud en que se ubica. Datos tomados de Aguilar-Miguel (comunicación personal). ....	6
Figura 3: Ciclo de vida general de <i>Ambystoma</i> con indicaciones de su alimentación a lo largo de su ciclo de vida. ....	8
Figura 4: Sitios de colecta del zooplankton para los experimentos subyacentes. A: Estado de México con énfasis en los municipios de Lerma de Villada y Ocoyoacac, B: Laguna de Lerma o Chimaliapan, C: Sitios de colecta en los canales de alimentación del cuerpo de agua principal. ....	18
Figura 5: Supervivencia de <i>A. granulosum</i> durante nueve semanas con respecto a la semana anterior. Porcentajes basados en la supervivencia de dos puestas $\pm$ error estándar. Semana 0: Porcentaje de huevos fértiles, semanas subsiguientes: Porcentaje de sobrevivientes por semana. ....	25
Figura 6: Longitud total de <i>C. carpio</i> de nueve semanas de edad y de larvas de <i>A. granulosum</i> de la primera a la novena semana posterior a la eclosión. Valores medios basados en 10 repeticiones $\pm$ error estándar. ....	27
Figura 7: Ancho de la boca de <i>C. carpio</i> de nueve semanas de edad y de larvas de <i>A. granulosum</i> de la primera a la novena semana posterior a la eclosión. Valores medios basados en 10 repeticiones $\pm$ error estándar. ....	28
Figura 8: Regresión lineal entre la longitud total y ancho de la boca de <i>A. granulosum</i> durante sus nueve primeras semanas de vida. ....	29
Figura 9: Preferencia alimentaria de <i>A. granulosum</i> durante nueve semanas posteriores a la eclosión. Las barras representan la media basada en cuatro réplicas $\pm$ error estándar. La barra horizontal a la altura de 0.33 fue colocada para asistir a la interpretación y equivale a 1/m. Valores mayores a la barra indican preferencia y menores indican evasión. ....	30
Figura 10: Preferencia alimentaria de <i>C. carpio</i> de nueve semanas de edad. Las barras representan la media basada en cuatro réplicas $\pm$ error estándar. La barra horizontal a la altura de 0.33 fue colocada para asistir a la interpretación y equivale a 1/m. Valores mayores a la barra indican preferencia y menores indican evasión. ....	31
Figura 11: Consumo de biomasa (expresada como peso seco) por larvas de <i>A. granulosum</i> y juveniles de <i>C. carpio</i> . Datos basados en los consumos de las preferencias alimentarias por el peso de cada presa. Las barras indican el promedio $\pm$ error estándar basado en cuatro réplicas. Las barras con la misma letra no son estadísticamente significativo ( $p > 0.05$ ). ....	32

Figura 12: Regresión lineal del solapamiento de dieta entre juveniles de nueve semanas de *C. carpio* y larvas con una a nueve semanas de edad de *A. granulosum*..... 33

Tabla 1: Longitud total, ancho máximo de las presas utilizadas durante los experimentos de preferencia alimentaria. .... 24

Tabla 2: Longitud total, longitud hocico-cloaca, longitud estándar, ancho de la cabeza y ancho de la boca de *A. granulosum* de una a nueve semanas de edad y *C. carpio* de nueve semanas de edad. .... 26

Tabla 3: Tasas predatorias de *A. granulosum* y *C. carpio* con tres presas diferentes..... 34

## Resumen

*Ambystoma granulosum* es una especie con distribución restringida al noroeste del Estado de México. Es una especie clasificada en peligro crítico que experimenta una alta presión por parte de especies exóticas invasoras como *Cyprinus carpio*. Ambas especies son depredadores durante todo su ciclo de vida con dietas semejantes. Por ejemplo, *A. granulosum* se alimenta de zooplancton, pequeños crustáceos, insectos acuáticos, acociles y algunos vertebrados como peces o larvas de anuros; mientras que *C. carpio* se alimenta principalmente de zooplancton, plantas e insectos. Ambas especies tienen incidencia en el humedal RAMSAR de Chimaliapan. En este humedal habitan diferentes especies zooplanctónicas. Éstas fueron muestreadas semanalmente durante nueve semanas y fueron utilizadas para experimentos de preferencia alimentaria, consumo de biomasa, solapamiento de dieta y tasas predatorias de *A. granulosum* de una a nueve semanas de edad y *C. carpio* de nueve semanas de edad. *Ambystoma granulosum* es una especie que aumenta proporcionalmente su longitud total y el ancho de la boca y está limitado por esta última. Así, se obtuvo que *A. granulosum* cambia de dieta conforme su desarrollo ontogenético hasta tener preferencia similar a *C. carpio* en la novena semana de edad. Asimismo, *A. granulosum* consume cuatro veces más alimento en la novena semana comparada con la primera. Además, el solapamiento de dieta entre ambos depredadores aumenta conforme la edad de *A. granulosum*. Finalmente, ambos depredadores tienen altas tasas predatorias de captura e ingestión, pero el número de presas no es un factor que determine la probabilidad de encuentro o de ataque.

## **Abstract**

*Ambystoma granulosum* is a species with restricted distribution to the northwest of the State of Mexico, Mexico. It is a critically endangered species that experiences high pressure from invasive alien species such as *Cyprinus carpio*. Both species are predators throughout their life cycle with similar diets. For example, *A. granulosum* feeds on zooplankton, small crustaceans, aquatic insects, crayfish and some vertebrates such as fish or anurans larvae; while *C. carpio* feeds mainly on zooplankton, plants and insects. Both species inhabit the RAMSAR wetland of Chimaliapan. In this wetland live different zooplankton species. These were sampled weekly for nine weeks and were used for experiments of food preference, biomass consumption, diet overlap, and predatory rates of *A. granulosum* from one to nine weeks of age and nine-week-old *C. carpio*. *Ambystoma granulosum* is a species that proportionally increases its overall length and width of the mouth and is limited by the latter. Thus, it was obtained that *A. granulosum* changes diet according to its ontogenetic development until having similar preference to *C. carpio* in the ninth week of age. Also, *A. granulosum* consumes four times more food in the ninth week compared to the first. In addition, diet overlap between both predators increases according to the age of *A. granulosum*. Finally, both predators have high predatory rates of capture and ingestion, but the number of prey is not a factor that determines the probability of encounter or attack.

## Introducción

La alimentación es un proceso importante para la supervivencia de cualquier especie (Krebs, 1999), sin embargo, estudiar la alimentación de especies en peligro de extinción se vuelve indispensable para su conservación. Una amenaza principal para las especies de anfibios en peligro de extinción recae en la similitud del uso de recursos con especies exóticas invasoras (peces) y del solapamiento de dieta entre ambos grupos (Zambrano *et al.*, 2010).

En ecosistemas acuáticos históricos (lóticos y lénticos) de carácter permanente en México, algunos taxa de anfibios caudados degeneraron su ciclo de vida y se establecieron como los depredadores acuáticos punta (Ghioca-Robrecht y Smith, 2008). Éstos se establecieron como adultos acuáticos larviformes (paedomorfosis) en sistemas donde las condiciones terrestres eran desfavorables y las acuáticas permanecían estables. Además, los sistemas donde se establecieron carecían de peces piscívoros y/o de tallas superiores (Johnson y Voss, 2013). Por lo tanto, estas poblaciones de anfibios fueron susceptibles a la introducción de especies exóticas invasoras como la carpa *Cyprinus carpio*; que en su etapa de juvenil (menor a 7.5 cm) habita las zonas someras con alta abundancia de macrófitas (Mendoza y Koleff, 2014), similar a las larvas de anfibios.

Los anfibios poseen ciclos de vida complejos que incluyen larvas acuáticas, juveniles, adultos acuáticos y/o terrestres (Johnson y Voss, 2013; Kishida *et al.*, 2015). Acorde a su desarrollo ontogenético, se alimentan de diferentes grupos de presas generando una función ecológica distinta en cada fase. En ecosistemas acuáticos los anfibios se alimentan de algas, detritos u otros animales incluyendo la depredación intragremial e intraespecífica dependiendo del orden al que pertenezcan (Polis *et al.*, 1989). Por ejemplo, los anuros se alimentan principalmente de microalgas, zooplancton y detritos, mientras que los caudados consumen artrópodos, peces pequeños, otros anfibios, reptiles y mamíferos pequeños variando entre especies (Okada *et al.*, 2008). Esta última tendencia de alimentación se observa en los diferentes estadios del ciclo de vida principalmente de caudados; así, cambiando su dieta y su función ecológica (Bardwell *et al.*, 2007).

En el caso de los caudados, el conocimiento de sus dietas es bajo y se limita a un reducido número de especies. En etapa larval se conoce que ingieren principalmente zooplancton (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011) el cual es consumido también por *C. carpio*. Por consiguiente, determinar los grupos de zooplancton de los que se alimentan las larvas de caudados es un primer factor importante para su conservación *in situ* y *ex situ*; principalmente de aquellos en peligro de extinción.

En general, los anfibios poseen tasas reproductoras altas y mortalidad alta en los primeros estadios de desarrollo (Vitt y Caldwell, 2014). En consecuencia, la productividad de huevos (en algunos casos > 500 huevos por hembra reproductiva) y larvas de anfibios requieren altas cantidades de alimento (Ghioca-Robrecht y Smith, 2008). De este modo, las

larvas de anfibios ejercen presión y regulan las concentraciones de productores primarios (fitoplancton) y secundarios (zooplancton) en hábitats dulceacuícolas lóticos y lénticos (Whiles *et al.*, 2006). En el caso específico de las larvas del género *Ambystoma* (Caudata: Ambystomatidae), la ovoposición es mayor a 100 huevos por hembra reproductora (Walls y Altig, 1986) y se da frecuentemente en estanques naturales o artificiales poco profundos (permanentes o estacionales). Asimismo, dadas sus altas densidades, se sabe que las larvas regulan principalmente a sus presas zooplanctónicas en términos de densidad y biomasa (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011). Mismas que pueden verse afectadas por *C. carpio*.

Existen diversas maneras de conocer cómo los depredadores regulan a las presas en el ambiente. Entre éstas destacan el análisis de contenido estomacal que brinda la composición y abundancia de las presas ingeridas por los organismos (Ruiz-Martínez *et al.*, 2014). Sin embargo, la problemática de este análisis es que no refleja la preferencia del depredador a menos que se considere la abundancia de las presas en el medio, así como la dificultad en el reconocimiento de las presas (parcialmente digeridas). Además, conlleva al letargo de los individuos (técnica de reflujo; Cecala *et al.*, 2007) e incluso la muerte (análisis de contenido estomacal por remoción; Legler y Sullivan, 1979). Por lo tanto, no son recomendables para especies en peligro crítico de extinción o con bajos números poblacionales en su ambiente. Asimismo, existen técnicas *in vitro* no invasivas, para conocer cómo los depredadores regulan a las presas. Estas técnicas, combinadas con datos de campo pueden proporcionar información completa sobre los hábitos alimentarios de los depredadores disminuyendo la manipulación de los individuos. Dentro de éstas, se incluyen la preferencia alimentaria y las tasas predatorias. Ambas técnicas son certeras si se utilizan densidades de presas semejantes a las del hábitat natural de los depredadores. Además, se pueden realizar en laboratorios con volúmenes reducidos, menor número de individuos y dan una estimación confiable del papel funcional de los depredadores en la naturaleza (Lampert y Sommer, 2007).

Por otro lado, a partir de los datos de consumo, es posible establecer el solapamiento de dieta que existe entre dos especies sin importar el desfase de edades y de tiempo. Así, intuir indirectamente la posible interacción presente entre dos especies (Krebs, 1999).

En este estudio se utilizaron larvas de *Ambystoma granulosum* durante su fase crítica de mortalidad (nueve semanas posteriores a la eclosión) y juveniles de *C. carpio* de tallas entre 3.77 y 5.37 cm con edad aproximada de dos meses, ya que sus hábitos alimenticios son semejantes al de las carpas adultas y son capaces de ejercer presión sobre otras especies (Vilizzi y Walker, 1999) incluyendo las larvas de *A. granulosum*. Además, las larvas de *C. carpio* menores a 2.5 cm dependen exclusivamente de sus reservas de vitelo, por lo cual no presentan amenaza ni sobreposición de dieta sobre los recursos alimentarios de *A. granulosum* (véase el apartado “problemática con la especies invasoras”).

En el presente estudio se evaluaron el solapamiento de dieta, las preferencias alimentarias y tasas predatorias de una especie acuática invasora (*C. carpio*) y la especie neotónica facultativa *A. granulorum* (ajolotes), misma que tendrá más importancia en los apartados subsiguientes.

### Distribución y estatus

La familia Ambystomatidae (Amphibia: Caudata) se distribuye exclusivamente en la zona neártica, desde la región sur de Alaska y Canadá hasta el eje neovolcánico transversal en México (figura 1). Corresponde a un grupo filogenéticamente complejo y controversial. Algunos autores registran que la familia está constituida por dos géneros: *Dicamptodon* (4 especies) y *Ambystoma* (33 especies), mientras, otros autores registran un solo género (*Ambystoma*) separado del taxón hermano (*Dicamptodon*) Dicamptodontidae (Vitt y Caldwell, 2014). No obstante, de las 33 especies registradas del género *Ambystoma*, en México existen 19 especies de las cuales 17 son endémicas (Casas *et al.*, 2004; Frías-Alvarez *et al.*, 2010).

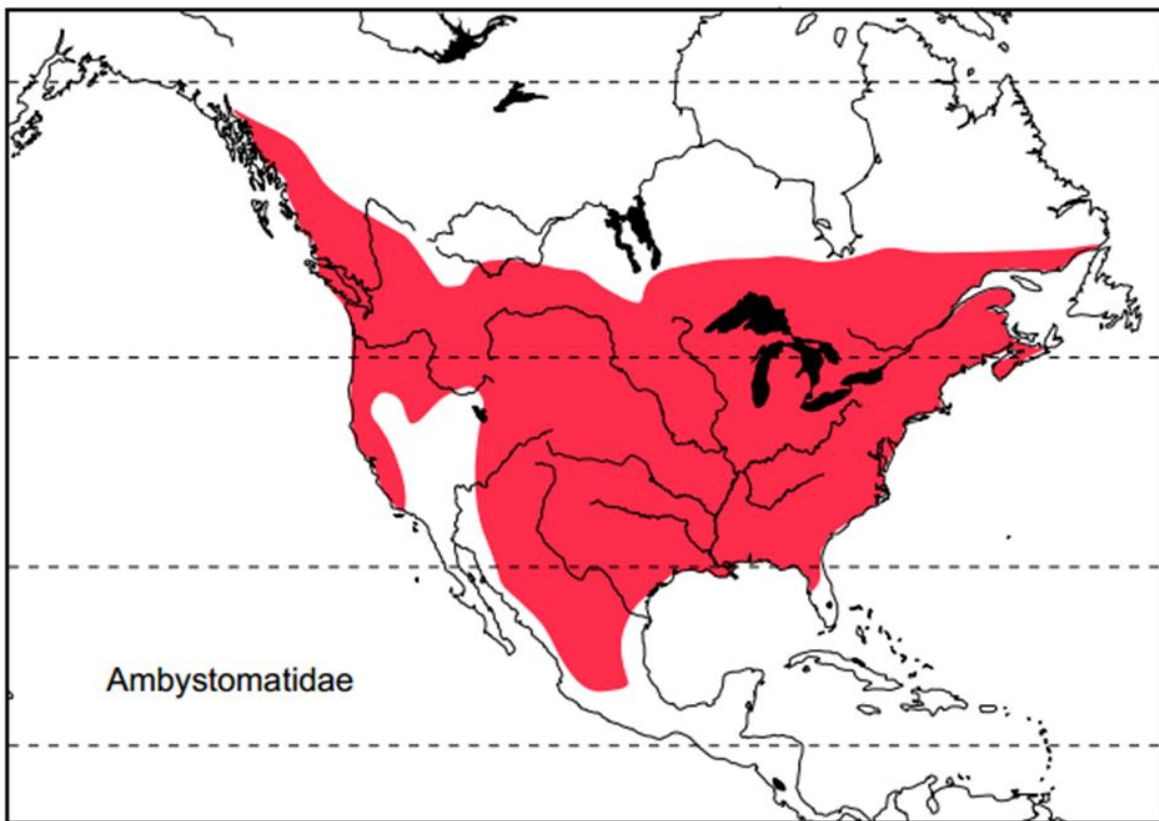


Figura 1: Distribución de la familia Ambystomatidae marcada en color rojo. Tomado de Vitt y Caldwell (2014). No obstante, su distribución se extiende hacia las montañas de la faja transvolcánica en México.

A nivel específico, el género *Ambystoma* se contempla como un grupo diversificado recientemente y se considera a *A. granulorum* Taylor, 1944 como especie hermana de *A. lermaense* Taylor, 1940 (Shaffer y McKnight, 1996). Inclusive, O'Neill *et al.* (2012)

registran que estas especies se agrupan dentro del mismo grupo con marcadores moleculares nucleares. No obstante, en el presente se toma como especie separada a *A. granulorum* de acuerdo a su morfología descrita, además de ser considerada a la fecha otra especie.

*Ambystoma granulorum* es una especie endémica del Estado de México con distribución restringida al noroeste del Estado (figura 2; Aguilar y Casas, 2009). No obstante, se ha avistado en localidades más céntricas como el humedal RAMSAR de Chimaliapan o laguna de Lerma ubicada entre los municipios de Lerma y Ocoyoacac (Aguilar-Miguel, 2005; Xóchitl Aguilar-Miguel, comunicación personal).

### Distribución de *Ambystoma granulorum*

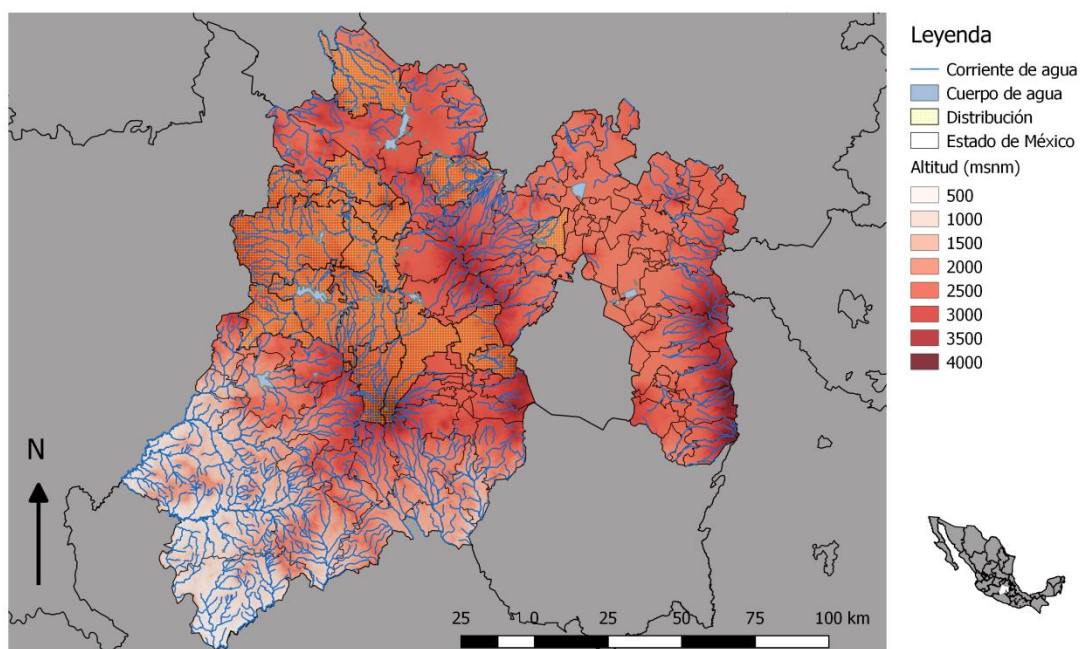


Figura 2: Distribución de *Ambystoma granulorum* con énfasis en la altitud en que se ubica. Datos tomados de Aguilar-Miguel (comunicación personal).

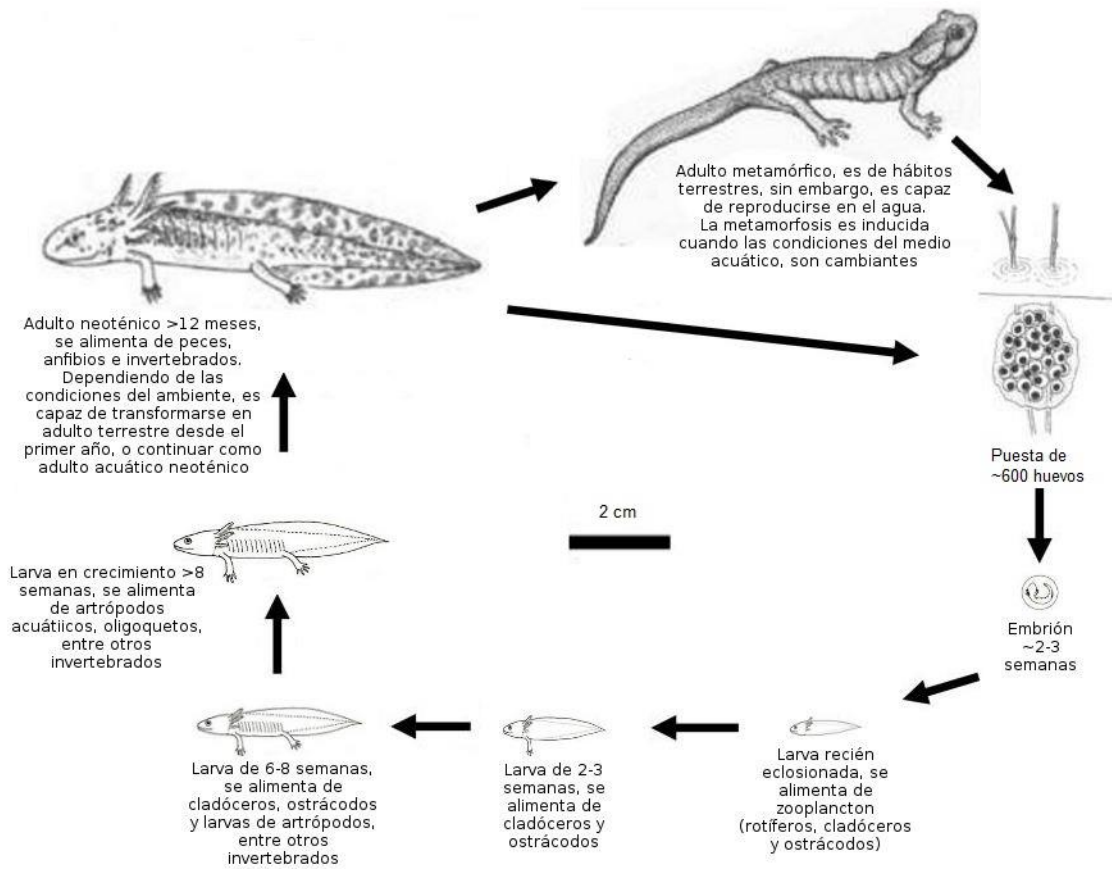
Los estudios sobre *A. granulorum* son escasos y existe carencia de información (véase en antecedentes), sin embargo, *A. granulorum* está clasificada en peligro crítico por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Una posible causa de su estado de protección es su distribución reducida a cuerpos de agua altamente degradados principalmente por actividades humanas y presencia de especies exóticas invasoras (primordialmente *C. carpio*). Por lo tanto, también están bajo protección especial por la NOM-059-ECOL-2010 (Aguilar-Miguel, 2005; Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2010).



## Ciclo de vida y amenazas poblacionales

*Ambystoma granulosum* presenta el ciclo de vida de las especies mexicanas de *Ambystoma*, así como una función ecológica y amenazas semejantes a las especies neoténicas. Es una especie que presenta el fenómeno de paedomorfosis del tipo neotenia facultativa, es decir, los adultos pueden o no retener características larvales (branquias externas, aleta caudal y/o dorsal, ausencia de párpados) debido a un desarrollo somático retardado en comparación al desarrollo de las gónadas (Armstrong y Malacinski, 1989; Gilbert, 2010). Además, la neotenia permite que *Ambystoma* se reproduzca a una edad más temprana y durante todo el año (Johnson y Voss, 2013), lo que aumenta la tasa de crecimiento poblacional (en ecosistemas sin especies exóticas invasoras) comparada con los adultos terrestres con reproducción restringida a la temporada de lluvias (con ventaja de colonizar nuevos cuerpos de agua; Voss *et al.*, 2015).

El ciclo de vida general de *Ambystoma* (figura 3) inicia con la ovoposición de los adultos metamórficos o neoténicos en los cuerpos de agua. La ovoposición se da con mayor frecuencia entre los meses de mayo a septiembre (en *A. granulosum*). Los huevos son adheridos a la vegetación en cúmulos de 10 aproximadamente, colocando cada cúmulo en distintos sitios (plantas acuáticas, raíces, hojarasca) para evitar que todos sean depredados a la vez. Las puestas son variables con un promedio de 664 huevos por hembra grávida (Aguilar-Miguel *et al.*, 2009). La eclosión ocurre entre dos y tres semanas posteriores a la ovoposición dependiendo principalmente de la temperatura (Galvin *et al.*, 2005). Las larvas recién eclosionadas miden aproximadamente 1 cm y carecen de extremidades. No obstante, se desarrollan en un periodo de dos a diez semanas (Schreckenberg y Jacobson, 1975). Una vez desarrolladas las extremidades, las larvas crecen hasta alcanzar una talla y edad adultas, es decir, aproximadamente 9 cm de 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 (Aguilar-Miguel *et al.*, 2009). Asimismo, dependiendo de las condiciones ambientales se pueden generar adultos metamórficos desde el primer año de edad, o bien los individuos pueden permanecer como adultos neoténicos durante todo su ciclo de vida (figura 2; Anderson *et al.*, 2013).



**Figura 3: Ciclo de vida general de *Ambystoma* con indicaciones de su alimentación a lo largo de su ciclo de vida.**

Las especies del género *Ambystoma* presentan mortalidad baja en etapa adulta, siendo las etapas larvales las más vulnerables (Vonesh y De la Cruz, 2002; Zambrano *et al.*, 2007). Éstas presentan un periodo crítico de mortalidad; ya que en fase de huevo y larva sin extremidades son susceptibles principalmente a la depredación por conespecíficos y/o congéneres de mayor tamaño e incidentalmente por especies de peces exóticos como la carpa *C. carpio* (Zambrano *et al.*, 2010). No obstante, un posible riesgo a futuro es la especie de crustáceo invasora *Procambarus clarkii* que es muy agresiva y posee quelas prominentes (Havel *et al.*, 2015). Los cuerpos de agua invadidos por esta especie carecen de anfibios, tanto anuros como caudados en todos los estadios de su ciclo de vida. Mientras, en cuerpos de agua adyacentes sin presencia de *P. clarkii*, es regular la presencia de anfibios (Kats y Ferrer, 2003). Durante el desarrollo posterior a las extremidades, los principales factores de riesgo son el solapamiento de dieta y la competencia con especies exóticas (presente en todo el ciclo de vida), la quitridiomycosis (infección fúngica) y la degradación de su ambiente (Sarma *et al.*, 2003; Frías-Alvarez *et al.*, 2008; Zambrano *et al.*, 2010). Asimismo, presentan mecanismos de mortalidad densodependiente debida al uso de los mismos recursos por individuos de edades y tallas semejantes (Wildy *et al.*, 1999; Wildy *et al.*, 2001).

## Alimentación y posición trófica

*Ambystoma granulosum* ocupa la posición de depredador punta en los cuerpos de agua, por lo tanto, es semejante a los peces piscívoros (con diferente papel ecológico de acuerdo a su ontogenia). Los individuos de *Ambystoma* son depredadores durante todo su ciclo de vida (figura 3) inclusive durante los primeros estadios posteriores a la eclosión donde se alimentan exclusivamente de zooplancton (cladóceros y ostrácodos principalmente; Chaparro-Herrera *et al.*, 2013), ya que *A. granulosum* es morfológicamente semejante a *A. mexicanum*, su alimentación y hábitos deben ser semejantes.

El zooplancton es el alimento ideal para las larvas de *A. granulosum*, ya que son presas de tamaño pequeño (menor a 5 mm) con ciclos de vida cortos, alta fecundidad (hasta 198 descendientes por hembra) y se encuentra en cuerpos de agua templados (Sarma *et al.*, 2005). No obstante, existen diversas problemáticas, el zooplancton debe estar dentro del campo visual del depredador, debe encontrarse en altas densidades, debe tener una velocidad menor a la del depredador y debe ser de menor tamaño a la boca de las larvas de *A. granulosum*, ya que son depredadores generalistas limitados por el tamaño de la boca. Esto implica que las presas no deben exceder el tamaño de la boca del depredador (Bardwell *et al.*, 2007).

A pesar de que el zooplancton es una buena fuente de alimento para las larvas de *A. granulosum*, éstas necesitan presas de tallas mayores con alto contenido de biomasa como insectos acuáticos. Las presas de tallas mayores pueden contribuir a un desarrollo somático acelerado y a la disminución del periodo crítico de mortalidad (generalmente las seis primeras semanas posteriores a la eclosión; Viertel, 1992). Conforme a su desarrollo ontogenético, *Ambystoma* incorpora presas de tallas más grandes a su dieta (figura 3) y en mayor cantidad hasta convertirse en el eslabón más alto de la cadena alimenticia (Zambrano *et al.*, 2010). Por lo tanto, se puede intuir que la biomasa y el número de presas ingeridas depende del tamaño corporal de *A. granulosum*, mientras la talla de las presas ingeridas está limitada por el tamaño de la boca. Así influenciando la selectividad de presas conforme a su desarrollo ontogenético.

Una manera de conocer la selectividad de un depredador es mediante estudios de preferencia alimentaria (Krebs, 1999). Si estos estudios se extienden en el tiempo (edad y/o tamaño), se puede conocer cómo los depredadores estructuran la comunidad zooplanctónica en su ambiente y de qué manera cambian la composición de especies de presas (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011).

La preferencia alimentaria se define como el consumo diferencial de presas a las proporciones existentes en el ambiente, es decir, la densidad de presas existentes en el medio no determina el consumo del depredador (Cheng-Han *et al.*, 2016). Por lo tanto, permite conocer el grado de especialización de un depredador (Krebs, 1999) Los mejores índices de preferencia son los más flexibles que permiten realizar ajustes *ad hoc*. No

obstante, esta especialización está limitada por factores morfológicos y fisiológicos (Juanes *et al.*, 2002), por lo que se vuelve necesario conocer las tasas predatorias.

Las tasas predatorias destacan la eficiencia de los depredadores al capturar presas. Contemplan que 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, 1999). 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 predatoria 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). Conociendo así su vulnerabilidad durante la alimentación que puede verse potenciada por especies exóticas invasoras.

Una aproximación para conocer el efecto de una especie exótica invasora sobre una nativa recae en el solapamiento de dieta, el cual puede calcularse mediante varias fórmulas. Sin embargo, las aproximaciones más certeras se obtienen si se conoce el número de presas ingerido por *A. granulorum* y *C. carpio* (Krebs, 1999). Cabe destacar que un alto solapamiento puede sugerir competencia entre dos especies, sin embargo, no mide la competencia. Los índices de solapamiento más robustos son aquellos con valores simétricos (solapamiento de la misma magnitud entre ambas especies) donde los números ingeridos de presas son conocidos (Krebs, 1999).

### **Problemática con especies invasoras**

Uno de los principales problemas a los que está expuesto *Ambystoma* es al solapamiento de dieta por especies de peces exóticos invasores (con tallas superiores a *Ambystoma*; Zambrano *et al.*, 2010). El solapamiento de dieta no indica competencia, sin embargo, si los recursos son limitantes, puede conducir a la exclusión competitiva (Lampert y Sommer, 2007) de *Ambystoma*. En el caso particular de *A. granulorum*, coexiste con *C. carpio*.

*Cyprinus carpio* es una especie exótica invasora con amplia distribución debida a múltiples introducciones, así como sus amplias tolerancias fisiológicas y gran capacidad reproductora. Abarca todos los continentes excepto Antártida (Koehn, 2004; Zambrano *et al.*, 2006). Asimismo, se ha categorizado como una de las 100 especies exóticas invasoras más perjudiciales. En México, fue introducido principalmente por el interés en la acuicultura y pesca deportiva. Su introducción se realizó de manera extensiva en 1889 para incrementar el consumo de proteína y generar empleos en zonas rurales (Lanza-Espino y Arredondo, 1990). Actualmente, se estima que el 80% de los cuerpos de agua dulce en México tienen presencia de *C. carpio*. Su distribución dentro del país abarca casi todos los estados excepto Yucatán, Quintana Roo y Chiapas (Mendoza y Koleff, 2014).

Por otro lado, *C. carpio* puede reproducirse a lo largo del año aunque el periodo óptimo es durante mayo y junio. Las puestas son variables con una media de 300,000 huevos por hembra reproductiva madura (Szabó *et al.*, 2000). La eclosión se da tres días posterior a la fertilización dependiendo de la temperatura (Kucharczyk *et al.*, 2008). Los alevines miden aproximadamente 0.7 cm y terminan la metamorfosis para convertirse en juveniles a los 2.5 cm donde sus hábitos son semejantes al de los individuos adultos; aproximadamente a los 7.5 cm migran de zonas inundadas hacia zonas más profundas donde su comportamiento es completamente el del adulto (Vilizzi y Walker, 1999). Cabe destacar que en tallas mayores a 7.5 cm, los individuos adultos de *C. carpio* usan hábitats diferentes a las larvas de *A. granulatum* y no tienen contacto directo con éstas.

Los principales riesgos ecológicos causados por la introducción de *C. carpio* incluyen el impacto sobre especies endémicas y los ecosistemas receptores. A nivel ecosistémico, modifica la productividad primaria debido a la turbidez que genera al alimentarse del sedimento y la productividad secundaria a causa de su alimentación (Zambrano *et al.*, 2006). A pesar de su dieta principalmente bentónica, es capaz de reducir hasta el 40% de la productividad secundaria de zooplancton en los cuerpos de agua (Zambrano *et al.*, 1999) afectando así las etapas larvales de *Ambystoma* debido a la reducción de sus presas. No obstante, las larvas de *C. carpio* no se alimentan durante la primera semana de vida, pues se mantienen mediante su reserva de vitelo (Vilizzi y Walker, 1999). Por lo tanto, no son capaces de competir. Posteriormente, la boca cambia a una posición terminal donde las larvas se alimentan principalmente de rotíferos, sin embargo, los rotíferos son presas con baja preferencia por *Ambystoma* (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011). Finalmente, después de los 2.5 cm de longitud estándar, la boca se proyecta hacia abajo y se vuelve protráctil, cambiando a una alimentación principalmente bentónica (como los adultos; Vilizzi y Walker, 1999) con alta ingestión de zooplancton y selectividad semejante a las larvas de *A. granulatum*. Además, durante su etapa de juvenil (menor a 7.5 cm), *C. carpio* habita las zonas someras con alta abundancia de macrófitas (Vilizzi y Walker, 1999), similar a las larvas de *A. granulatum*.

Por lo tanto, las carpas juveniles (2.5 – 7.5 cm de longitud estándar) pueden ser el mayor problema para las larvas de *A. granulorum*, ya que utilizan recursos alimentarios y hábitat semejantes.

Debido a la vulnerabilidad en su ambiente y a la alta mortalidad en las etapas larvales tempranas (larvas sin desarrollo de extremidades), en el presente estudio se determinó la preferencia alimentaria y las tasas predatorias de *A. granulorum* en sus nueve primeras semanas de vida, así como el solapamiento de dieta, la preferencia alimentaria y tasas predatorias de la especie acuática invasora *C. carpio* de nueve semanas de edad aproximadamente para valorar los posibles riesgos a los que está sometida la primera especie ante la segunda.

## **Objetivos**

### **Objetivo general**

Determinar el solapamiento de dieta, la preferencia alimentaria y tasas predatorias de larvas de *Ambystoma granulosum* y juveniles de *Cyprinus carpio* utilizando zooplancton como presa.

### **Objetivos particulares**

Cuantificar el solapamiento de dieta que ejercen los juveniles de nueve semanas de *C. carpio* sobre larvas de *A. granulosum* durante nueve semanas posteriores a la eclosión.

Determinar el cambio de preferencia de las larvas de *A. granulosum* durante nueve semanas desde la eclosión utilizando zooplancton obtenido del hábitat de *A. granulosum*.

Cuantificar las tasas predatorias de *A. granulosum* (de una a nueve semanas de edad) y *C. carpio* (de nueve semanas de edad).

Estimar la biomasa ingerida por las larvas de *A. granulosum* semanalmente durante nueve semanas posteclosión y por los juveniles de *C. carpio*.

Conocer la relación funcional entre el tamaño de la boca y la longitud total de *A. granulosum*.

## Antecedentes

Las investigaciones realizadas sobre *Ambystoma granulosum* son escasas. En el presente, se realizó una búsqueda exhaustiva utilizando “*Ambystoma granulosum*” como criterio de búsqueda en *Web of Science* (utilizando todas las bases de datos) y en *Google Académico* para abarcar el mayor número posible de artículos relacionados con esta especie. La búsqueda arrojó un total de siete artículos indizados, de los cuáles uno trató sobre reproducción, uno sobre conservación genética de las especies mexicanas de *Ambystoma* y los cinco restantes sobre la filogenia del género. Debido a la carencia de información sobre *A. granulosum*, los antecedentes utilizados en este estudio fueron sobre especies de *Ambystoma* de sistemas acuáticos lénticos (temporales y permanentes), los cuales se asumen con alimentación semejante a *A. granulosum*.

En comparación con *A. granulosum*, las investigaciones sobre otras especies del género *Ambystoma* son más extensas, aunque los trabajos sobre alimentación siguen siendo escasos, es decir, hay carencia de información para todas las especies. La mayor parte de trabajos sobre ecología alimentaria en *Ambystoma* se han realizado en individuos adultos, donde la mortalidad es baja. Por otra parte, el estudio en larvas sin extremidades (donde la mortalidad puede alcanzar el 90% de la puesta inicial) es escaso y se limita a un reducido número de investigaciones (Serrano, 2011, Chaparro-Herrera *et al.*, 2013).

De los trabajos revisados sobre ecología alimentaria en *Ambystoma*, destaca el estudio de Smith y Petranka (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. En ambos casos, éstas son las presas susceptibles en su hábitat. A diferencia de *A. granulosum*, estas especies son de crecimiento rápido y metamorfosis tempranas (longitud hocico-cloaca de 25 mm aproximadamente) ya que los cuerpos de agua que habitan son efímeros.

Asimismo, el estudio sobre la ecología alimentaria en *A. mabeei*, muestra que la alimentación en etapas larvales tempranas está predominada por zooplancton si este se encuentra disponible en el ambiente. Contrario a esto, 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, las larvas de *A. cingulatum* ingieren principalmente isópodos y anfípodos, posteriormente cladóceros y copépodos (Whiles *et al.*, 2004). Mientras que *A. annulatum* consume cladóceros, ostrácodos y copépodos (Hutcherson *et al.*, 1989). Por su parte, *A. tigrinum* en etapa larval integra primordialmente plancton y ostrácodos en fenotipos típicos y caníbales (Denöel *et al.*, 2006). Las especies anteriores tienen distribución en Estados Unidos, a pesar de pertenecer a sistemas lénticos, habitan cuerpos de agua temporales. Por lo tanto, requieren de una alta cantidad de alimento para realizar la metamorfosis en el menor tiempo posible.



Por otro lado, la especie *A. mexicanum* habita en sistemas lénticos permanentes. En etapa larval temprana (sin extremidades) presenta preferencia sobre ostrácodos y cladóceros en ambientes perturbados, donde existe la introducción de especies exóticas (Chaparro-Herrera et al., 2013). Cabe destacar que *A. granulorum* habita en sistemas lénticos temporales y permanentes; por ende, puede presentar preferencia intermedia entre las especies abordadas anteriormente.

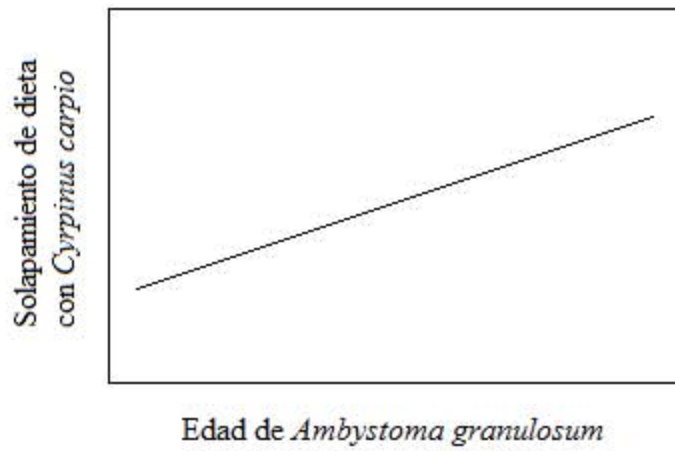
El crecimiento de las larvas de *Ambystoma*, depende de la alimentación y la densidad de conoespecíficos. Los individuos que pueden ingerir presas grandes y/o en altas cantidades presentan ventaja sobre los individuos de tallas pequeñas (Denöel et al., 2006). El tipo de presa juega un papel importante en el desarrollo de *Ambystoma*, ya que las presas con alto contenido de biomasa y energía, permiten un crecimiento acelerado y reducción de la mortalidad. No obstante, los individuos con crecimiento acelerado generan interferencia en la alimentación entre las larvas e inclusive el canibalismo (Walls, 1998). En contraparte, estos últimos pueden estar menos presionados por *C. carpio* en etapas larvales sin extremidades (de alta mortalidad).

En relación con las tasas predatorias, no se encontraron artículos indexados para ninguna especie de *Ambystoma*.

Con respecto al solapamiento de dieta, se conoce que *A. tigrinum* tiene un solapamiento de dieta máximo de 0.468 con las aves acuáticas (patos), es decir, que casi la mitad de lo que ingiere *A. tigrinum* es a su vez consumido por las aves acuáticas (Benoy et al., 2002). Finalmente, en un estudio sobre solapamiento de dieta y posición trófica, Zambrano et al. (2010) registró que la dieta de *A. mexicanum* está altamente solapada por *C. carpio* y la tilapia *Oreochromis niloticus* en etapa adulta. Por tal motivo, no queda claro si el solapamiento es mayor en etapas larvales tempranas.

## Hipótesis

El solapamiento de dieta entre *Ambystoma granulosum* y *Cyprinus carpio* irá en aumento conforme a la edad y talla de *A. granulosum* debido a preferencias alimentarias semejantes.



## **Justificación**

*Ambystoma granulosum* es una especie en peligro crítico de extinción amenazada por la introducción de especies acuáticas invasoras (principalmente *Cyprinus carpio*). Los estudios con otras especies de *Ambystoma* indican que uno de los principales factores es el solapamiento de dieta que existe entre ambas especies. No obstante, se desconoce si ambas especies pueden verse afectadas en etapa larval donde la mortalidad de *A. granulosum* es alta. Además, si *A. granulosum* alcanza un tamaño semejante a *C. carpio* es posible que el solapamiento sea mayor debido a un tamaño de boca semejante.

Finalmente, se desconocen las dietas óptimas a utilizar para el mantenimiento y conservación de *A. granulosum in situ* y *ex situ*. Por lo que en este estudio se determinaron las mejores presas para *A. granulosum* en etapa larval, así como conocer la presión que pueden provocar los juveniles de *C. carpio* sobre las etapas vulnerables de *A. granulosum*.

## Metodología

### Sitio de estudio

Se llevaron a cabo nueve muestreos semanales de zooplancton en el humedal RAMSAR de Chimaliapan, México, el cual es una zona de ocurrencia de *Ambystoma granulatum* y *Cyprinus carpio* (figura 2; Aguilar-Miguel, comunicación personal).

El humedal de Chimaliapan también conocido como Laguna de Lerma pertenece a la zona conocida como Ciénegas de Lerma. Se ubica al sur del municipio de Lerma de Villada colindando con el poniente de Ocoyoacac. Sus coordenadas máximas y mínimas son 99°30'13" O, 19°15'19" N y 99°29'27" O, 19°14'43" N respectivamente. El cuerpo de agua principal tiene pocos centímetros de profundidad hasta cuatro metros. Posee una temperatura mínima de 11 °C y máxima de 21 °C y un pH que varía de 6.8 a 8.5 (García-García *et al.*, 2012).

Para la colecta de zooplancton se tomaron cuatro puntos de muestreo (figura 4) ubicados en los canales de alimentación de agua a la laguna. Las cuatro zonas fueron escogidas con base en su vegetación (*Eichhornia*, *Hydrocotyle*, *Spirodela* y *Azolla* y sin vegetación flotante) y alta abundancia de zooplancton de acuerdo a muestreos prospectivos incluyendo la zona litoral del cuerpo de agua principal.



Figura 4: Sitios de colecta del zooplancton para los experimentos subyacentes. A: Estado de México con énfasis en los municipios de Lerma de Villada y Ocoyoacac, B: Laguna de Lerma o Chimaliapan, C: Sitios de colecta en los canales de alimentación del cuerpo de agua principal.

## Material biológico

De los puntos de muestreo señalados en la sección anterior, se filtraron cuatro litros de agua con una red de zooplancton con apertura de malla de 50  $\mu\text{m}$ . Se obtuvo una muestra compuesta de los cuatro sitios con cuatro réplicas. Posteriormente, se determinaron las cinco especies más abundantes de zooplancton al menor nivel taxonómico posible. La media de las abundancias de las cuatro muestras compuestas se dividió entre cuatro para obtener las densidades a utilizar en los experimentos de preferencia alimentaria. Nótese que se utilizaron abundancias de un volumen de cuatro litros.

Los cinco taxa más abundantes pertenecieron al grupo de los cladóceros, copépodos y corixidos. Para los experimentos de preferencia alimentaria se utilizaron las especies de cladóceros *Ceriodaphnia* sp., *Simocephalus* sp. y *Daphnia* sp., una especie de copépodo hembra perteneciente al orden Ciclopoida (expresado de aquí en adelante como copépodo) y una especie de hexápodo perteneciente a la familia Corixidae en estadio de desarrollo 1-2. Para cada uno de los taxa, se obtuvo una muestra de 15 individuos adultos (excepto el corixido que fue en estadio 1-2 y se obtuvo su peso seco), éstos fueron medidos en un microscopio electrónico Nikon Eclipse E600 a 100 X mediante el programa MotiC Images Plus 2.0. Posteriormente, a partir de la longitud de las especies presas, se estimó su biomasa seca mediante las tablas de Dumont *et al.* (1975) y la fórmula propuesta por Watkins (2011) mencionada a continuación (mismas que incluyen los parámetros  $\alpha$  y  $\beta$ ):

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

O su transformación logarítmica:

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

Donde,

W: Peso expresado en  $\mu\text{g}$ .

L: Longitud en mm.

$\beta$ : Pendiente de la relación logarítmica (variable entre especies).

$\alpha$ : Intersección con el eje de las abscisas (variable entre especies).

Los huevos fecundados de *Ambystoma granulosum* se obtuvieron de hembras y machos de 1-2 años de edad en el Laboratorio de Zoología Acuática, FES Iztacala, UNAM. No obstante, los progenitores fueron obtenidos desde fase de huevo del Laboratorio de Herpetología de la misma institución.

La supervivencia de los huevos y larvas de dos puestas fueron registrados semanalmente durante nueve semanas posteclosión. Los huevos y larvas fueron mantenidos a  $16 \pm 2^{\circ}\text{C}$  con fotoperíodo de 12:12 horas luz:oscuridad en medio EPA (0.095 g de  $\text{NaHCO}_3$ , 0.06 g

de  $\text{MgSO}_4$ , 0.06 g de  $\text{CaSO}_4$  y 0.002 g de KCl por litro de agua destilada; Peltier y Weber, 1985). Fuera de la experimentación, las larvas fueron alimentadas *ad libitum* con zooplancton obtenido de la laguna de Chimaliapan y cultivos de las mismas especies mantenidos en botes de 20 l con alga fresca de la especie *Scenedesmus acutus*.

Asimismo, diez larvas fueron medidas semanalmente (escogidas aleatoriamente cada semana) durante las nueve primeras semanas posteclosión con el programa ImageJ y una hoja milimétrica. Las medidas obtenidas fueron el ancho de la boca, ancho de la cabeza a la base de las branquias, longitud hocico-cloaca y longitud total. Con los datos de la longitud total y ancho de la boca, se realizó una regresión lineal para establecer la relación funcional entre estos atributos.

Los juveniles de *C. carpio* fueron obtenidos de la granja de policultivo de Tezontepec de Aldama, Hidalgo. Éstos fueron mantenidos en las mismas condiciones que las larvas de *A. granulorum*. A su vez, se registraron las medidas del ancho de la boca, ancho de la cabeza, la longitud estándar y la longitud total. Se utilizaron juveniles entre 4 y 6 cm de longitud estándar, los cuales se sabe que coexisten con las larvas de *A. granulorum* en la laguna de Chimaliapan.

Las medidas obtenidas de longitud total de las larvas de *A. granulorum* de una a nueve semanas de edad fueron comparadas mediante una prueba de Kruskal-Wallis para analizar si existen diferencias significativas respecto a los juveniles de *C. carpio*. Se utilizó una prueba no paramétrica debido a que los datos no se distribuyeron normalmente ( $p < 0.05$ ) ni presentaron varianzas homocedásticas ( $p < 0.05$ ). Posteriormente se realizó una prueba *post hoc* de Mann-Whitney para establecer diferencias entre los juveniles de *C. carpio* y las larvas por edad de *A. granulorum*. Del mismo modo, se obtuvieron diferencias significativas entre el ancho de la boca de las larvas de *A. granulorum* y los juveniles de *C. carpio* debido a que carecían de homocedasticidad de varianzas ( $p < 0.05$ ).

### **Preferencia alimentaria**

La preferencia alimentaria, se evaluó semanalmente durante las nueve primeras semanas posteriores a la eclosión de *A. granulorum* y de juveniles de nueve semanas de *C. carpio* (las cuales fueron obtenidas de un criadero). Todos los ensayos se llevaron a cabo de la siguiente manera: Cuatro réplicas en peceras con 500 ml de medio EPA a  $16 \pm 2$  °C con luz difusa pero continua y las cinco especies de zooplancton en cantidades derivadas de los muestreos (provenientes de Chimaliapan). Las densidades de presas oscilaron entre 15 a 25 individuos en las especies *Ceriodaphnia* sp., *Simocephalus* sp. y *Daphnia* sp., cinco a 10 individuos de la especie de copépodo y cuatro a cinco individuos de la especie de corixido.

En las condiciones anteriores, se introdujo una larva de *A. granulorum* de edad conocida (con ayuno previo de dos horas). Se permitió la alimentación del depredador durante una hora; posterior al tiempo de alimentación, se retiraron las larvas y se contaron los

individuos restantes en el medio. Para calcular los organismos ingeridos se obtuvo la diferencia entre las densidades iniciales y finales. La preferencia se obtuvo mediante el índice de alfa de Manly (Krebs, 1999).

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \left( \frac{1}{\sum (r_j/n_j)} \right)$$

Donde,

$\alpha_i$ : Índice de preferencia de Manly para la presa tipo i.

$r_i, r_j$ : Proporción de la presa tipo i o j en la dieta (i y j = 1, 2, 3, . . . , m).

$n_i, n_j$ : Proporción de la presa tipo i o j en el ambiente.

m: Número total de tipos de presa.

$$\sum_{i=1}^m \alpha_i = 1.0 = 1.$$

Si  $\alpha_i = 1/m$ , no existe selectividad de la presa i.

Si  $\alpha_i > 1/m$ , existe selectividad sobre la presa i.

Si  $\alpha_i < 1/m$ , existe evasión de la presa i.

Debido a la falta de tendencia en la alimentación durante el periodo de estudio de *A. granulorum*, los datos se analizaron como tres presas en lugar de cinco. Las presas pertenecientes a los cladóceros fueron analizadas como grupo (se sumaron las abundancias de los tres cladóceros [*Ceriodaphnia*, *Simocephalus* y *Daphnia*] en el ambiente y en la dieta) y se realizó nuevamente el análisis de  $\alpha$  de Manly. Las densidades finales en el medio fueron: cladóceros ~75 individuos, copépodos ~10 individuos y coríxidos ~cinco individuos en 500 ml, variando semanalmente de acuerdo a las densidades en los muestreos.

Este mismo procedimiento fue utilizado para los juveniles de nueve semanas de *C. carpio*.

### **Ingestión de biomasa**

El número de presas ingeridas obtenidas a partir de los datos de preferencia alimentaria, se multiplicaron por la biomasa específica estimada de cada presa (véase obtención del material biológico). Esto se realizó para las nueve semanas de *A. granulorum* y para los juveniles de *C. carpio* de nueve semanas. Posteriormente se realizó la prueba estadística ANDEVA para establecer diferencias significativas entre las larvas de *A. granulorum* de distinta edad y los juveniles de *C. carpio*. Además se realizó un análisis *post hoc* de Tukey para determinar las diferencias entre tratamientos.

### Solapamiento de dieta

El solapamiento de dieta se obtuvo a partir del número de presas ingeridas por especie de los experimentos de preferencia alimentaria. Los valores obtenidos semanalmente de las larvas de *A. granulorum* fueron comparados individualmente con los valores de *C. carpio* de nueve semanas de edad. Para llevar a cabo este análisis se utilizó el índice de solapamiento de dieta de Morisita:

$$C = \frac{2 \sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sum_i^n p_{ij} [(n_{ij} - 1)/(N_j - 1)] + \sum_i^n p_{ik} [(n_{ik} - 1)/(N_k - 1)]}$$

Donde,

C: Índice de solapamiento de nicho y/o dieta de Morisita entre la especie j y k.

$p_{ij}$ : Proporción del recurso i utilizado del total de recursos por la especie j.

$p_{ik}$ : Proporción del recurso i utilizado del total de recursos por la especie k.

$n_{ij}$ : Número de individuos de la especie j que utiliza el recurso i.

$n_{ik}$ : Número de individuos de la especie k que utiliza el recurso i.

$N_j, N_k$ : Número total de individuos de cada especie en la muestra.

$$\sum_{i=1}^n n_{ij} = N_j, \sum_{i=1}^n n_{ik} = N_k$$

Los índices de solapamiento de Morisita son simétricos entre ambas especies y varían de 0 (no hay solapamiento) hasta cercanas a 1 (solapamiento completo; Krebs, 1999). Con los datos obtenidos se realizó una regresión lineal para conocer si el solapamiento se incrementó linealmente conforme a la edad de *A. granulorum*.

### Tasas predatorias

Las tasas predatorias se llevaron a cabo en la tercera sexta y novena semana posterior a la eclosión. Las condiciones experimentales respecto a los depredadores (con ayuno previo de dos horas), temperatura ( $16 \pm 2$  °C) y luz (difusa pero continua) fueron idénticas a las de preferencia alimentaria. Se utilizaron tres especies de presas por separado (*Ceriodaphnia* sp., *Daphnia* sp. y la especie de copépodo). La densidad de presa utilizada fue de 16 individuos en peceras con 500 ml de medio EPA y una hoja milimétrica debajo de la pecera. Cada experimento se llevó a cabo con cuatro réplicas.

Cada depredador fue colocado en una pecera (con las condiciones mencionadas arriba). Posteriormente, se registraron durante 10 minutos el número de encuentros (E), ataques (A), capturas (C) e ingestiones (I) para cada especie de presa realizados por las larvas de *A. granulorum* (de edad conocida) y los juveniles de *C. carpio* (de nueve semanas). Asimismo, con base en la hoja milimétrica se midió el área recorrida aproximada para cada



uno de los depredadores. Posteriormente las larvas fueron retiradas del medio al finalizar los 10 minutos. A partir de estos parámetros se determinaron las tasas predatorias definidas como:

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

Donde,

$P_{SI}$ : Probabilidad de una interacción predatoria exitosa.

$P_E$ : Probabilidad de encuentro  $P_E = E/\# \text{ de presas en el medio}$ .

$P_A$ : Probabilidad de ataque  $P_A = A/E$ .

$P_C$ : Probabilidad de captura  $P_C = C/A$ .

$P_I$ : Probabilidad de ingestión  $P_I = I/C$ .

## Resultados

### Material biológico

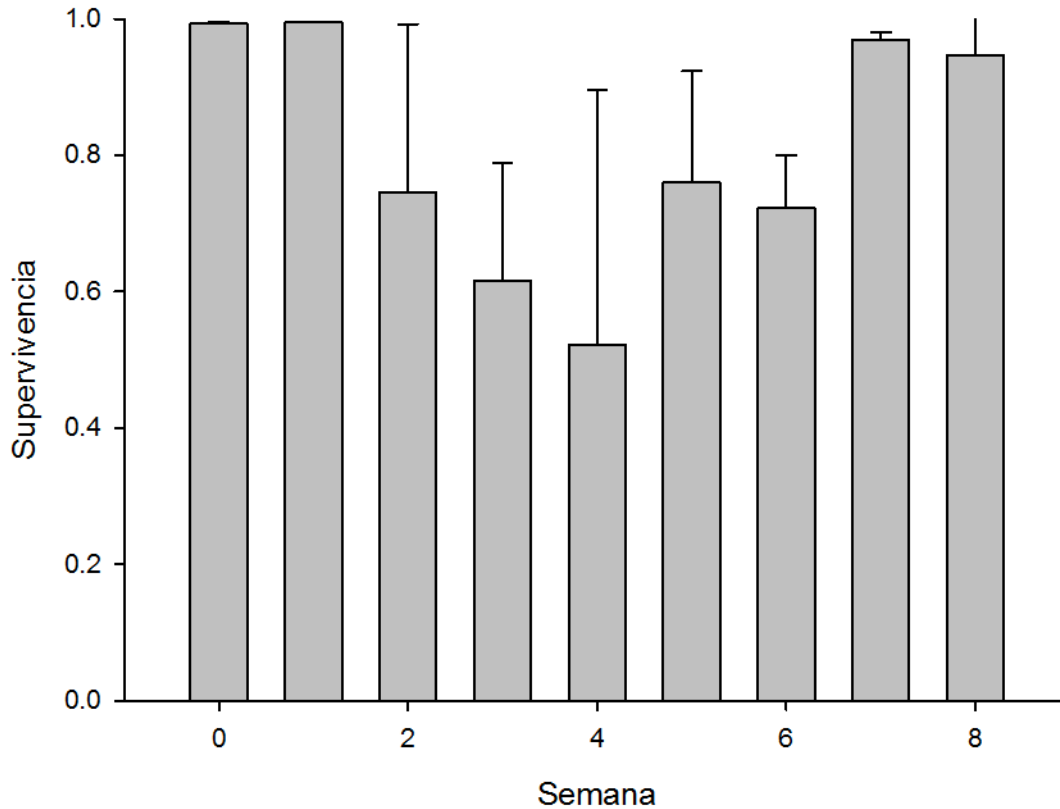
Se obtuvieron datos de longitud total, ancho máximo y biomasa seca de las presas *Ceriodaphnia* sp., *Simocephalus* sp., *Daphnia* sp., la especie de copépodo y de coríxido (tabla 1). Con esta información y el consumo de presas en los ensayos antes mencionados se calculó la biomasa total ingerida.

Tabla 1: Longitud total, ancho máximo de las presas utilizadas durante los experimentos de preferencia alimentaria.

Especies	Longitud total (mm)	Ancho máximo (mm)	Peso ( $\mu\text{g}$ )
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	0.8	0.6	7
Copépodo	1.2	0.5	15
<i>Simocephalus</i> sp.	$1.67 \pm 0.01$	$1.18 \pm 0.01$	26
<i>Daphnia</i> sp.	$2.16 \pm 0.02$	$1.18 \pm 0.01$	26
Coríxido	$2.25 \pm 0.03$	$1.33 \pm 0.02$	58

Valores obtenidos con la media de 15 individuos  $\pm$  desviación estándar, los valores de desviación estándar menores a 0.01 no se expresan en esta tabla.

Respecto a las larvas de *Ambystoma granulosum* se obtuvo una supervivencia baja posterior a las nueve semanas de estudio (< 10 %). La fertilidad y eclosión de los huevos fue alta (> 90 %). La mortalidad fue baja durante las dos primeras semanas, posteriormente ocurrió un periodo crítico de mortalidad entre la tercera y séptima semana. Durante la octava y novena semana la mortalidad volvió a ser baja indicando el fin del periodo crítico de mortalidad (figura 5).



**Figura 5:** Supervivencia de *A. granulosum* durante nueve semanas con respecto a la semana anterior. Porcentajes basados en la supervivencia de dos puestas  $\pm$  error estándar. Semana 0: Porcentaje de huevos fértiles, semanas subsiguientes: Porcentaje de sobrevivientes por semana.

Los datos de longitud total, longitud hocico-cloaca, longitud estándar, ancho de la cabeza y ancho de la boca semanal de *A. granulorum* y de juveniles de nueve semanas de *C. carpio* se muestran en tabla 2.

**Tabla 2:** Longitud total, longitud hocico-cloaca, longitud estándar, ancho de la cabeza y ancho de la boca de *A. granulorum* de una a nueve semanas de edad y *C. carpio* de nueve semanas de edad.

<b>Semana</b>	<b>Longitud total (cm)</b>	<b>LHC (cm)</b>	<b>Longitud estándar (cm)</b>	<b>Ancho cabeza (cm)</b>	<b>Ancho boca (cm)</b>
<b>Carpa</b>	4.75 ± 0.47	No aplica	3.58 ± 0.55	0.73 ± 0.12	0.37 ± 0.08
<b>1</b>	1.49 ± 0.08	0.88 ± 0.10	No aplica	0.33 ± 0.02	0.27 ± 0.02
<b>2</b>	1.83 ± 0.14	1.12 ± 0.09	No aplica	0.43 ± 0.03	0.32 ± 0.03
<b>3</b>	2.18 ± 0.12	1.26 ± 0.09	No aplica	0.47 ± 0.03	0.32 ± 0.04
<b>4</b>	2.35 ± 0.25	1.42 ± 0.15	No aplica	0.52 ± 0.05	0.35 ± 0.03
<b>5</b>	2.29 ± 0.10	1.39 ± 0.08	No aplica	0.48 ± 0.03	0.34 ± 0.02
<b>6</b>	2.65 ± 0.40	1.55 ± 0.24	No aplica	0.58 ± 0.07	0.39 ± 0.05
<b>7</b>	3.06 ± 0.44	1.84 ± 0.23	No aplica	0.64 ± 0.06	0.44 ± 0.04
<b>8</b>	3.38 ± 0.44	1.98 ± 0.31	No aplica	0.70 ± 0.10	0.46 ± 0.07
<b>9</b>	4.13 ± 0.74	2.33 ± 0.37	No aplica	0.80 ± 0.12	0.58 ± 0.10

Valores obtenidos con la media de 10 individuos ± desviación estándar. Dónde, No aplica: Medida que no se utiliza para *A. granulorum* o *C. carpio*.

Respecto a las tallas de *A. granulorum*, se observó un crecimiento continuo semanalmente. Sin embargo, a partir de la sexta semana, aumento la variabilidad entre las larvas denotando un crecimiento asimétrico entre individuos. Por otro lado, los juveniles de *Cyprinus carpio* tuvieron medidas semejantes a la novena semana de *A. granulorum* (figura 6).

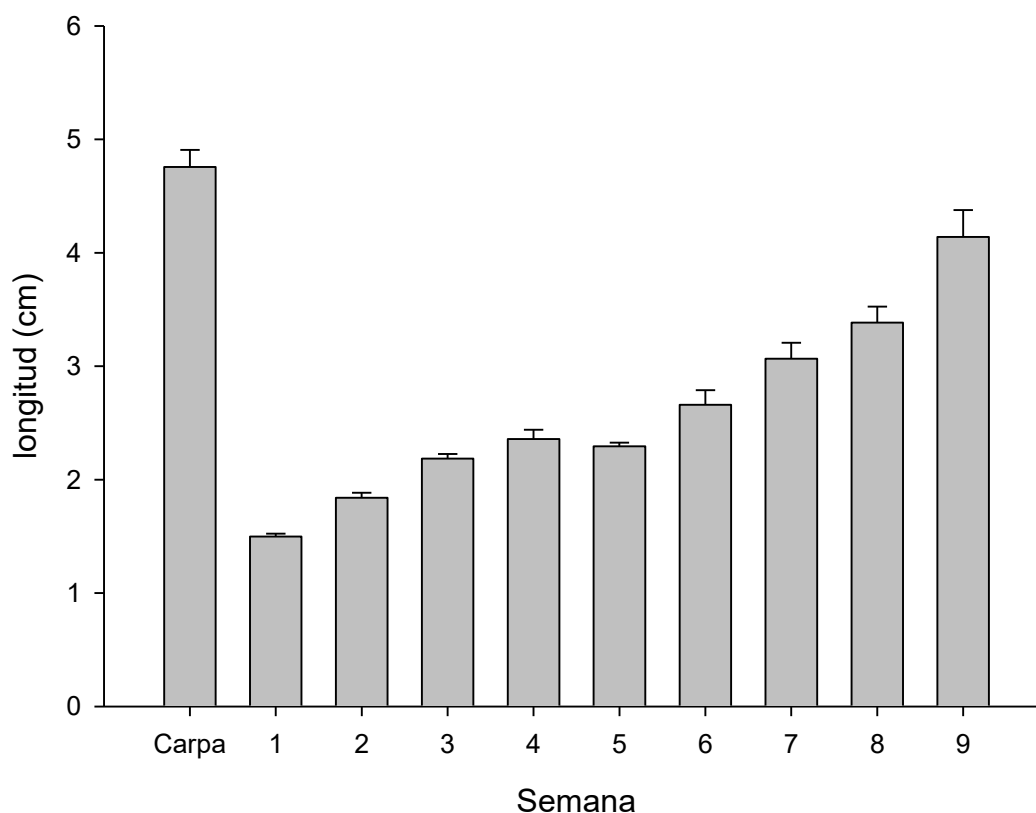
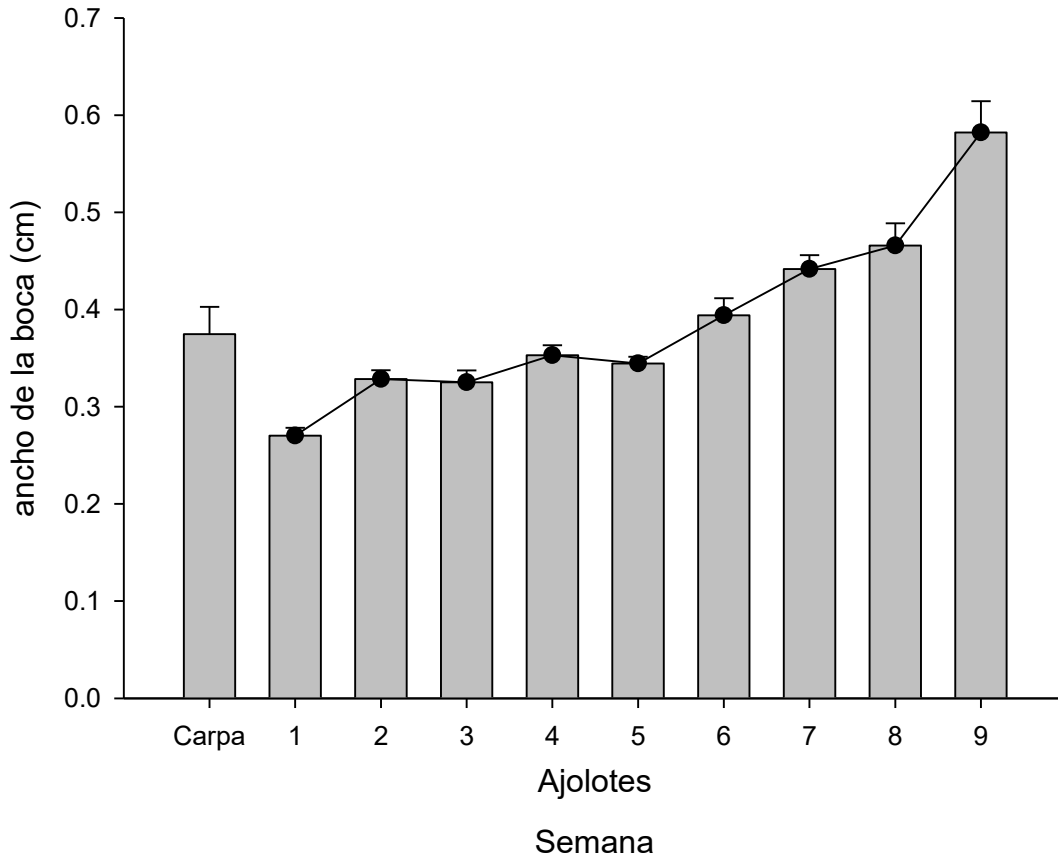


Figura 6: Longitud total de *C. carpio* de nueve semanas de edad y de larvas de *A. granulorum* de la primera a la novena semana posterior a la eclosión. Valores medios basados en 10 repeticiones  $\pm$  error estándar.

La prueba de Kruskal-Wallis mostró que existen diferencias significativas entre la longitud total de los juveniles de *C. carpio* y la longitud total de las larvas de *A. granulorum*. Además la prueba *post hoc* de Mann-Whitney mostró que existen diferencias significativas ( $p < 0.001$ ) entre la longitud total de *C. carpio* y la longitud total de las ocho primeras semanas de edad de *A. granulorum*. Mientras que no hubo diferencia significativa ( $p = 0.06$ ) entre la longitud total de *C. carpio* y la longitud total de *A. granulorum* con nueve semanas de edad.

No obstante, el ancho de la boca de *C. carpio* fue menor al tamaño de la boca de *A. granulosum*, asemejándose a las larvas de cuatro a seis semanas. El ancho de la boca siguió un patrón de crecimiento semejante al de la longitud total (figura 7).

### Ancho de la boca



**Figura 7:** Ancho de la boca de *C. carpio* de nueve semanas de edad y de larvas de *A. granulosum* de la primera a la novena semana posterior a la eclosión. Valores medios basados en 10 repeticiones  $\pm$  error estándar.

La prueba de Kruskal-Wallis mostró que existen diferencias significativas entre el ancho de la boca de los juveniles de *C. carpio* y el ancho de la boca de las larvas de *A. granulosum*. Además la prueba *post hoc* de Mann-Whitney mostró que existen diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre el ancho de la boca de *C. carpio* y el ancho de la boca de las larvas de una, ocho y nueve semanas de edad de *A. granulosum*. Mientras que no hubo diferencia significativa ( $p > 0.07$ ) entre el ancho de la boca de *C. carpio* y el ancho de la boca de *A. granulosum* de dos a siete semanas de edad.

De los datos derivados de la longitud total y ancho de la boca, se obtuvo una regresión lineal que indica un crecimiento simétrico entre estos dos parámetros con una alta bondad de ajuste (figura 8).

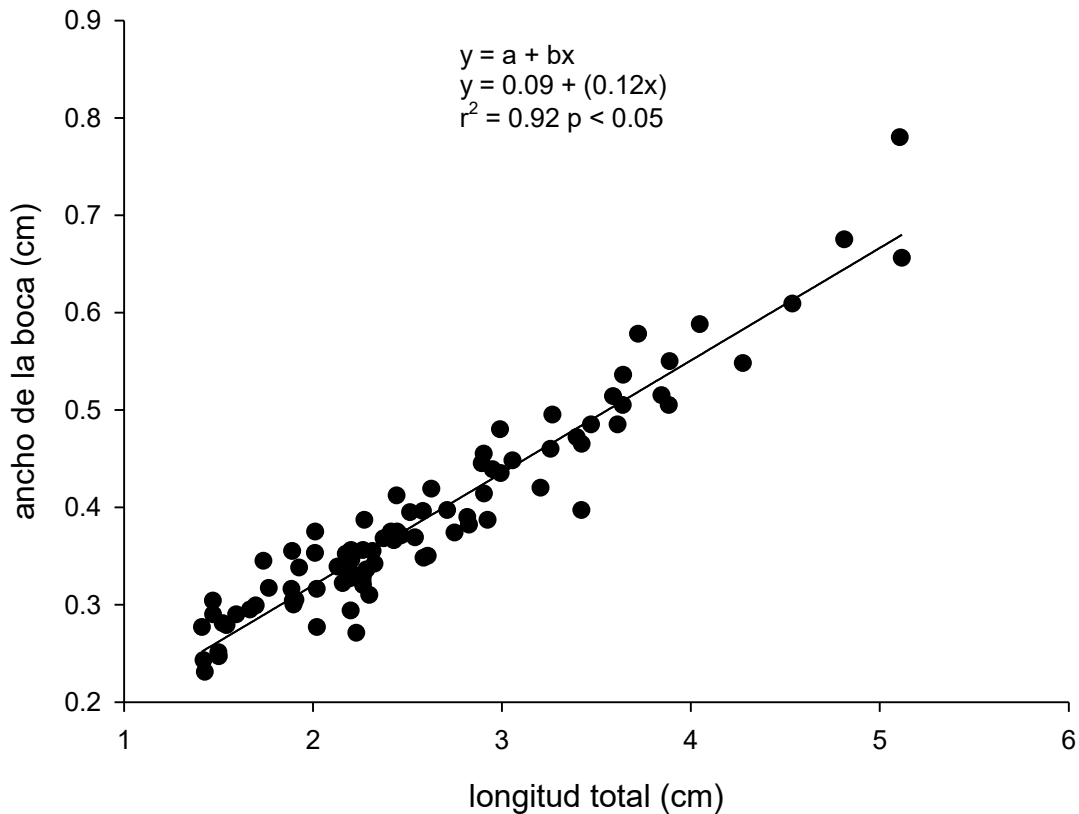
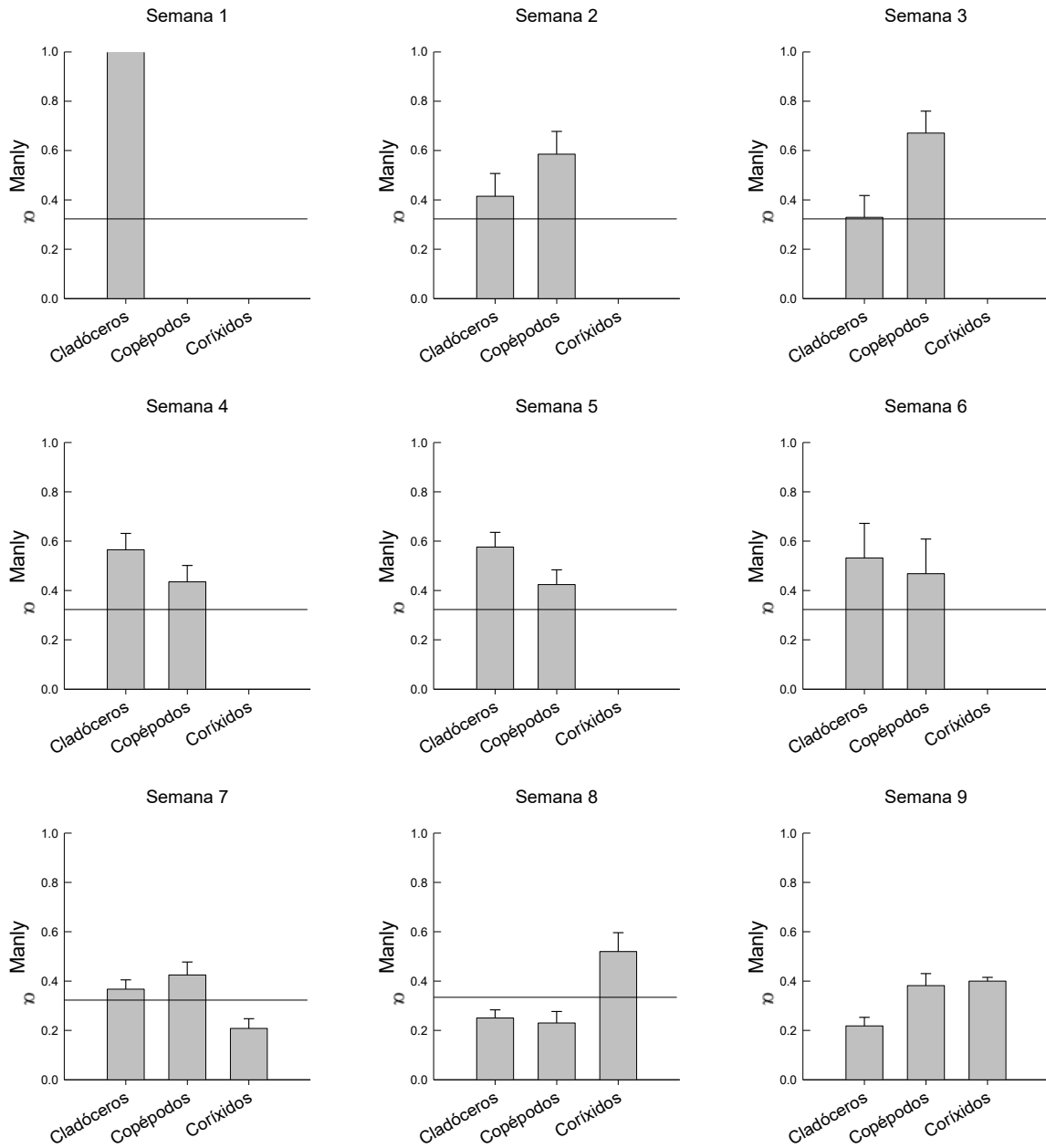


Figura 8: Regresión lineal entre la longitud total y ancho de la boca de *A. granulatum* durante sus nueve primeras semanas de vida.

### Preferencia alimentaria

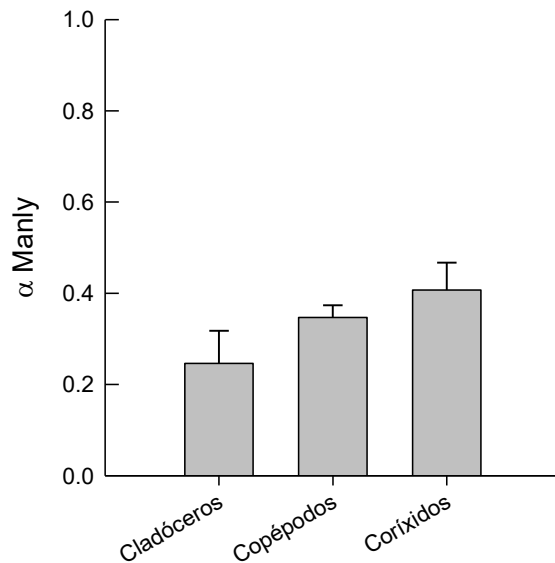
La preferencia alimentaria obtenida durante las nueve semanas de estudio de *A. granulatum* mostró una tendencia de selectividad hacia los cladóceros durante las siete primeras semanas. A partir de la segunda hasta la novena semana se observó preferencia por los copépodos. Finalmente, la inclusión de corixidos a la dieta inició en la séptima semana, pero esta presa fue preferida en la octava y novena semana (figura 9).



**Figura 9:** Preferencia alimentaria de *A. granulosum* durante nueve semanas posteriores a la eclosión. Las barras representan la media basada en cuatro réplicas  $\pm$  error estándar. La barra horizontal a la altura de 0.33 fue colocada para asistir a la interpretación y equivale a 1/m. Valores mayores a la barra indican preferencia y menores indican evasión.



La preferencia alimentaria de los individuos juveniles de *C. carpio* mostraron una preferencia semejante a las larvas de nueve semanas de *A. granulosum*. Esta preferencia fue hacia los corixidos y copépodos (figura 10).



**Figura 10:** Preferencia alimentaria de *C. carpio* de nueve semanas de edad. Las barras representan la media basada en cuatro réplicas  $\pm$  error estándar. La barra horizontal a la altura de 0.33 fue colocada para asistir a la interpretación y equivale a 1/m. Valores mayores a la barra indican preferencia y menores indican evasión.

### Ingestión de biomasa

La ingestión de biomasa en las larvas de *A. granulorum* aumenta conforme al tiempo, de modo que las larvas de una semana de edad consumieron 167  $\mu\text{g}$  mientras que las larvas de nueve semanas consumieron casi cinco veces más (802  $\mu\text{g}$ ; figura 11). Los consumos entre las larvas de *A. granulorum* de nueve semanas no mostraron diferencias significativas con los de ocho semanas de edad ( $p = 0.98$ ,  $F = 1.43$ ) ni con los juveniles de *C. carpio* ( $p = 0.89$ ,  $F = 2.05$ ).

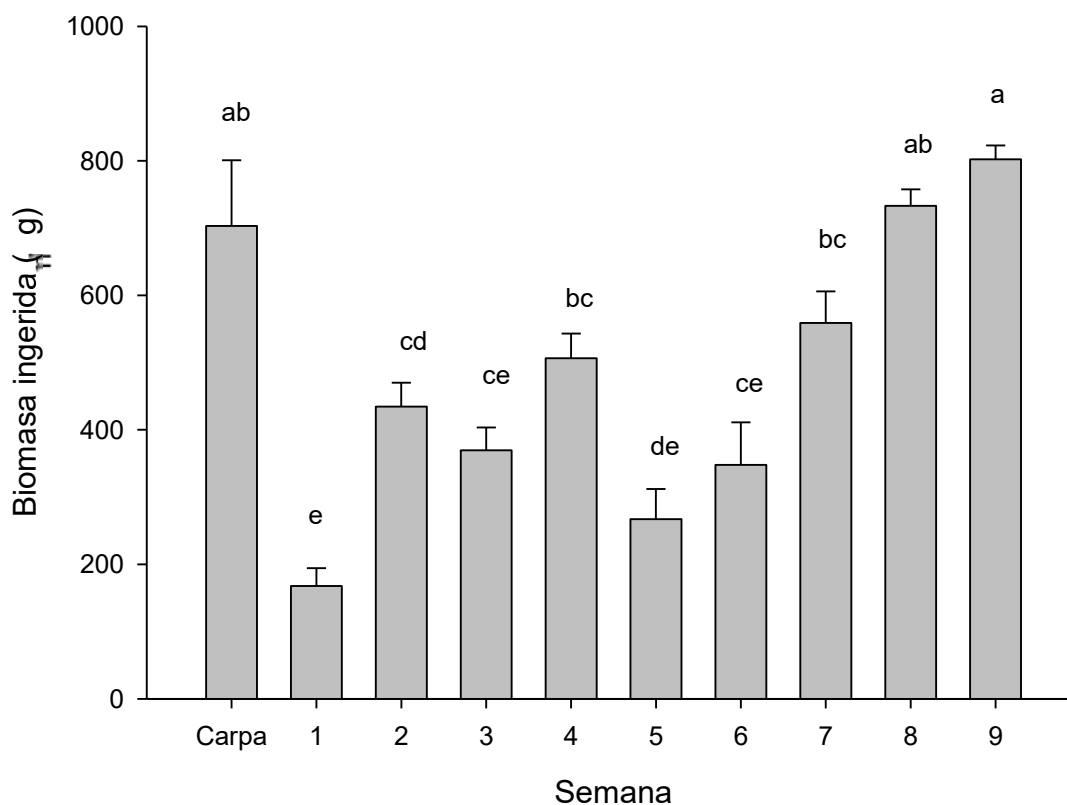


Figura 11: Consumo de biomasa (expresada como peso seco) por larvas de *A. granulorum* y juveniles de *C. carpio*. Datos basados en los consumos de las preferencias alimentarias por el peso de cada presa. Las barras indican el promedio  $\pm$  error estándar basado en cuatro réplicas. Las barras con la misma letra no son estadísticamente significativo ( $p > 0.05$ ).

### Solapamiento de dieta

A su vez, derivados de los datos de preferencia se obtuvieron los índices de solapamiento de dieta, los cuales tienen una tendencia al aumento conforme aumenta la edad de *A. granulorum* (figura 12). A partir de la segunda semana el solapamiento se vuelve alto (0.5), alcanzando un solapamiento total en la séptima, octava y novena semana posteclosión.

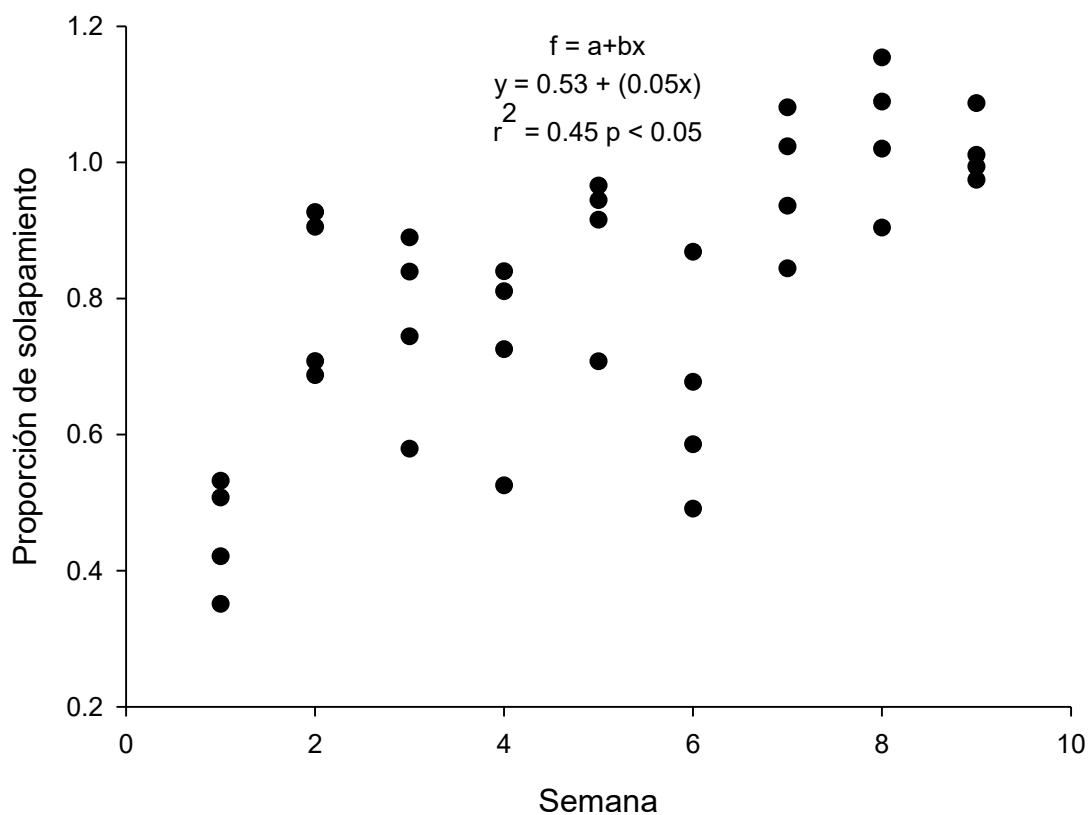


Figura 12: Regresión lineal del solapamiento de dieta entre juveniles de nueve semanas de *C. carpio* y larvas con una a nueve semanas de edad de *A. granulorum*.

### Tasas predatorias

Finalmente, las tasas predatorias mostraron que *A. granulorum* y *C. carpio* tienen baja probabilidad de una interacción predatoria exitosa. Sin embargo, la eficiencia de ingestión en *A. granulorum* es alta (tabla 3).

Tabla 3: Tasas predatorias de *A. granulorum* y *C. carpio* con tres presas diferentes.

Depredador	Semana	Especie	PE	PA	PC	PI	PSI	Área
<i>Ambystoma granulorum</i>	3	<i>Ceriodaphnia</i> sp.	0.16	0.60	0.33	1.00	0.03	18
		<i>Daphnia</i> sp.	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0
		Copépodo	0.23	0.47	0.43	1.00	0.05	10
	6	<i>Ceriodaphnia</i> sp.	0.20	0.08	1.00	1.00	0.02	53
		<i>Daphnia</i> sp.	0.20	0.15	0.00	0.00	0.00	26
		Copépodo	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	24
	9	<i>Ceriodaphnia</i> sp.	0.41	0.08	0.50	1.00	0.02	50
		<i>Daphnia</i> sp.	0.67	0.05	1.00	1.00	0.05	52
		Copépodo	0.55	0.03	1.00	1.00	0.02	51
<i>Cyprinus carpio</i>	9	<i>Ceriodaphnia</i> sp.	0.13	0.38	1.00	0.67	0.03	70
		<i>Daphnia</i> sp.	0.41	0.31	0.88	0.86	0.09	68
		Copépodo	0.38	0.17	1.00	1.00	0.06	60

Tasas predatorias basadas en cuatro repeticiones. Donde, PE: probabilidad de encuentro, PA: probabilidad de ataque, PC: probabilidad de captura, PI: probabilidad de ingestión, PSI: probabilidad de una interacción predatoria exitosa, Área: área recorrida por el depredador (área total 91 cm<sup>2</sup>).

## Discusión

### Material biológico

El zooplancton utilizado en el presente estudio fue obtenido de los canales de alimentación de la laguna RAMSAR de Chimaliapan. A pesar de las altas abundancias zooplanctónicas presentes en el cuerpo de agua principal (García-García *et al.*, 2012), se prefirió utilizar los canales por dos razones: en los muestreos prospectivos se encontraron abundancias más altas que en la zona litoral del cuerpo de agua; las hembras de *Ambystoma* depositan principalmente las puestas de huevos en zonas con abundancia de vegetación acuática (Valiente *et al.*, 2010). Los canales utilizados presentaron altas densidades de vegetación acuática. Por lo tanto, fueron sitios altamente heterogéneos (entre ellos) donde se desarrollan de mejor manera las larvas de *Ambystoma*. Estos sitios proveen una matriz compleja del paisaje con la existencia de refugios naturales que proveen escondites para las larvas de *Ambystoma* ante depredadores (Contreras *et al.*, 2009). Además, las zonas poco profundas como los canales de Chimaliapan (profundidad menor a dos metros), pueden albergar larvas de *Ambystoma* y *C. carpio* juveniles menores a 7.5 cm (Vilizzi y Walker, 1999). Por lo tanto, la interacción competitiva entre *Ambystoma granulatum* en etapa larval y los juveniles de *C. carpio* puede ser probable en Chimaliapan. De este modo pueden existir interacciones con las presas zooplanctónicas.

Las abundancias de zooplancton en los experimentos fueron derivadas a partir de muestreos compuestos, por ende, son semejantes a las abundancias en los canales de Chimaliapan. Las cinco presas utilizadas en el presente se escogieron con base en su alta abundancia y en su distinta morfología. Las presas utilizadas variaron en cuestión de longitud, ancho y biomasa (véase la sección de resultados, material biológico). Además, se sabe que su velocidad de nado, grosor y dureza del exoesqueleto son diferentes entre las presas de estudio (Lampert y Sommer, 2007). Las características anteriores cambian la susceptibilidad de las presas para ser capturadas. No obstante, las especies *Ceriodaphnia* sp., *Simocephalus* sp. y *Daphnia* sp. poseen morfologías semejantes (se agrupan dentro de la familia Daphniidae del grupo de los cladóceros). Por tal motivo, se agruparon en este estudio para los análisis de preferencia. Asimismo, las presas pertenecen a diferentes taxas, por lo tanto cada grupo de presas aporta una diferente cantidad de calorías (Benoy *et al.*, 2002) necesarias para la supervivencia de los depredadores.

La supervivencia de *A. granulatum* durante las nueve semanas de estudio es baja (menor a 10 %). Lo que implica que la mayor mortalidad se encuentra en estas etapas en cautiverio. En el presente, se observaron valores altos de fecundidad y porcentaje de huevos eclosionados (mayor a 90 %). Por lo tanto, el desarrollo embrionario no es una etapa crítica de mortalidad. Sin embargo, en el campo debe haber temperaturas de incubación superiores a 10 °C y las concentraciones de oxígeno disuelto deben ser altas (Armstrong y Malacinski, 1989). Seguidamente, la mortalidad en la primera y segunda semana fue baja y fue contribuida principalmente por larvas con malformaciones en la columna vertebral y con

desarrollo incompleto de la boca (información no mostrada). Posteriormente, la mortalidad aumentó de manera drástica de la tercera a la séptima semana. Durante este periodo se ha registrado que la agresividad debida (en términos de mordidas) y la selección de los individuos más activos aumentan drásticamente (Johnson *et al.*, 2003). Asimismo, hay una fuerte presión por los individuos más activos (de crecimiento rápido) sobre las larvas de tallas pequeñas y sobre las presas (Denöel *et al.*, 2006; Ghioca-Robrecht y Smith, 2008). En este estudio, solo se encontró un bajo número de individuos caníbales (información no mostrada), por lo que la competencia intraespecífica fue el mayor factor de mortalidad. Cabe destacar que a partir de la sexta semana (donde la mortalidad vuelve a ser baja) aumenta la variabilidad entre la longitud total de las larvas de *Ambystoma* y el ancho de su boca.

Una manera eficiente para disminuir la mortalidad en cautiverio es separando las larvas por tamaños semejantes y aumentando la cantidad de alimento para las larvas. De este modo, los individuos de tallas grandes no interfieren en la alimentación de los más pequeños y se disminuye la competencia intraespecífica. Por otro lado, la mortalidad *ex situ* se puede reducir utilizando cuerpos de agua artificiales dentro de la misma cuenca de distribución original de *Ambystoma* (Recuero *et al.*, 2010). Con respecto a la mortalidad *in situ*, se puede disminuir al proveer sitios altamente heterogéneos con alta abundancia de zooplancton y refugios (Valiente *et al.* 2010).

El tamaño de las larvas de *A. granulosum* y el ancho de la boca aumentan conforme a su edad. Además, existe un aumento constante desde la sexta semana en adelante. La variación existente entre las larvas de la misma edad se debe a que algunos individuos son mejores para cazar. Asimismo, las larvas de tallas grandes despliegan conductas agresivas de interferencia sobre las larvas de tallas pequeñas (Johnson *et al.*, 2003). Sin embargo, la relación que existe entre la longitud total y el ancho de la boca de cada individuo permanece constante y refleja una asociación lineal, es decir, si la longitud de las larvas aumenta, el ancho de la boca aumenta proporcionalmente.

En relación con *C. carpio*, su longitud total es significativamente mayor que la longitud de las larvas de *A. granulosum* de una a ocho semanas de edad pero semejante a las larvas de nueve semanas de edad. Esto, denota un crecimiento acelerado de los juveniles de *C. carpio* (que en la primera semana miden 0.7 cm; Vilizzi y Walker, 1999). Respecto a la talla de la boca, *A. granulosum* presenta un ancho significativamente mayor durante la octava y novena semana que *C. carpio*, lo que sugiere que *A. granulosum* presenta una boca más ancha que las carpas respecto a su tamaño.

### **Preferencia alimentaria**

Con respecto a la preferencia alimentaria, se observó que *A. granulosum* tuvo preferencia hacia los cladóceros hasta la séptima semana. Posteriormente, durante la octava y novena semana fueron evitados. Los cladóceros ofrecidos son especies de movimientos

lentos (hasta 4 cm/s) y con un exoesqueleto más delgado que los coríxidos (Browman *et al.*, 1989). Asimismo, son especies que por su tamaño pueden ser ingeridos por *A. granulosum* desde la primera semana. La preferencia alimentaria exhibida por *A. granulosum* hacia los cladóceros es semejante a la de *A. mexicanum* que tiene preferencia por los cladóceros en las etapas de larva sin extremidades (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011, 2013). También, *A. jeffersonianum*, *A. mabeei*, *A. cingulatum*, *A. annulatum* y *A. tigrinum* integran a los cladóceros dentro de su alimentación (Smith y Petranka, 1987; Hutcherson *et al.*, 1989; McCoy y Savitzky, 2004; Whiles *et al.*, 2004; Denöel *et al.*, 2006).

Posteriormente, *A. granulosum* incorpora a su preferencia a los copépodos que son presas veloces (hasta 44.6 cm/s), pudiendo ser inalcanzable (Buskey y Hartline, 2003) por las larvas de una semana de edad que aún cuentan con reserva de vitelo y carentes de experiencia en la caza (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011). Esta preferencia se mantiene hasta la novena semana de edad. Asimismo, se sabe que los copépodos forman parte de la dieta en las larvas de *Ambystoma* que habitan cuerpos de agua temporales (*e. g.* *A. jeffersonianum*, *A. annulatum*, *A. tigrinum*, *A. cingulatum* y *A. mabeei*; Smith y Petranka, 1987; Hutcherson *et al.*, 1989; McCoy y Savitzky, 2004; Whiles *et al.*, 2004; Denöel *et al.*, 2006).

Con respecto a los coríxidos, *A. granulosum* son evitados en su totalidad durante las seis primeras semanas, es decir, no hubo consumo. Seguidamente, en la séptima semana, las larvas de *A. granulosum* son capaces de ingerir coríxidos pero aún son evitados. Durante la octava y novena semana, son las presas con preferencia más alta. A pesar de que los coríxidos son más lentos que los copépodos (hasta 29 cm/s; Trekels *et al.*, 2012), los primeros presentan un exoesqueleto más duro que los cladóceros y los copépodos (Thorp y Covich, 2001). Las únicas especies que se alimentan de hexápodos en etapa de larva sin extremidades son las de cuerpos de agua efímeros, es decir, *A. jeffersonianum* y *A. texanum* (Smith y Petranka 1987). La única especie que integra un consumo hacia cladóceros, copépodos y hexápodos es *A. jeffersonianum*, siendo ésta la más semejante en cuanto alimentación a *A. granulosum*. Cabe destacar que la dureza del exoesqueleto parece ser limitante en la alimentación de *A. granulosum* ya que es un depredador limitado por el tamaño de la boca con dientes rudimentarios que solo permiten la ingestión entera de la presa (Bardwell *et al.*, 2007).

Por otro lado, los juveniles de *C. carpio* muestran una preferencia similar a las larvas de *A. granulosum* de nueve semanas. Aunque el tamaño de la boca de *C. carpio* es significativamente menor a la de *A. granulosum* de nueve semanas, la primera especie es capaz de consumir coríxidos y mostrar preferencia hacia estos. Por lo tanto, no es un depredador limitado totalmente por el tamaño de la boca.

### **Ingestión de biomasa**

El consumo de biomasa por *A. granulosum* y por *C. carpio* es menor a 0.8 mg en una hora. Un consumo bajo de biomasa puede deberse a las densidades bajas que inducen un

menor consumo por los depredadores (Trexler *et al.*, 1988), por lo tanto, densidades mayores pueden provocar un consumo mayor. No obstante, el consumo, por *A. granulorum* en la novena semana es cuatro veces mayor a la primera semana.

*Ambystoma granulorum* puede regular las concentraciones de sus presas en términos de biomasa debido al número de larvas (89 larvas ~ 71.2 mg en una hora). Por lo tanto, si existe un mayor número de puestas, pueden disminuir drásticamente las densidades del zooplancton en campo.

Contrario a las tendencias de preferencia alimentaria (donde las preferencias se reparten entre los cladóceros y copépodos o coríxidos), el consumo de biomasa por *A. granulorum* está dado principalmente por los cladóceros. Esto puede deberse a la alta disponibilidad de cladóceros en el ambiente de *A. granulorum* (García-García *et al.*, 2012). Además, los cladóceros aportan 4.8 kcal/g de masa seca y son presas con exoesqueleto de dureza media y baja velocidad (Benoy *et al.*, 2002). A pesar de que los cladóceros son presas susceptibles para *A. granulorum* durante las nueve semanas posteriores a la eclosión, los copépodos aportan 6.1 kcal/g y los coríxidos 5.3 kcal/g, sin embargo, son presas con velocidades mayores y dureza mayor, respectivamente (Benoy *et al.*, 2002).

### **Solapamiento de dieta**

El solapamiento de dieta entre *C. carpio* y *A. granulorum* aumenta conforme la edad de la última especie. La alimentación entre ambas especies es semejante, por lo tanto, *C. carpio* con comportamiento más activo reduce las presas disponibles e impacta negativamente en la alimentación de *A. granulorum*. La alimentación de los individuos adultos de *C. carpio* no varía mucho en composición a la de los juveniles de *C. carpio* utilizados para los experimentos, solamente aumenta la cantidad y biomasa consumida conforme a su talla y edad (Vilizzi y Walker, 1999). Sin embargo, los adultos de *C. carpio* integran presas bentónicas (anfípodos e isópodos) que también son consumidos por *Ambystoma* (Smith y Petranka, 1987).

Las poblaciones neoténicas de *A. granulorum* son más afectadas por *C. carpio* que las poblaciones metamórficas, las primeras habitan en cuerpos de agua permanentes y las últimas en cuerpos de agua temporales. Los adultos terrestres son capaces de dispersarse a nuevos cuerpos de agua (Johnson y Voss, 2013) sin presencia de *C. carpio*.

Un solapamiento de dieta alto significa un consumo semejante de las presas y en cantidades similares, por lo tanto, la especie invasora *C. carpio* es un factor de riesgo importante para las especies de *Ambystoma* durante todo su ciclo de vida (Zambrano *et al.*, 2010). La disminución de individuos de *C. carpio* en sitios como Chimaliapan resulta necesario para aumentar la supervivencia de *A. granulorum in situ*.



## Tasas predatorias

Las tasas predatorias en ambas especies son semejantes en términos de la probabilidad de encuentro (PE). La PE en ambas especies indicó que el número de presas en el medio no determinó la cantidad de encuentros (menor a 0.7) y los encuentros son aleatorios a pesar de que el área recorrida por *C. carpio* es mayor que la de *A. granulosum*.

Con respecto a la probabilidad de ataque (PA), se observó que los avistamientos no determinan el número de ataques. La PA es baja para ambas especies.

La probabilidad de captura (PC) indicó que el número de capturas es alto por ambas especies. La PC está en función del número de capturas entre el número de ataques. En el caso de la PC de *A. granulosum* de nueve semanas sobre *Daphnia* sp. es de uno. Además, *A. granulosum* es capaz de ingerir más de una presa en un solo ataque debido al tamaño de su boca; en el resultado mencionado anteriormente capturó dos presas en un solo ataque. Los números en las otras tasas predatorias con valor de cero fueron porque no hubo captura. Asimismo, la PC de *C. carpio* es alta, lo que indicó que es un depredador exitoso.

La probabilidad de ingestión (PI) en *A. granulosum* es de uno; lo que indica que todas las presas capturadas son ingeridas, es decir, no hay escapes ni rechazos por parte de las larvas. La PI de *C. carpio* es menor a uno, pero se debe principalmente al rechazo por parte de los juveniles.

Finalmente, la probabilidad de una interacción predatoria exitosa es baja para ambas especies de depredadores. En ambos casos es menor a 0.1 y se ve influenciado principalmente por la baja PE y PA. En el caso de *A. granulosum* la PA es alta durante la novena semana y muestra que las larvas más aptas ya fueron seleccionadas.

## Conclusiones

La dieta en etapas larvales de *A. granulosum* está integrada por zooplancton (crustáceos y larvas de insectos acuáticos). Estos elementos también conforman una dieta adecuada para *C. carpio*. Así, se espera un solapamiento de dieta entre ambos depredadores, mismo que fue comprobado en este estudio con solapamiento de dieta alto.

Las larvas de *A. granulosum* muestran una selectividad de presa de acuerdo a su desarrollo ontogenético, por ende, es necesario introducir diferentes presas en las dietas de las larvas en cautiverio. Asimismo, considerando que las larvas tienen una probabilidad de captura e ingestión alta, se deben proporcionar altas densidades de presas.

Además, las larvas tienen una mortalidad alta (90 %), lo que significa que *A. granulosum* es una especie sensible a la densidad de individuos aún en condiciones controladas de laboratorio con alimento *ad libitum*. Finalmente, los datos de la boca y longitud están altamente asociados, por lo que hay que aumentar el tamaño de las presas para un correcto mantenimiento de *A. granulosum* en cautiverio.

## Literatura citada

Aguilar, X., A. G. 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. Bases de datos SNIB- CONABIO. Proyecto W035. México. D.F.

Aguilar-Miguel, X., B. G. Legorreta, G. Casas-Andreu. 2009. Reproducción *ex situ* en *Ambystoma granulorum* y *Ambystoma lermaense* (AMPHIBIA: AMBYSTOMATIDAE). *Acta Zoológica Mexicana*. 25(3): 443-454.

Anderson, T. L., C. L. Mott, T. D. Levine, H. H. Whiteman. 2013. Life cycle complexity influences intraguild predation and cannibalism in pond communities. *Copeia*. 2: 284-291.

Armstrong, J. B., G. M. Malacinski. 1989. *Developmental biology of the axolotl*. Oxford University Press. Nueva York. 336 pp.

Bardwell, J. H., C. M. Ritzi, J. A. Parkhurst. 2007. Dietary selection among different size classes of larval *Ambystoma jeffersonianum* (Jefferson salamanders). *Northeastern Naturalist*. 14(2): 293-299.

Benoy, G. A., T. M. Nudds, E. Dunlop. 2002. Patterns of habitat and invertebrate diet overlap between tiger salamander and ducks in prairie potholes. *Hydrobiologia*. 481: 47-59.

Browman, H. I., S. Kruse, W. J. O'Brien. 1989. Foraging behavior of the predaceous cladoceran, *Leptodora kindi*, and escape responses of their prey. *Journal of Plankton Research*. 11(5): 1075-1088.

Buskey, E. J., D. K. Hartline. 2003. High-speed video analysis of the escape responses of the copepod *Acartia tonsa* to shadows. *The Biological Bulletin*. 204: 28-37.

Casas, A. G., A. R. Cruz, M. X. Aguilar. 2004. Un regalo de México poco conocido al mundo: El ajolote o axolotl (AMBYSTOMA: CAUDATA: AMPHIBIA). Con algunas notas sobre la crítica situación de sus poblaciones. *Ciencia Ergo Sum*. 10(3): 304-308.

Cecala, K. K., S. J. Price, M. E. Dorcas. 2007. Diet of larval red salamanders (*Pseudotriton ruber*) examined using a nonlethal technique. *Journal of Herpetology*. 41(4): 741-745.

Chaparro-Herrera, D. J., S. Nandini, S. S. S. Sarma. 2011. Feeding behaviour of larval *Ambystoma mexicanum*. *Amphibia-Reptilia*. 32: 509-517.

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

Cheng-Han, T., H. Chih-hao, N. Takefumi. 2016. Predator-prey mass ratio revisited: Does preference of relative prey body size depend on individual predator size? *Community Ecology*. En prensa.

Contreras, V., E. Martínez-Meyer, E. Valiente, L. Zambrano. 2009. Recent decline and potential distribution in the last remnant area of the microendemic Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Biological Conservation*. 142: 2881-2885.

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

Dominguez-Dominguez O., S. Nandini, S. S. S. 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.

Dumont, H. J., I. Van de Velde, S. Dumont. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*. 19:75-97.

Frías-Alvarez, P., V. T. Vredenburg, M. Familiar-López, J. E. 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.

Galvin, S., C. Hamblet, J. McKillop. 2005. Optimal environment for egg development in spotted salamanders. *Journal of Ecological Research*. 7: 17-21.

García-García, G., S. Nandini, S. S. S. 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 (Ramsar site) (Lerma basin, Mexico). *Journal of Environmental Science and Health, Part A*. 47: 534-547.

Ghioca-Robrecht, D. M., L. M. 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, S. F. 2010. *Developmental biology*. Novena edición. Edit. Sinauer Associates Inc. U.S.A. 792 pp.

Havel, J. E., K. E. Kovalenko, S. M. Thomaz, S. Amalfitano, L. B. Kats. 2015. Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia*. 750: 147-170.

Hutcherson, J. E., C. L. Peterson, R. F. Wilkinson. 1989. Reproductive and larval biology of *Ambystoma annulatum*. *Journal of Herpetology*. 23: 181-183.

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

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

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

Kats, L. B., R. P. Ferrer. 2003. Alien predators and amphibian declines: a review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distributions*. 9: 99-110.

Kishida, O., A. Tezuka, A. Ikeda, K. Takatsu, H. Michimae. 2015. Adaptive acceleration in growth and development of salamander hatchlings in cannibalistic situations. *Functional Ecology*. 29(4): 469-478.

Koehn, J. D. 2004. Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways. *Freshwater Biology*. 49: 882-894.

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

Kucharczyk, D., K. Targońska, P. Hliwa, P. Gomułka, M. Kwiatkowski, S. Krejszeff, J. Perkowski. 2008. Reproductive parameters of common carp (*Cyprinus carpio* L) spawners during natural season and out-of-season spawning. *Reproductive Biology*. 8(3) : 285-289.

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

Lanza-Espino, G., F. J. Arredondo. 1990. La acuicultura en México: de los conceptos a la producción. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 318 pp.

Legler, J. M., L. J. Sullivan. 1979. The application of stomach-flushing to lizards and anurans. *Herpetologica*. 35(2): 107-110.

Mendoza, A. R., O. P. Koleff. 2014. *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 555 pp.

O'Neill, E. M., R. Schwartz, C. T. Bullock, J. S. Williams, H. B. Shaffer, X. Aguilar-Miguel, G. Parra-Olea, DW. Weisrock. 2012. Parallel tagged amplicon sequencing reveals major lineages and phylogenetic structure in the North American tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*) species complex. *Molecular Ecology*.

O'Sullivan, P. E., C. S. Reynolds. 2004. *The lakes handbook*. Tomo 1. Edit. Blackwell Publishing. USA. 699 pp.

Okada, S., T. Utsunomiya, T. Okada, Z. I. Felix, F. I. 2008. Characteristics of Japanese giant salamander (*Andrias japonicus*) populations on two small tributary streams in Hiroshima Prefecture, Western Honshu, Japan. *Herpetological Conservation and Biology*. 3(2): 192-202.

Peltier, W. H., C. I. 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.

Polis, G. A., C. A. Myers, R. D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 20: 297-330.

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

Ruiz-Martínez, L., J. Alvarado-Díaz, I. Suazo-Ortuño, R. Pérez-Munguía. 2014. Diet of *Ambystoma ordinarium* (Caudata: Ambystomatidae) in undisturbed and disturbed segments of a mountain stream in the trans-Mexican Volcanic Belt. *Salamandra*. 50(2): 63-70.

Sarma, S. S. S., 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.

Sarma, S. S. S., S. Nandini, R. D. Gulati. 2005. Life history strategies of cladocerans: comparison of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia*. 542: 315-333.

Schreckenberg, G. M., A. G. Jacobson. 1975. Normal stages of development of the axolotl, *Ambystoma mexicanum*. *Developmental Biology*. 42: 391-400.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies. Diario Oficial de la Federación.

Serrano, J. M. 2011. Is prevention of water pollution and eutrophication the best option to ensure axolotl survival in its natural environment? *Salamandra*. 47(1): 45-49.

Shaffer, H. B. 1989. Natural history, ecology, and evolution of the Mexican “axolotls”. *Axolotl Newsletter*. 18: 5-11.

Shaffer, H. B., M. L. McKnight. 1996. The polytypic species revisited: genetic differentiation and molecular phylogenetics of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum* (Amphibia: Caudata) complex. *Evolution*. 50(1): 417-433.

Smith, C. K., J. W. Petranka. 1987. Prey size-distributions and size-specific foraging success of *Ambystoma* larvae. *Oecologia*. 71: 239-244.

Szabó, T., R. Szabó, B. Urbányi, L. Horváth. 2000. Assessment of ovulation of common carp (*Cyprinus carpio*) females selected for induced spawning on the basis of external morphological characteristics. *Acta Veterinaria Hungarica*. 48(1): 1-8.

Thorp, J. H., A. P. Covich. 2001. *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Segunda edición. Edit. Academic Press. USA. 1056 pp.

Trekkel, H., F. V. Meutter, R. Stoks. 2012. Species-specific patterns of swimming scape performance and cholinesterase activity in a guild of aquatic insects exposed to endosulfan. *Environmental Pollution*. 163: 127-133.

Trexler, J. C., C. E. McCulloch, J. Travis. 1988. How can the functional response best be determined? *Oecologia*. 76(2): 206-214.

Valiente, E., A. Tovar, H. González, D. Eslava-Sandoval, L. Zambrano. 2010. Creating refuges for the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Ecological Restoration*. 28(3): 257-259.

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

Vilizzi, L., K. F. Walker. 1999. The onset of the juvenile period in carp, *Cyprinus carpio*: a literature survey. *Environmental Biology of Fishes*. 56: 93-102.

Vitt, L. J., J. P. Caldwell. 2014. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Cuarta edición. Edit. Elsevier. Reino Unido. 757 pp.

Vonesh, J. R., O. De la Cruz. 2002. Complex life cycles and density dependence: assessing the contribution of egg mortality to amphibian declines. *Oecologia*. 133: 323-333.

Voss, S. R., M. R. Woodcock, L. Zambrano. 2015. A tale of two axolotls. *BioScience*. 65(12): 1134-1140.

Walls, S. C., R. Altig. 1986. Female reproductive biology and larval life history of *Ambystoma* salamanders: a comparison of egg size, hatchling size and larval growth. *Herpetologica*. 42(3): 334-345.

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

Watkins, J., L. Rudstam, K. Holeck. 2011. Length-weight regressions for zooplankton biomass calculations – A review and a suggestion for standard equations. Cornell Biological Field Station Publications and Reports. <http://hdl.handle.net/1813/24566>.

Whiles, M. R., J. B. Jensen, J. G. Palis, W. G. Dyer. 2004. Diets of larval flatwoods salamanders, *Ambystoma cingulatum*, from Florida and South Carolina. *Journal of Herpetology*. 38(2): 208-214.

Whiles, M. R., K. R. Lips, C. M. Pringle, S. S. Kilham, R. J. Bixby, R. Brenes, S. Connelly, J. C. Colon-Gaud, M. Hunte-Brown, A. D. Huryn, C. Montgomery, S. Peterson. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 4(1): 27-34.

Wildy, E. L., D. P. Chivers, A. R. Blaustein. 1999. Shifts in life-history traits as a response to cannibalism in larval long-toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*). *Journal of Chemical Ecology*. 25(10): 2337-2346.

Wildy, E. L., D. P. Chivers, J. M. Kiesecker, A. R. Blaustein. 2001. The effect of food level and conspecific density on biting and cannibalism in larval long-toed salamanders, *Ambystoma macrodactylum*. *Oecologia*. 128: 202-209.

Zambrano, L., M. R. Perrow, C. Macías-García, V. Aguirre-Hidalgo. 1999. Impact of introduced carp (*Cyprinus carpio*) in subtropical shallow ponds in Central Mexico. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*. 6(4): 281-288.

Zambrano, L., E. Martínez-Meyer, N. Menezes, T. 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: 1903-1910.

Zambrano, L., E. Vega, L. G. Herrera, E. Prado, V. H. Reynoso. 2007. A population matrix model and population viability analysis to predict the fate of endangered species in highly managed water systems. *Animal Conservation*. 10: 297-303.

Zambrano, L., E. Valiente, M. J. 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: 3061-306