



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ECOLOGÍA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

Evaluación del impacto de *Oreochromis niloticus* (Pisces) en la sobrevivencia y comportamiento alimenticio de *Ambystoma mexicanum* (Anfibio) a través de cambios en la estructura de la comunidad zooplanctonica

## TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**M. en C. DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. NANDINI SARMA  
FES IZTACALA UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. SRI SINGARAJU SUBRAHMANYA SARMA  
FES IZTACALA UNAM

DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ  
INSTITUTO DE BIOLOGIA UNAM

MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2014.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.





# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ECOLOGÍA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**Evaluación del impacto de *Oreochromis niloticus* (Pisces) en la sobrevivencia y comportamiento alimenticio de *Ambystoma mexicanum* (Anfibio) a través de cambios en la estructura de la comunidad zooplanctonica**

## TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. NANDINI SARMA  
FES IZTACALA UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. SRI SINGARAJU SUBRAHMANYA SARMA  
FES IZTACALA UNAM

DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ  
INSTITUTO DE BIOLOGIA UNAM

MÉXICO, D.F. FEBRERO, 2014.

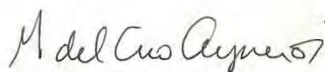
**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**P r e s e n t e**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 30 de septiembre de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **CHAPARRO HERRERA DIEGO DE JESÚS**, con número de cuenta **97244060**, con la tesis titulada "**EVALUACIÓN DEL IMPACTO DE OREOCHROMIS NILOTICUS (PISCES) EN LA SOBREVIVENCIA Y COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO DE AMBYSTOMA MEXICANUM (ANFIBIO) A TRAVÉS DE CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD ZOOPLANCTONICA**", realizada bajo la dirección del **DRA. NANDINI SARMA**:

Presidente: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA  
Vocal: DRA. MARÍA DEL ROSARIO SÁNCHEZ RODRÍGUEZ  
Secretario: DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ  
Suplente: DR. ANDRES GARCÍA AGUAYO  
Suplente: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 10 de enero de 2014.



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

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

## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por la excelente formación recibida durante el proceso del doctorado, ya que gracias a los apoyos recibidos para asistencia a congresos, cursos y estancias de investigación, lograron formarme como investigador.

Al CONACYT por la beca asignada el 1 de agosto del 2009 a julio 30 del 2013 (CVU 168672).

A la UNAM, por el apoyo PAPIIT no. IN213413 y IN213513 que financio este estudio

A los miembros del comité tutor, por la formación recibida durante este proceso y su constante apoyo.

DR. SSS SARMA

DR. FAUSTO R. MENDEZ DE LA CRUZ

## Agradecimientos personales

A mis padres quienes me infundieron la ética y el rigor que guían mi transitar por la vida.

A mis hermanos por confiar en mí.

Gracias a la UNAM con el apoyo de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala en las instalaciones de la Unidad de Morfofisiología y Función (UMF) Laboratorio L6 Zoología Acuática, para realizar este proyecto de doctorado.

El éxito de este trabajo se debe en parte a esas personitas que apoyaron indirectamente me refiero a los técnicos, vigilantes, al personal administrativo que siempre me apoyaron de una u otra forma, diseñando, cuidando, escribiendo etc etc.

Este sueño fue cumplido gracias a muchas mentes maestras. Me siento alagado o afortunado de poder escribir estos nombres de investigadores de renombre que me apoyaron con sus consejos, sus puntos de vista, correcciones y aportaciones:

Maciej Gliwicz, Henri Dumont, Ramesh Gulati, Moshe Gophen,  
Brian Moss, Marcelo Silva Briano.

Gracias a Laboratory of Fish and Amphibian Ethology Behavioural Biology Unit - Institute of Zoology Department of Environmental Sciences - University of Liège Belgium, en especial al Dr. Mathieu Denoël por su apoyo brindado durante la estancia de investigación.

Este proyecto no podía llevarse a cabo sin la especie a estudiar es por ello que se agradece al Vivario de la FES Iztacala UNAM en especial al M en C Felipe Correa director del mismo y a la M en C Sandra Arias encargada del ajolotario por facilitar las larvas de *Ambystoma mexicanum*.

Gracias al CIBAC-UAM Xochimilco principalmente al Dr. Fernando Arana por su apoyo en la realización de los experimentos de mesocosmos. Y al TELE FES Iztacala UNAM por el diseño de los mesocosmos. Para el análisis de calidad del agua se hace una mención especial por el apoyo brindado al Laboratorio de Parasitología UIICSE FES Iztacala UNAM con el Dr. Pedro Ramírez y la Biol. Martha Gaytán.

Roció Fernández que te puedo decir, las palabras no tienen el significado para agradecerte todo el apoyo que me diste en lo personal y en lo profesional, eres una gran amiga. Sandrita Arias hermanita gracias por estar siempre a mi lado y seguirme en todas mis locuras. Juan Carlos Navarro presente siempre en los mejores momentos de mi vida apoyándome como un hermano.

Gracias a mis mosqueteros Aarón Gayosso, Brenda González, Cesar Zamora, Rosa Martha no nada más por los buenos momentos que pasamos si no por estar siempre disponibles como grandes amigos

Muchas gracias a mis compañeros del Laboratorio de Zoología Acuática por su tiempo en escucharme mis locuras, sus consejos, por esos viajes a congresos juntos y simplemente por ser unos buenos amigos:, Michael Figueroa, Esmeralda Bravo , Gisela Gómez, Lety.

Gracias Dra. Cecilia Enríquez García por tu gran apoyo desde el otro lado del charco

Gracias Gina García Morán por tu gran apoyo y orientación siempre en el transcurso del Doctorado

A los miembros del jurado de revisión de tesis, Dra. Ma. del Rosario Sánchez, gracias por sus enseñanzas a lo largo de estos años. Dr. Sergio Chazaro gracias por estos 14 años de trayectoria académica apoyándome primero como biólogo luego como Maestro en Ciencias y ahora en el Doctorado en Ciencias. Dr. Andrés García gracias predisposición permanente e incondicional en aclarar mis dudas y por sus substanciales sugerencias durante la redacción de la Tesis. Dr. Zambrano gracias por sus observaciones críticas en la redacción del trabajo.

**Dr. Fausto Méndez** gracias por orientarme desde la maestría, gracias por escuchar y ayudarme a comprender desde otro punto de vista.

**Dr. SSS Sarma** gracias por ser mi mentor, usted ha sido una parte inspiradora para lograr ser quien soy hasta hoy. Ha sido parte de mi vida académica desde hace 12 años y espero que lo siga siendo, muchas muchas gracias también por ser un amigo.

Finalmente quiero agradecer a la persona que hizo que este sueño se hiciera realidad, a la **Doctora Nandini Sarma**. Gracias a usted se ha concluido este gran trabajo. Le agradezco por ayudarme a crecer académicamente, le agradezco por defender el punto de vista de este trabajo hasta las últimas consecuencias creyendo en mis locuras aterrizándolas pudiéndolas comprobar, le agradezco por confiar y creer siempre dejando muchas responsabilidades en mí, y sobretodo le agradezco su amistad. Sé que muchas veces yo pensaba o soñaba en cosas muy ambiciosas y usted respetuosamente me hizo razonar. Gracias por impulsarme cuando yo creía que no podría siempre usted me alentó dándome esa confianza y poder lograr mis metas en este trabajo, en lo académico y en lo personal. Me siento muy honrado de haber sido su estudiante, धन्यवाद !



Con todo mi cariño y mi amor para las personas que hicieron todo en la vida para que yo pudiera lograr mis sueños, por motivarme y darme la mano cuando sentía que el camino se terminaba, a ustedes por siempre mi corazón y mi agradecimiento.

Papá y mamá  
Cristina Fátima Herrera García y Felipe de Jesús Chaparro Pitayo

A mis hermanos  
Efrén, David, Eduardo y Ángel Chaparro-Herrera.

A esa mujer que ha sido el pilar y ejemplo en mi vida mi abuelita  
Inés García Nente

A †Doggui que te fuiste en esta parte de mi vida sin poder llorar tu partida

Dedicado a los animales que tienen, como tú, un corazón que siente,  
al animal que conoce, como tú, la alegría y el dolor.  
Al animal que tiene, como tú, sus aspiraciones.  
Al animal que tiene, como tú, un derecho a la vida

*Diego de Jesús Chaparro-Herrera*

---

---

*La naturaleza está constituida  
de tal manera que es  
experimentalmente imposible  
determinar sus movimientos absolutos.*

*Albert Einstein*



Resumen ..... 1

Abstract..... 4

Introducción general..... 6

Capítulo 1.

Competencia por alimento (zooplancton) entre especie endémica y especie  
introducida..... 11

Capítulo 2.

Turbidez: Factor limitante en la captura de presas para depredadores vertebrados..... 59

Capítulo 3.

Calidad del agua: Efecto negativo en la ecología alimentaria de *Ambystoma mexicanum*  
afectando su crecimiento..... 91

Síntesis..... 120

Anexos..... 136

Literatura citada..... 158

Los anfibios componen ecosistemas muy diversos. Su disminución ha ocasionado la ruptura de la cadena trófica originando declive de especies antes y después de la posición de los anfibios en la trama trófica. En este estudio se analizaron los efectos de tres factores principales (especies introducidas, turbidez y calidad del agua) que afectan negativamente las poblaciones de *Ambystoma mexicanum* anfibio Urodelo de la familia Ambystomatidae, endémico del Lago de Xochimilco. El Lago de Xochimilco actualmente sufre destrucción de hábitat (turismo), contaminación, y la introducción de depredadores exóticos. Por este último existe un cambio en la comunidad de zooplancton. La introducción de *Oreochromis niloticus* (tilapia), ha llegado a desplazar al Ajolote. La densidad de *O. niloticus* es de 0.093 org/m<sup>2</sup> mayor que la densidad de *A. mexicanum* que es de 0.001 org/m<sup>2</sup> en el Lago de Xochimilco. Como depredadores acuáticos el Ajolote y las Tilapias en sus primeras ocho semanas de desarrollo, consumen selectivamente presas zooplanctónicas principalmente cladóceros y ostrácodos. Para determinar el impacto en la cadena trófica se crearon mesocosmos conteniendo los depredadores endémicos e introducidos juntos y por separado. Los resultados se analizaron por el índice de Shannon-Wiener. Se demostró que la invasión de los depredadores exóticos tiene grandes efectos, principalmente estructurando diferentes comunidades presa.

La turbidez es factor importante que influye en la actividad natatoria de los vertebrados acuáticos. Las actividades humanas han causado el aumento de la turbidez en el Lago de Xochimilco, principalmente el uso de fertilizantes que ha elevado los niveles de eutrofización. Se cuantifico la turbidez del Agua del lago de Xochimilco. Se analizó el efecto de la turbidez en la ali -

-mentación de Tilapia y *A. mexicanum* por medio de pruebas de preferencia alimentaria (Alfa de Manly) y distancia reactiva, con este diseño experimental determinamos los efectos de la turbidez del agua en relación de los depredadores con la estructura de la comunidad del zooplancton. Los resultados de los experimentos de alimentación eran coherentes con la hipótesis de que cuando los depredadores (*A. mexicanum* y *O. niloticus*) se alimentan en presencia de partículas suspendidas en el medio, su eficiencia de alimentación disminuye. En los experimentos con turbidez (32.4 NTU Turbidez), hubo una reducción en la tasa de alimentación. Los resultados obtenidos en este estudio indican que la turbidez puede aumentar o disminuir la capacidad visual en etapas larvales de *A. mexicanum*.

La contaminación ambiental resultado de fenómenos como, la industria y la agricultura ha ido en aumento, impactando la distribución de los anfibios. Los tóxicos de los contaminantes en el agua además de encontrarse en la dieta, tienen efectos morfológicos y afectan el comportamiento de las larvas de los anfibios como a *A. mexicanum*. El Lago de Xochimilco es influenciado negativamente por efluentes de aguas residuales. Conteniendo gran cantidad de Cadmio, Cromo, Plomo, Cobre, Hierro, Manganeso, hidrocarburos, grasas, aceites y solventes industriales. Para determinar los efectos de la calidad del agua del Lago de Xochimilco sobre la ecología alimentaria de las larvas de *A. mexicanum* y *O. niloticus*, se desarrollaron pruebas de respuesta funcional y preferencia alimentaria. Se observó que el comportamiento de alimentación de *A. mexicanum* fue influenciado por la calidad del agua en un grado mayor que el de las larvas de tilapia. La presencia de una especie invasora más resistente a la calidad del agua es otro problema importante en los esfuerzos de conservación de *A. mexicanum*. Se observa una relación ecológica entre la disminución de la población y los efectos de los tóxicos presentes en el Lago de Xochimilco para las

---

poblaciones de *A. mexicanum*. Se determinó la ecología alimentaria como una herramienta para ver el impacto negativo de los contaminantes sobre la dinámica y biología de *A. mexicanum*. Con los resultados observados en las pruebas de preferencia alimentaria y respuesta funcional se concluye que la contaminación del Lago de Xochimilco ha impactado directamente las poblaciones de *A. mexicanum*. En su contraparte afecta menos a las poblaciones de especies introducidas como *Oreochromis niloticus*.



## ABSTRACT

Amphibians compose diverse ecosystems. Its decline has caused the breakdown of the food chain causing species decline before and after the position of amphibians in the food web. In this study the effects of three main factors (introduced species, turbidity and water quality) that negatively affect populations of amphibian *Ambystoma mexicanum* Ambystomatidae Urodela the endemic family of Lake Xochimilco were analyzed. Lake Xochimilco currently suffers habitat destruction (tourism), pollution, and the introduction of exotic predators. Due to these organisms there is a change in the zooplankton community. Introducing *Oreochromis niloticus* (tilapia), has come to displace Ajolote. The density of *O. niloticus*  $0.093 \text{ org/m}^2$  is higher than the density of *A. mexicanum*  $0.001 \text{ org/m}^2$  on Lake Xochimilco. As the Axolotl aquatic predators and tilapia in his first eight weeks of development, selectively consume zooplankton prey mainly cladocerans and ostracods. To determine the impact on the food chain mesocosms were created containing endemic and introduced predators together and separately. The results were analyzed by the Shannon-Wiener index. It was shown that the invasion of exotic predators has great effects, mainly different structuring prey communities.

Turbidity is an important factor influencing the swimming activity aquatic vertebrates. Human activities have caused increased turbidity in Lake Xochimilco. mainly the use of fertilizers has increased levels of eutrophication. Water turbidity of Lake Xochimilco were quantified. The effect of the turbidity was tested in feeding and Tilapia *A. mexicanum* by testing food preference (Manly's alpha) and reactive distance, with this experimental design we determined the effects of

water turbidity in relation to predator community structure of zooplankton. The results of the feeding experiments were consistent with the hypothesis that when predators (*A. mexicanum* and *O. niloticus*) feed in the presence of suspended particles in the medium, the power efficiency decreases particles. In experiments with turbidity (32.4 NTU turbidity), there was a reduction in the feed rate. The results obtained in this study indicate that turbidity can increase or decrease the visual ability in larval stages of *A. mexicanum*.

Environmental pollution as a result of phenomena, industry and agriculture has increased, distribution impacting amphibians. toxic contaminants in the water in addition to being on the diet, have morphological effects and affect the behavior of the larvae of amphibians as *A. mexicanum*. Lake Xochimilco is negatively influenced by wastewater effluent. Containing large amount of Cadmium, Chromium, Lead, Copper, Iron, Manganese, hydrocarbons, fats, oils and industrial solvents. To determine the effects of water quality of Lake Xochimilco on the feeding ecology of the larvae of *A. mexicanum* and *O. niloticus*, testing food preference and functional response were developed. It was observed that feeding behavior of *A. mexicanum* was influenced by water quality a higher than the grade tilapia larvae. The presence of a more resistant to water quality invasive species is another important problem in conservation efforts of *A. mexicanum*. Ecological relationship between population decline and the effects of toxicants on Lake Xochimilco for populations is observed in *A. mexicanum*. Feeding ecology was determined as a tool to see the negative impact of contaminants on the dynamics and biology of *A. mexicanum*. With the results observed in testing food preference and functional response is concluded that the pollution of Lake Xochimilco has directly impacted the populations of *A. mexicanum*. At least its counterpart affects the populations of introduced species such as *O. niloticus*.





*Ambystoma mexicanum*

---

/Diversidad biológica en México/ Diversidad de anfibios en

México/ Problemática de los anfibios en México/ *Ambystoma mexicanum* /

/Lago de Xochimilco/

México está incluido entre los siete países del mundo megadiversos biológicamente (Ceballos et al., 1998). En el territorio convergen las dos grandes regiones biogeográficas del continente Americano, la Nearctica y la Neotropical. Tiene una complicada fisiografía, así como un mosaico de climas y una gama de ecosistemas que se dan en la variedad de altitudes y latitudes que abarca el territorio mexicano, favoreciendo la gran riqueza de especies (Sánchez-González & López-Mata, 2005). Dentro de esta biodiversidad, la riqueza herpetológica está reconocida como la más importante, ya que los anfibios y reptiles representan un 10.5% del total mundial, con una proporción de endemismo de 60.7% en los anfibios (Sinervo et al., 2010). Poco más de la mitad de anfibios mexicanos son endémicos al territorio (Flores- Vilella, 1993; Ochoa-Ochoa et al., 2009;), de los cuales el 90% están en peligro de extinción (Lips et al., 2004).

El registro científico del incremento en las tasas de extinción de especies biológicas, especialmente en vertebrados, que incluye a los anfibios, ha llevado recientemente a hablar de una “crisis de biodiversidad”. La reducción en la biodiversidad se debe principalmente a la destrucción de hábitats naturales (Dobson et al., 2006). Aunque otros grupos animales pueden recolonizar áreas de las que desaparecieron, existen razones fisiológicas y ecológicas para temer que los anfibios no puedan hacerlo ya que sus movimientos se hallan restringidos por necesidades de termorregulación y por el peligro de desecación. La destrucción de su hábitat es, sin duda, la principal causa de la pérdida mundial de especies de anfibios, que podría tener un impacto importante en otros organismos. Los anfibios son componentes abundantes e integrales de ecosistemas muy diversos son carnívoros que se ubican al final de la cadena trófica, como grandes consumidores de invertebrados, especialmente de insectos. Su disminución generalizada puede ocasionar serios problemas ambientales como la ruptura de la cadena trófica originando un decli -

-ve de las especies antes y después de la posición de los anfibios en la trama trófica (Rodríguez et al., 2005). Se han propuesto otras causas de la disminución de esta clase de vertebrados, como la contaminación química, la lluvia acida, el aumento en la radiación ultravioleta, la introducción de peces exóticos, patógenos sobreexplotación humana y fluctuaciones poblacionales naturales (Dudgeon et al., 2006).

En México, el análisis del estado de conservación del grupo de los reptiles y anfibios, señala que el 22% de ellos (218) se halla en vías de extinción (Crother et al., 2000). La información sobre la situación actual de este grupo es, quizá la más limitada de todos los vertebrados del país (Lips et al., 2004). Dentro de las poblaciones de anfibios requeridas de esta atención se encuentra el ajolote de Xochimilco, *Ambystoma mexicanum* (fig. 1).

*Ambystoma mexicanum* anfibio Urodela de la familia Ambystomatidae (Park et al., 2004), endémico del Lago de Xochimilco (ubicado al sur de la Ciudad de México) (fig. 2) presenta metamorfosis facultativa (Paedomorfosis) en la que los individuos tienen la opción de retener la forma larval en la etapa adulta o realizar la metamorfosis completa hasta una forma adulta terrestre (Denoël et al., 2005). La retención de características juveniles de los antecesores en los descendientes adultos es un ejemplo de “heterocronía”: un cambio en los tiempos en que se dan los eventos en el desarrollo del ciclo de vida (Smith, 2001). Asimismo presenta la capacidad de regeneración en extremidades y cola (Voss et al., 2009).

El hábitat del ajolote tiene condiciones de 16-20°C de temperatura; 7.4-8.2 pH y 975-1650 mS/cm de conductividad. El descenso de la temperatura entre noviembre y marzo marca el inicio de la época de reproducción. El desove se realiza entre enero y marzo, cuando la temperatura del

---

agua es de  $\pm 12^{\circ}\text{C}$  (Voss & Shaffer, 2000). Similar ecológicamente a los peces depredadores, constituía el tope de la cadena alimentaria en el sistema (Zambrano et al., 2010). En la actualidad la densidad del ajolote en términos de biomasa es de  $0.06\text{g}/\text{m}^2$  (Valiente et al, 2010; Graue, 1998), en términos de números de individuos se ha registrado  $0.0012\text{ ind}/\text{m}^2$ , la población se encuentra en estado crítico. La ausencia del ajolote en el Lago de Xochimilco se evidencio ya que a principios del 2002 se habían capturado 15 individuos (Valiente et al., 2010).



Fig.1. *Ambystoma mexicanum* adulto

Casas y Aguilar (1997), Duhon (1997), Huacuz (2001), Contreras et al. (2009), Robles et al. (2009), Valiente et al. (2010), y Zambrano et al. (2010) han señalado que la desecación del Lago de Xochimilco, así como el azolvamiento, destrucción de hábitat (turismo), la contaminación, la introducción de depredadores exóticos y la captura comercial, está jugando un papel importante en la disminución de las poblaciones de ajolotes y eventualmente en la extinción (Casas et al. 2004).

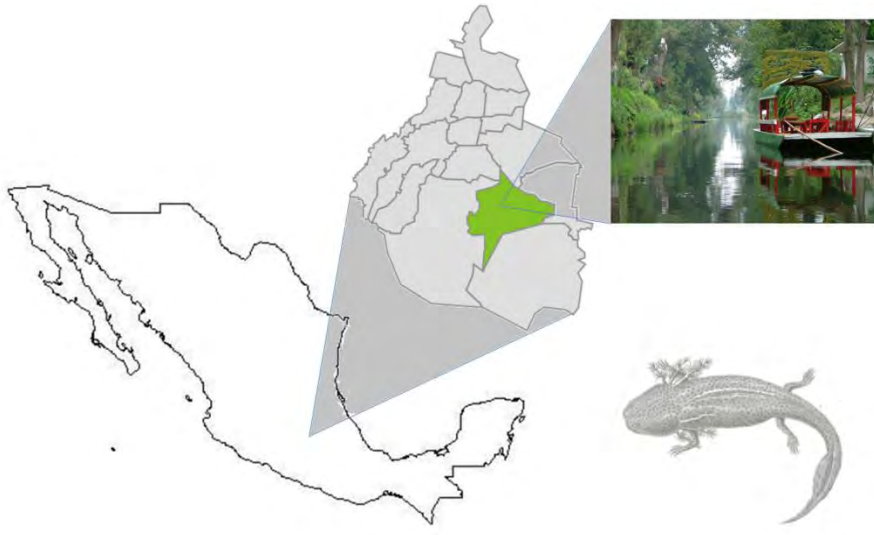


Fig. 2. Ubicación del Lago de Xochimilco, hábitat endémico de *Ambystoma mexicanum*; zona sur del Distrito Federal, Delegación Xochimilco 19°15'47"N 99°06'11"O



*Competencia por  
alimento  
(zooplancton) entre  
especie endémica y  
especie introducida*

## *Efecto de la introducción de especies exóticas*

/ Especies introducidas/ Efectos adversos de  
las especies introducidas en los sistemas/ Problemática de introducción de  
especies en Lago de Xochimilco/ Tilapia (*Oreochromis niloticus*) como  
especie exótica/ Competencia por el recurso alimento:  
Especie nativa vs Especie introducida / Zooplancton (presa)/  
Índice de diversidad de Shannon-Wiener/ Mesocosmos/

### **Especies introducidas**

Una de las principales amenazas en ecosistemas de agua dulce son las invasiones de especies exóticas (Eagles-Smith et al., 2008). Las especies exóticas o introducidas por lo general son especies que se adaptan fácilmente a las condiciones físicas, químicas, ecológicas y factores ambientales de los ecosistemas, tolerando amplios rangos de temperatura, salinidad, y otros factores limitantes fisiológicamente (Moyle & Marchetti, 2006; Ehrenfeld, 2008). El éxito de las invasiones de especies introducidas depende de (1) condiciones similares del medio ambiente para las especies nativas y las especies invasoras, (2) variabilidad baja del medio ambiente, (3) alto grado de perturbación del ecosistema, especialmente por la actividad humana, (4) y baja riqueza de especies nativas. En los sistemas de agua dulce, el número de especies no nativas se ha relacionado con la alteración hidrológica (presas, embalses, acueductos, etc) y alteración del paisaje por la actividad humana, especialmente por la urbanización y la agricultura (Marchetti et al., 2004). En ecosistemas acuáticos, las especies introducidas son transportadas a nivel local, regional y global a través de vectores tales como liberación intencional, migración, fugas en la acuicultura, etc. (Holeck et al, 2004). Las invasiones por peces (Ciclidos) tienen un gran impacto en ambientes de agua dulce, siendo la primera amenaza a la conservación de la diversidad de los cuerpos de agua (Cucherousset & Olden, 2011). Las invasiones tienen más probabilidades en lugares que tienen una resistencia baja al medio ambiente o una baja resistencia biológica (Marchetti et al., 2004).

### **Efectos adversos de las especies introducidas en los sistemas**

Las especies acuáticas no nativas, están más fuertemente relacionadas con las alteraciones del hábitat, mientras que la mayoría de las especies nativas, están asociadas con las variaciones de los

---

recursos naturales del medio ambiente (Marchetti et al., 2004). La diversidad y aumento de poblaciones de especies exóticas se asocian con la diversidad baja de las especies nativas (Ehrenfeld, 2008). La especies invasoras tienen características que no se encuentran en los actuales miembros de la comunidad invadida, permitiendo al invasor superar la resistencia biótica o el medio ambiente a través de un uso más eficiente de los recursos, con diferentes estilos de depredación, o baja susceptibilidad a los depredadores nativos, parásitos y enfermedades (Moyle & Marchetti, 2006). Los impactos ecológicos negativos sobre los ecosistemas acuáticos se centran principalmente en las modificaciones de la cadena alimentaria (Holeck et al., 2004). Las especies introducidas cambian la estructura de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema a gran escala a través de la extinción de especies nativas, cambian los niveles de producción primaria, y alteran el ciclo de nutrientes (Grosholz et al., 2000). Especies que alteran las condiciones ecológicas (bióticas, abióticas, o ambas cosas) en grandes regiones se han denominado transformadores (Dodson & Fiedler, 2006).

En sistemas de agua dulce la introducción de un depredador da lugar a cambios en la abundancia de los organismos a través de los niveles tróficos, como un efecto llamado cascada trófica (Sorte et al., 2010). Los efectos directos de la depredación por parte de las especies introducidas se ven reflejados en el descenso más rápido de los invertebrados en comparación con los depredadores endémicos (Sax & Gaines, 2003). Los sistemas acuáticos tienen respuestas multitróficas en el nivel de nuevas especies, mientras que los sistemas terrestres rara vez lo hacen (Grosholz et al., 2000). En los ecosistemas acuáticos, los animales invasores alteran los ecosistemas de diferentes formas, por ejemplo, interactúan con los componentes de forma indirecta, a través del consumo de especies endémicas (plantas, zooplancton, anfibios etc, etc.) y

---



posteriormente la deposición de materiales de desecho, y directamente, a través de sus actividades (Bunn & Arthington, 2002). Muchas especies invasoras tienen comportamientos distintos para la adquisición de recursos (depredación), y estas actividades pueden afectar diferencialmente el entorno físico y los procesos del ecosistema (Ehrenfeld, 2010).

Cambios en la arquitectura de la red alimentaria constituyen otro mecanismo por el cual los procesos del ecosistema se alteran por las especies introducidas. Se observan cuatro efectos adversos: (a) los depredadores invasores reducen las poblaciones de los consumidores que transportan nutrientes entre los hábitats, reduciendo los insumos alterando los ciclos dentro del sistema, (b) depredadores invasores alteran la composición de especies y abundancia de detritívoros, alterando las tasas de descomposición de materia orgánica, (c) especies invasoras, incrementan el aporte de materia orgánica originando una contaminación del sistema, y (d) la modificación de los hábitats por parte de los animales exóticos (Ehrenfeld, 2010).

### **Problemática de introducción de especies en Lago de Xochimilco**

Pocos estudios han examinado la problemática de las especies exóticas sobre la cadena alimentaria en todos los niveles tróficos. En sistemas como el Lago de Xochimilco, se espera un cambio relativamente mayor en la comunidad de zooplancton, por la gran cantidad de especies introducidas (Valiente, 2010). En el sistema Lago de Xochimilco los registros en cuanto a la introducción de especies comienza en 1955, cuando se introdujo la lobina (*Micropterus salmoides*). La introducción de la tilapia (*O. niloticus*) en el cuerpo lacustre de Xochimilco, la realizó el gobierno federal mediante el Programa Nacional de Acuicultura, en el que se declara a esta especie de interés público y social por corresponder a bienes de consumo popular (Valiente, 2006). La tilapia es el nombre común de ~ 70 especies de peces nativas de las aguas dulces de África.

- ca tropical (Ogunji & Wirth, 2001; Peterson et al., 2004). La tilapia del Nilo, *O. niloticus* es un pez cíclido relativamente grande, que es nativa desde Egipto hasta el sur de África Oriental y Central, y hacia el oeste hasta Gambia (Nagl et al., 2001). En la actualidad la densidad de *O. niloticus* es de 0.093 org/m<sup>2</sup> mayor que la densidad de *A. mexicanum* que es de 0.001 org/m<sup>2</sup> en el Lago de Xochimilco (Zambrano & Valiente, 2008).

### **Tilapia (*Oreocromis niloticus*) como especie exótica**

Los adultos de *O. niloticus* alcanzan hasta 60 centímetros de longitud, 4.3 kilogramos y viven alrededor de 9 años. No tolera el agua salada y sobrevive a temperaturas de entre 8 y 42 °C. Tilapia se alimenta principalmente de plancton (Khadiga et al., 2002). Especies como Tilapia pueden estructurar las comunidades de zooplancton (Elhigzi et al., 1995; Attayde & Menezes, 2008; Mazzeo et al., 2010). En particular la tilapia tiene un intervalo amplio de tolerancia a las variaciones de la calidad del agua y son especies generalistas en cuanto a sus hábitos alimenticios, desplazando a las especies nativas al competir por los nichos alimenticios y reproductivos (Zambrano et al., 2010). La tilapia consume zooplancton grande, originando efectos sobre el ecosistema acuático (Figueredo & Giani, 2005; El-Sayed, 2006)

### **Competencia por el recurso alimento: Especie nativa vs Especie introducida**

La alimentación es un elemento importante en cualquier especie. Para tener condiciones favorables, la calidad, cantidad y tipo de los alimentos, influyen en un buen funcionamiento de la biología en las especies. La relación entre un depredador en peligro de extinción y la presa es una pieza importante en el rompecabezas de su ecología, ya que forma parte de un gran grupo de fac -

- tores y conceptos que serán utilizados para salvaguardar a la especie, como es el caso de *A. mexicanum* (Jeschke et al., 2002; Otto et al., 2007).

*A. mexicanum* es similar ecológicamente a los peces depredadores; originalmente constituía el tope de la cadena alimentaria en el Lago de Xochimilco (Contreras et al., 2009). Esta especie compite con varios grupos de vertebrados (aves, anfibios y larvas de peces) e invertebrados (rotíferos, copépodos y larvas de insectos) (Stenhouse et al., 1983; Taylor, 1984), que alternadamente desarrollan varias estructuras, movimientos o sustancias en defensa contra la depredación (Gutiérrez et al., 2012).

Las relaciones que presenta *A. mexicanum* con otras especies puede traer consigo un cambio en su adecuación biológica. Tales cambios pueden ser representados por la competencia de un mismo recurso, en este caso el alimento. Al competir por el alimento, siendo escaso este, afecta su sobrevivencia, el crecimiento y su reproducción. Un claro ejemplo de esta problemática, es la competencia que presenta *A. mexicanum* con los animales introducidos, principalmente Tilapia (*O. niloticus*) en el Lago de Xochimilco, los cuales han ido consumiendo el zooplancton, aplicando una gran presión depredadora y originando un mayor aumento de grupos no susceptibles como es el caso de los rotíferos, siendo más susceptibles los cladóceros (Gerking 1994; Chaparro-Herrera et al., 2011). Así mismo las especies introducidas llegan a desplazar a otras especies como es el caso de la Tilapia sobre el Ajolote, que al igual que ellos son animales de forrajeo constante. Esto ha originado una competencia constante por el alimento (Zaret, 1980). Como depredadores acuáticos el Ajolote y las Tilapias en sus primeras ocho semanas de desarrollo, consumen selectivamente presas zooplanctónicas principalmente cladóceros y ostrácodos (Smith & Petranka, 1987; Chaparro-Herrera et al., 2011).

---

La teoría depredador-presa, reconoce la importancia teórica de la capacidad de consumo de presas por los depredadores, influyendo esta, en la distribución de los depredadores, a través del espacio, la estabilidad de los sistemas enriquecidos del depredador-presa, las correlaciones entre el enriquecimiento nutriente y la biomasa de niveles tróficos más altos (Hammond, 2012). Entender la relación entre los depredadores como *A. mexicanum* y *O. niloticus* con sus presas, es un tema que le compete a la ecología y un componente significativo de la relación que estos tienen entre sí como depredador-presa. La ecología con ayuda de modelos, explica estos procesos. Los modelos que se utilizan sirven para calcular los efectos que tienen los depredadores sobre sus presas y viceversa las presas sobre sus depredadores (Auger et al., 2009).

Para comprender la ecología alimentaría es necesario entender la relación entre depredadores (competencia) y entre el depredador y sus presas (Skalski y William, 2001). *A. mexicanum* y Tilapia como depredadores, eligen cuando comer, donde comer, qué comer y cuánto basado en un número de compensaciones (Gerking, 1994). Estos depredadores del Lago de Xochimilco ingieren a su presa de uno en uno (Gerking, 1994), así mismo seleccionan su presa con base en el tamaño del cuerpo de la presa relacionándolo con la capacidad del tamaño de la boca del depredador así como la energía que se gasta y se adquiere en la captura de las presas (Gill, 2003).

### **Zooplankton (presa)**

El zooplankton presente en el Lago de Xochimilco incluye microcrustáceos: cladóceros, copépodos y ostrácodos; rotíferos y protozoos (Nandini et al., 2005; Nandini et al., 2007; Enríquez-García et al., 2009). Estos organismos son un tipo de alimento muy abundante ( $1240 \text{ ind L}^{-1}$  (Enríquez-García et al., 2009)), y disponible en diferentes tallas en los sistemas acuáticos (Chaparro-Herrera, 2004).

---

El zooplancton es preferido durante las primeras semanas de desarrollo de las larvas de organismos acuáticos (Chaparro-Herrera et al., 2011). La gran variedad del zooplancton se refiere a una amplia gama de formas y tamaños que van desde 0.2 a 2000  $\mu\text{m}$  y un intervalo de nado de 2 a 80 mm/s (Dodson & Ramcharan, 1991; Villanueva et al., 1997). Estas características hacen que el zooplancton sea un alimento natural y de fácil captura para los depredadores acuáticos (Lima, 2002). Las larvas de organismos acuáticos en las primeras semanas seleccionan preferentemente presas de tallas entre 100 a 3000  $\mu\text{m}$ , así como con niveles de nado menores. Las presas que se adaptan a estas características son los rotíferos, cladóceros y ostrácodos. Estos grupos de zooplancton coexisten en una gran diversidad de tamaños y formas con el ajolote en condiciones naturales. Para el análisis de estos procesos es necesario aplicar modelos que nos muestren las tendencias, de sus preferencias alimentarias como es la prueba de Shannon-Wiener (Theodorakis, 1989; Spellenberg & Fedor, 2003).

### **Índice de diversidad de Shannon-Wiener**

El Índice de diversidad de Shannon-Wiener es una de las medidas que se utilizan para tratar de obtener información de las muestras en el campo. El índice se ha utilizado para medir los efectos de la calidad del hábitat, tales como efectos de los efluentes de contaminación. Los resultados del índice de Shannon-Wiener combina dos medidas cuantificables: la riqueza de especies (# especies dentro la equidad de la comunidad) y abundancia de especies (Spellerberg & Fedor, 2003; Keylock, 2005). El índice de Shannon-Wiener se basa en la teoría de la información. Los individuos son muestreados al azar, de una comunidad "infinitamente grande". Los valores por lo general van de 0 a 5, y los valores máximos por encima de 5 son muy raros. Dado que la diversidad es una medida logarítmica, su carácter relativamente asintótico disminuye la sensibilidad de índice en el rango de

---

valores cerca del límite superior. Los valores bajos se consideran una indicación de un efecto negativo sobre la diversidad (anexo 1).

### **Mesocosmos**

El análisis de riqueza de especies no pueden obtenerse en un laboratorio: exigen estudiar numerosas especies y sus interacciones, un grado de complejidad excesivo para un experimento en laboratorio (Spellerberg & Fedor, 2003; Keylock, 2005). Pero, por otra parte, tampoco es posible recurrir al mundo real, donde los factores desconocidos son demasiados y las condiciones de los experimentos no son controlables. Lo que hace falta es complejidad pero manejable. Es justo eso lo que proporcionan los mesocosmos, ecosistemas artificiales creados a imagen y semejanza de los naturales, que incluyen miles de especies: un paso intermedio entre el mundo real y el laboratorio (Odum, 1984). Mesocosmos significa literalmente “mundo medio” en latín, eso es lo que se busca en los experimentos, un ambiente con un grado medio de complejidad. En el mesocosmos sí están representados todos los elementos esenciales de una cadena trófica acuática, incluyendo productores primarios (fotosintetizadores: algas, plantas); consumidores primarios y secundarios; consumidores de detritos, y organismos mineralizadores (Widdicombe & Austen, 1999) .

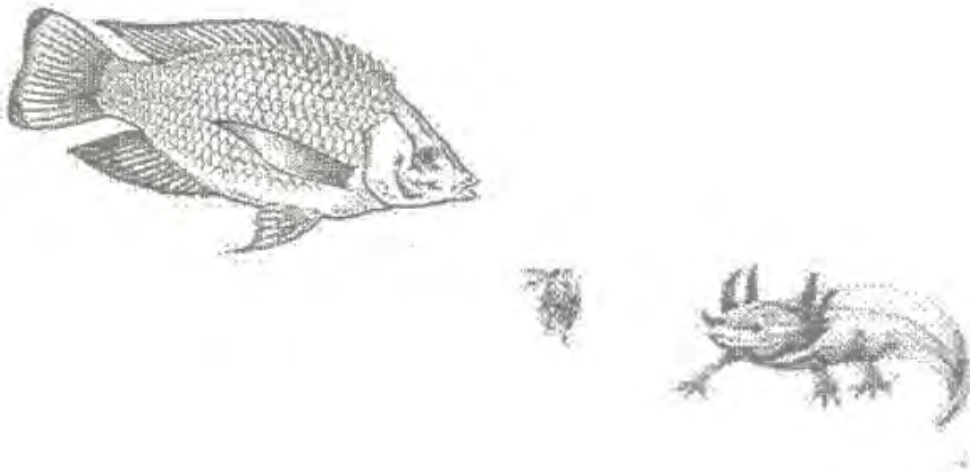
Mesocosmos es un ecosistema muy complejo. Estos ecosistemas artificiales, permiten medir directamente parámetros ecológicos que afecten a la dinámica de poblaciones, a la biodiversidad, a los ciclos de nutrientes y de energía, a cómo responde la comunidad a los cambios en las especies más sensibles. Estas instalaciones son la única forma de estudiar los efectos indirectos, es decir, los que resultan de las interacciones entre las diferentes especies en los ecosistemas (Lamb et al., 2009).

---

## OBJETIVO 1

---

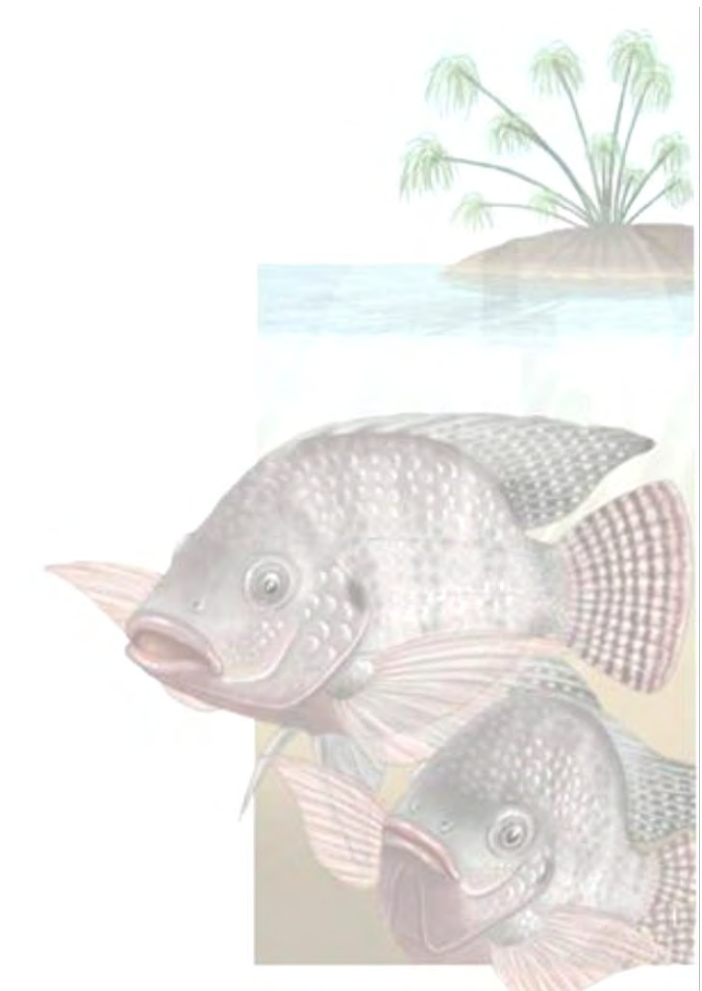
Determinar si la presencia de especies exóticas (*Oreochromis niloticus*) en el lago de Xochimilco influyen en la composición estructural de la comunidad zooplanctónica que es la principal fuente de alimento de *Ambystoma mexicanum*.



## *HIPOTESIS 1*

---

Si los peces introducidos son especies que se alimentan preferentemente de especies zooplanctónicas (0.5 a 2.5 mm), principal alimento de *Ambystoma mexicanum* en las primeras semanas de desarrollo, entonces disminuirá el alimento disponible, por lo tanto se verá afectado el crecimiento y futura sobrevivencia de *Ambystoma mexicanum*.





## *Materiales y métodos*

---

-Para observar y analizar el efecto en campo de los depredadores endémico e introducido se diseñaron mesocosmos con recipientes de politereftalato de etileno (pet) de 20L. A los recipientes se les fabrico un orificio donde se colocó una malla de 50 micras, la malla permitió el intercambio de factores biológicos, físicos y químicos, con el ambiente natural.

-Se colocaron cuatro tratamientos: Control (sin peces y sin ajolotes), con peces, con ajolotes y con peces y ajolotes, con cuatro repeticiones (ver figura 3)

-Los peces y ajolotes tenían la misma edad y mismas condiciones de peso y talla (a partir de la cuarta semana de edad), el experimento duro 4 semanas.

-Se colocaron 10 individuos de 2 cm de talla de ambas especies por repetición (4 repeticiones por tratamiento).



Figura 3. Tratamientos de los mesocosmos

-Los tratamientos (mesocosmos) fueron colocados en un canal del Lago de Xochimilco para tener las mismas condiciones del ambiente natural (como lo muestra la imagen).

-Se filtró 5 litros de zooplancton y se colocó dentro de cada mesocosmos, se filtró con malla de 50

micras. Posteriormente se sacó una muestra de 1L de cada mesocosmos para analizar su diversidad al inicio del experimento y saber cuánto cambio la diversidad.

-Los muestreos de zooplancton se hicieron dos veces por semana en 4 semanas. Se filtró 1L de cada mesocosmos. Se concentró en recipientes de 250 ml y se fijó con 5ml de formol al 4%.

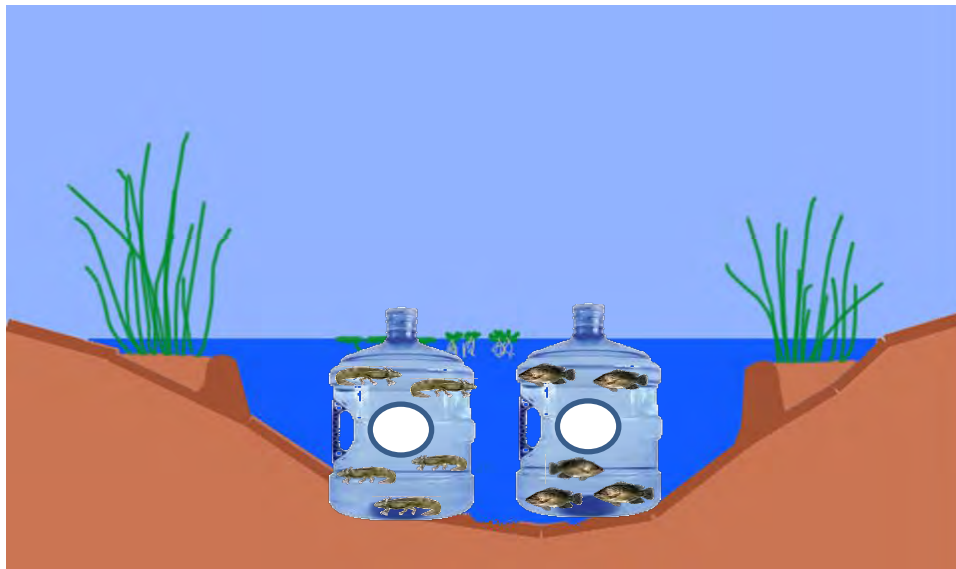


Figura 4. Mesocosmos en los canales del Lago de Xochimilco

-Las muestras fijadas fueron analizadas en laboratorio con un microscopio invertido y una cámara de Sedgewick Rafter Cell. Se tomaron algunas fotografías de las muestras con ayuda de una cámara fotográfica para microscopio. Los organismos de zooplancton se identificaron con claves especializadas: rotíferos (Nogrady et al., 2005); cladóceros (Negrea et al., 1999); copépodos (Gutiérrez et al., 2008); y ostrácodos (Home et al., 2002).

-Posteriormente se realizó el análisis de diversidad de Shannon-Wiener (anexo 1) y se graficaron los resultados. Aleatoriamente se dividió los resultados en diferentes grupos de zooplancton para hacer un análisis de presencia o ausencia.

## Resultados

Se encontraron un total de 33 especies zooplanctónicas en los mesocosmos (probablemente) consumidas por *Ambystoma mexicanum*, de las cuales 21 corresponden a especies de rotíferos, 5 a especies de copépodos con sus diferentes estadios, 6 cladóceros y una especie de ostrácodo.

Phyllum	Clase	Familia	Especie	
Rotífera	Bdelloidea Monogononta	Brachionidae	<i>Bdelloideo sp</i>	
			<i>Brachionus angularis</i> (Gosse, 1851)	
			<i>B. calyciflorus</i> Pallas, 1766	
			<i>B. caudatus</i> Barrois & Daday, 1894	
			<i>B. havanaensis</i> Rousselet, 1911	
			<i>B. quadridentatus</i> (Hermann, 1783)	
			<i>B. rubens</i> Ehrenberg, 1838	
			<i>Keratella americana</i> Carlin, 1943	
			<i>K. cochlearis</i> (Gosse, 1851)	
			<i>K. tropica</i> (Apstein, 1907)	
			<i>Platyas quadricornis</i> (Ehrenberg, 1823)	
			Euchlanidae	<i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg, 1832)
			Colurellidae	<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1876)
			Lecanidae	<i>Lecane unguitata</i> (Fadeev, 1925)
Notommatidae	<i>Cephalodella sp</i>			
Trichocercidae	<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)			
Synchaetidae	<i>Polyarthra sp</i> <i>Synchaeta sp</i>			
Asplanchnidae	<i>Asplanchna sp</i>			
Testudinellidae	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)			
Filiniidae	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)			
Cladóceros	Branchiopoda	Daphniidae	<i>Ceriodaphnia dubia</i> (Richard, 1894) <i>Simocephalus vetulus</i> (Müller, 1776)	
		Moinidae	<i>Moina macrocopa</i> (Straus, 1820)	
		Macrotrichidae	<i>Macrotrix triserialis</i> Brady, 1886	
		Chydoridae	<i>Alona glabra</i> Sars, 1901 <i>Pleuroxus sp</i> Baird, 1843	
Ostrácoda		Cyprididae	<i>Heterocypris incongruens</i> (Ramdohr, 1808) Claus, 1892	
Copépodos		Cyclopoida	♂ <i>Acanthocyclops americanus</i> (Sars, 1863) ♀ <i>Acanthocyclops americanus</i> (Sars, 1863) <i>Copepodito cyclopoideo</i> <i>Nauplio</i>	
		Calanoidea	<i>Calanoideo sp.</i>	

Tabla 1. Riqueza de especies presentes en todos los mesocosmos. 21 especies de rotíferos, 5 especies de copépodos, 6 especies de cladóceros y 1 especie de ostrácodo

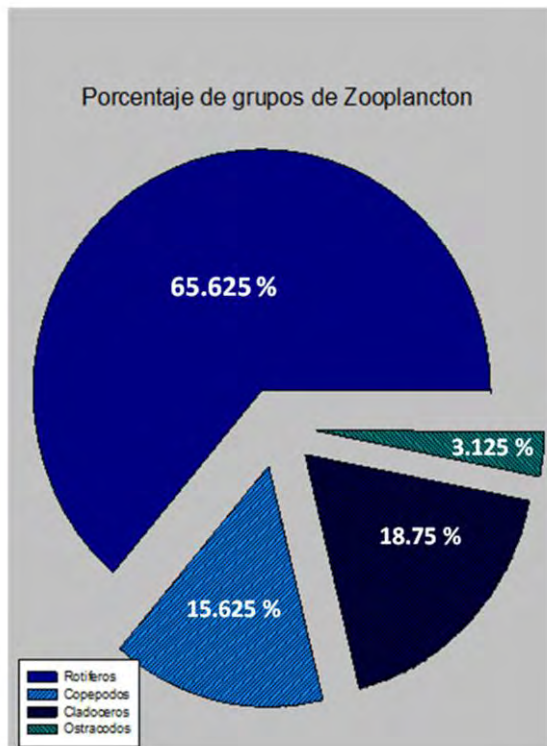


Figura 5. Porcentajes de cada grupo de zooplancton y zoobentos presentes en el Lago de Xochimilco.

Del zooplancton identificado en el Lago de Xochimilco se reportaron 4 grupos principales: Rotíferos, cladóceros, copépodos; y una especie perteneciente al zoobentos: ostrácodos (fig. 5). La dominancia de especies en los mesocosmos está marcada por especies con tallas chicas que van de los 50 a 300  $\mu\text{m}$  como son los rotíferos que dominan la presencia con poco más del 60%. La especie menos presente es el zoobentos con el 3% del total de las especies reportadas. El porcentaje restante lo representan los cladóceros y copépodos, dominando en la riqueza específica los cladóceros (fig. 5). De las especies contabilizadas en los mesocosmos se dividieron en diferentes grupos para observar la presencia y ausencia dentro de los mesocosmos conteniendo a los depredadores *A. mexicanum* anfibio endémico y *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) especie introducida, según las categorías, dichas categorías fueron las siguientes: Rotíferos con estructuras de defensa, rotíferos 100-250 $\mu\text{m}$ , rotíferos 251-300  $\mu\text{m}$ , cladóceros, copépodos y ostrácodos.

Presencia y ausencia de rotíferos con estructuras de defensa en los mesocosmos

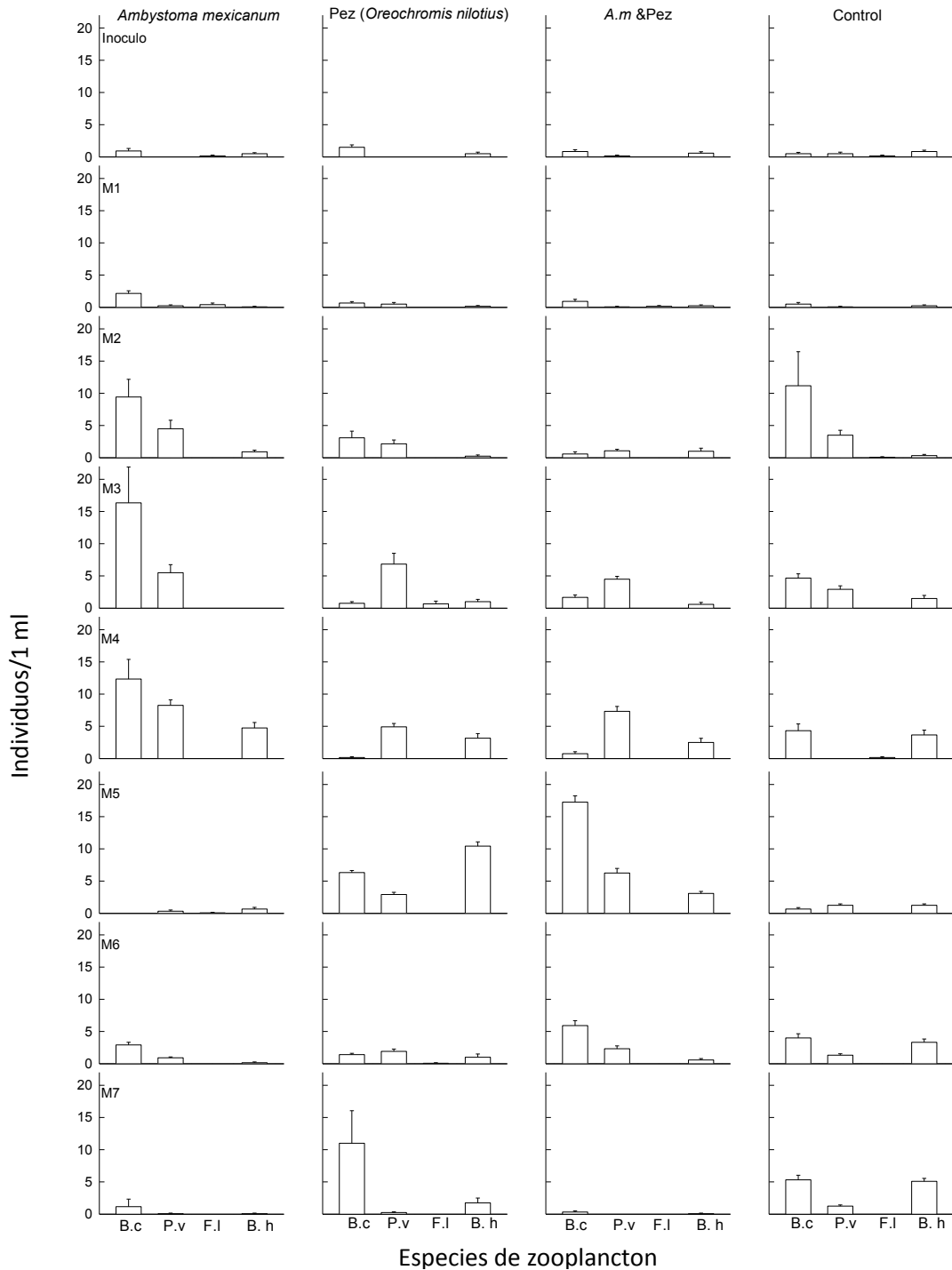


Figura 6: Rotíferos con estructuras de defensa presentes en 4 tratamientos de mesocosmos con depredadores (*Ambystoma mexicanum*, *Oreochromis niloticus* (pez) y combinación de A.m vs O. n) y control S/depredador por un periodo de cuatro semanas: B.c: *Brachionus calyciflorus*; P.v: *Polyarthra vulgaris*; F.l: *Filinia longiseta*; B.h: *Brachionus havanaensis*

Las especies de rotíferos con estructuras de defensa (RED) presentes son: *Brachionus calyciflorus*, *Polyarthra vulgaris*, *Filinia longiseta*, *Brachionus havanaensis*. Estas especies presentan espinas o filamentos que evitan su consumo (fig. 7, 8, 9 y 10). En el análisis de la inoculación de los mesocosmos se aprecia una presencia similar para los cuatro tratamientos. En el segundo muestreo se observa que empieza a mostrarse una tendencia de presencia y ausencia de las especies de RED dependiendo del tratamiento (fig. 6). El tratamiento con el depredador *A. mexicanum* al final del experimento muestra una presencia de RED muy baja. El tratamiento (mesocosmos) con el depredador *O. niloticus* muestra una mayor presencia de *Brachionus calyciflorus*. El tratamiento que registro la más baja presencia de RED fue el que contenía los dos depredadores. Estos resultados antes mencionados se pueden comparar en la presencia y ausencia de las presas (RED) con los depredadores a estudiar, con el control que muestra una tendencia aumento en la presencia de las especies de RED (fig.6).

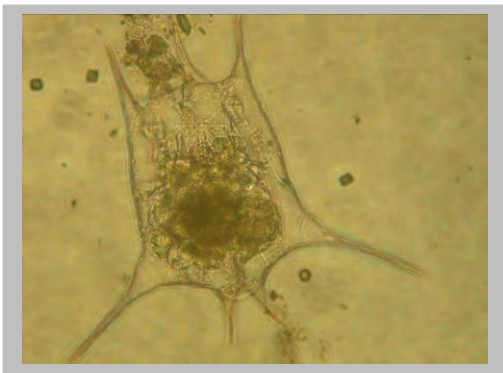


Figura 7. *Brachionus calyciflorus*

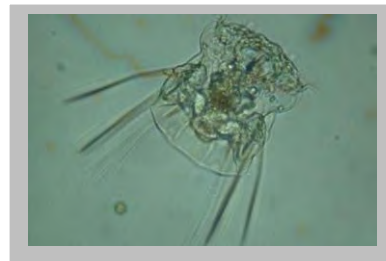


Figura 8. *Polyarthra vulgaris*

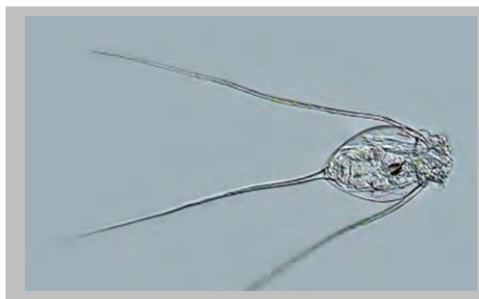


Figura 9. *Filinia longiseta*



Figura 10. *Brachionus havanaensis*

En la figura 11 podemos observar que tenemos efectos en las especies RED, la especie A) Rotífero *Brachionus calyciflorus* del inóculo, especie B) rotífero *B. calyciflorus* del último muestreo del mismo mesocosmos que la especie A. Se observa un desarrollo de las espinas posteriores.

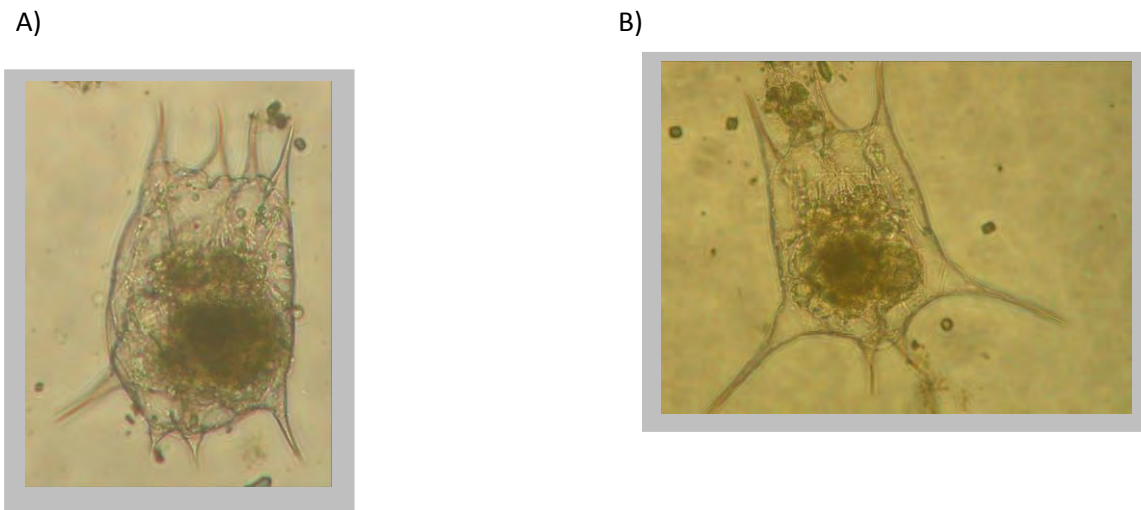


Figura 11. *Brachionus calyciflorus* desarrollando estructuras de defensa: A) *B. calyciflorus* presente antes de la inoculación de los depredadores; B) *B. calyciflorus* desarrollando espinas posteriores y anteriores al final de los experimentos

Presencia y ausencia de rotíferos de 100-250  $\mu\text{m}$  en los mesocosmos

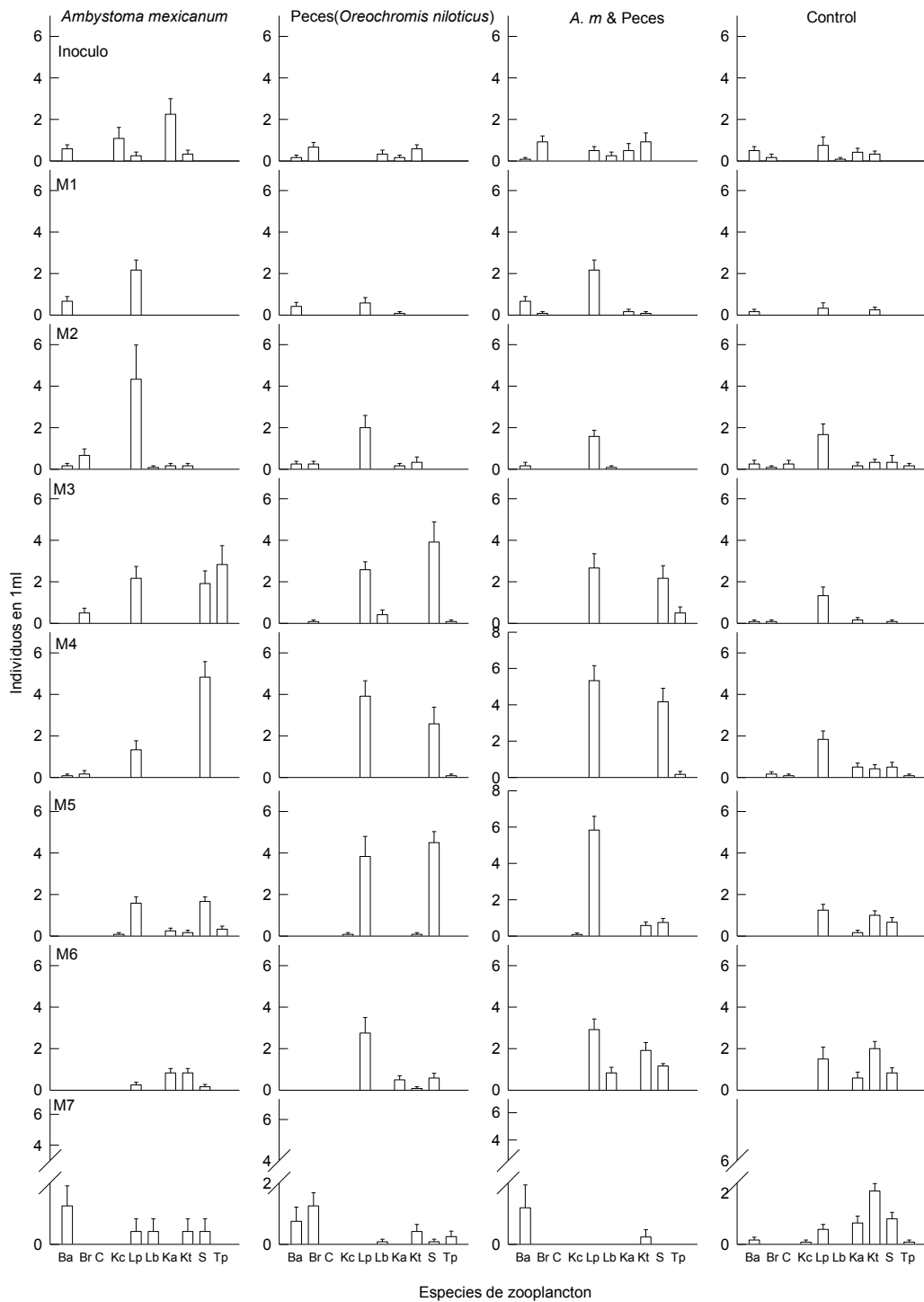


Figura 12: Rotíferos de tamaño de 100-250  $\mu\text{m}$  presentes en 4 tratamientos de mesocosmos con depredadores (*Ambystoma mexicanum*, *Oreochromis niloticus* (pez) y combinación de A.m vs O. n) y control S/depredador por un periodo de cuatro semanas: B.a: *Brachionus angularis*; B.r: *B. rubens*; C: *Cephalodella sp*; K.c: *Keratella cochlearis*; L.p: *Lepadella patella*; L.b: *Lecane unguitata*; K.a: *Keratella americana*; K.t: *Keratella tropica*; S: *Synchaeta sp*; y T.p: *Testudinella patina*.



La figura 12 muestra una presencia de rotíferos con tallas entre 100- 250  $\mu\text{m}$  (R1), las especies de R1 presentes son: *Brachionus angularis* (fig. 13), *B. rubens* (fig. 14), *Cephalodella sp* (fig. 15), *Keratella cochlearis* (fig. 16), *Lepadella patella* (fig. 17), *Lecane unguitata* (fig. 18), *Keratella americana* (fig. 19), *Keratella tropica* (fig. 20), *Synchaeta sp* (fig. 21) y *Testudinella patina* (fig. 22). En la primer fila se observa el inoculo donde la proporción de especies es similar para los 4 tratamientos (mesocosmos). Todo el proceso de experimentación mantuvo una presencia baja de cada especie, sin embargo la especie con mayor presencia fue *Lepadella patella* (fig. 17). A partir del sexto muestreo se registraron las presencia de las especies más bajas, en el séptimo muestreo se observa la menor presencia de especies en los mesocosmos conteniendo los dos depredadores, el control mantuvo una presencia por debajo de los mesocosmos conteniendo un depredador (*A. mexicanum* o *O. niloticus*). Los mesocosmos de *A. mexicanum* al final del experimento tuvo una presencia de especies mayor que los mesocosmos con el depredador Pez (ver figura 12).



Figura 13. *Brachionus angularis*



Figura 14. *Brachionus rubens*

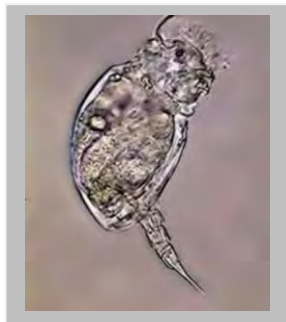


Figura 15. *Cephalodella sp*



Figura 16. *Keratella cochlearis*



Figura 17. *Lepadella patella*

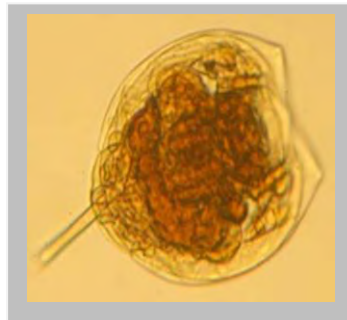


Figura 18. *Lecane unguitata*



Figura 19. *Keratella americana*

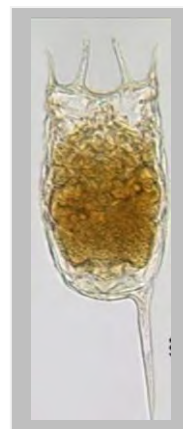


Figura 20. *Keratella tropica*



Figura 21. *Synchaeta sp*

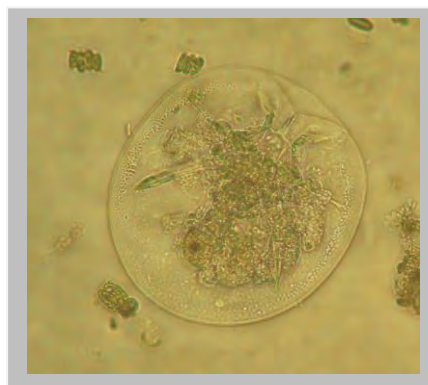


Figura 22. *Testudinella patina*

Presencia y ausencia de Rotíferos 251-300 µm en los mesocosmos

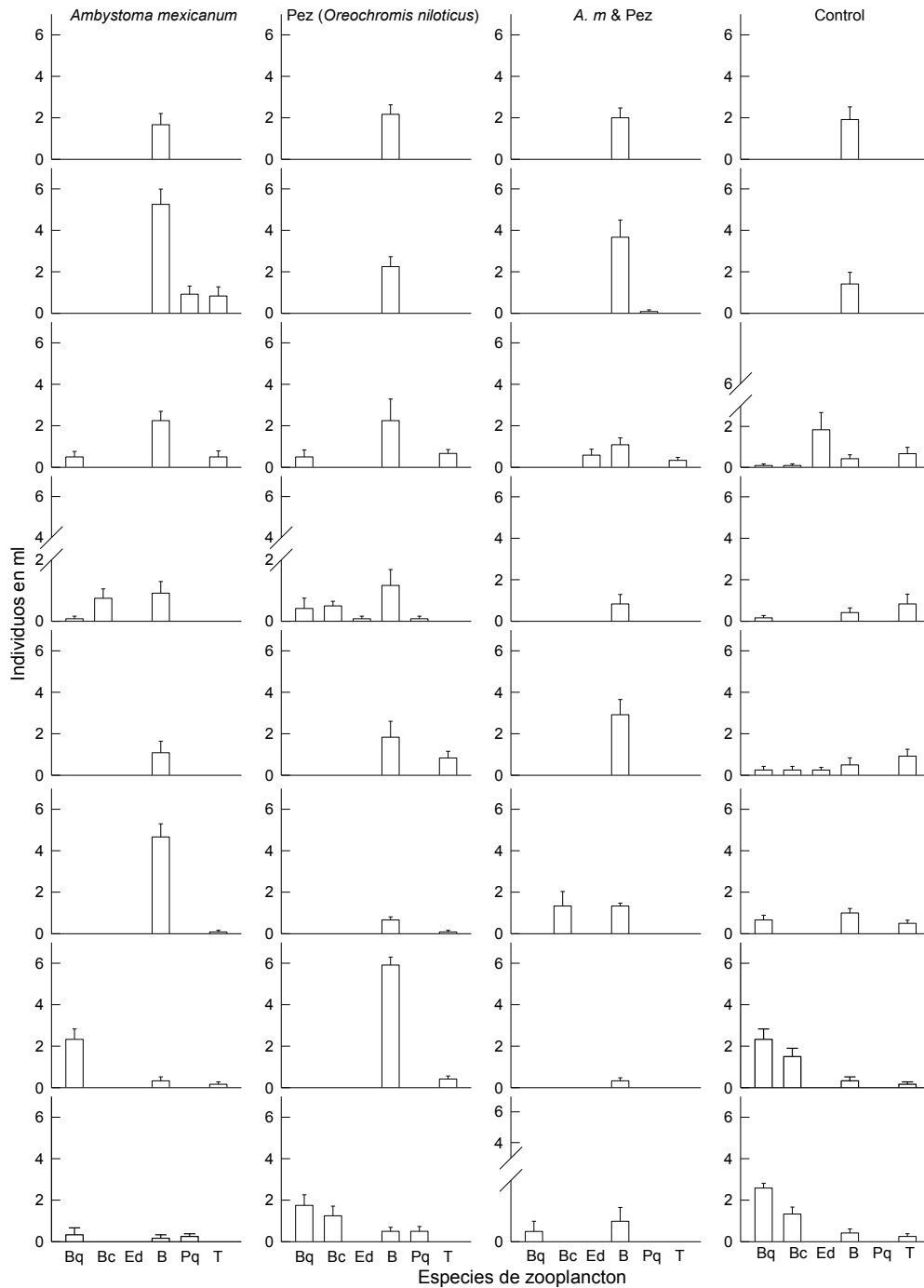


Figura 23: Rotíferos de tamaño de 251-300 µm presentes en 4 tratamientos de mesocosmos con depredadores (*Ambystoma mexicanum*, *Oreochromis niloticus* (pez) y combinación de *A.m* vs *O. n*) y control S/depredador por un periodo de cuatro semanas: B.q: *Brachionus quadridentatus*; B.c: *B. caudatus*; Ed: *Euchlanis dilatata*; B: *Bdelloidea*; P.q: *Platytia quadricornis*; T: *Trichocerca sp*

En los mesocosmos se pudieron apreciar rotíferos de entre 251-300  $\mu\text{m}$  (R2), como son *Brachionus quadridentatus* (fig.24), *Brachionus caudatus* (fig.25), *Euclanis dilatata* (fig.26), *Bdelloide* (fig.27), *Platytias quadricornis* (fig.28) y *Trichocerca sp.* (fig.29), como lo muestra la figura 23. Este grupo de rotíferos no fue tan presente en el análisis de los mesocosmos después de inocularlos. Se observa que la especie que domino en presencia en los cuatro tratamientos (mesocosmos) durante cuatro semanas fue *Bdelloide* (fig.27). El tratamiento con dos depredadores diferentes (*A.m* y *O.n*) presento menos especies (dos especies) que los tratamientos con un solo depredador, aunque con un número mayor de individuos por especie (2.5 ind/ml). Entre los tratamientos con un depredador, los que contenían al anfibio (*A. mexicanum*) presento 3 especies de R2 con una baja presencia (0.2 ind/ml) al final del experimento. Los mesocosmos con el depredador pez (*O. n*) tuvo una presencia al final de cuatro especies con un valor de 2.2 ind/ml de *B. quadridentatus* (fig.24).

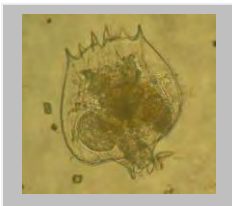


Figura 24. *Brachionus quadridentatus*

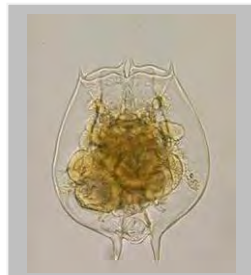


Figura 25. *Brachionus caudatus*



Figura 26. *Euclanis dilatata*



Figura 27. *Bdelloide*



Figura 28. *Platytias quadricornis*



Figura 29. *Trichocerca similis*

Presencia y ausencia de rotíferos depredadores en los mesocosmos

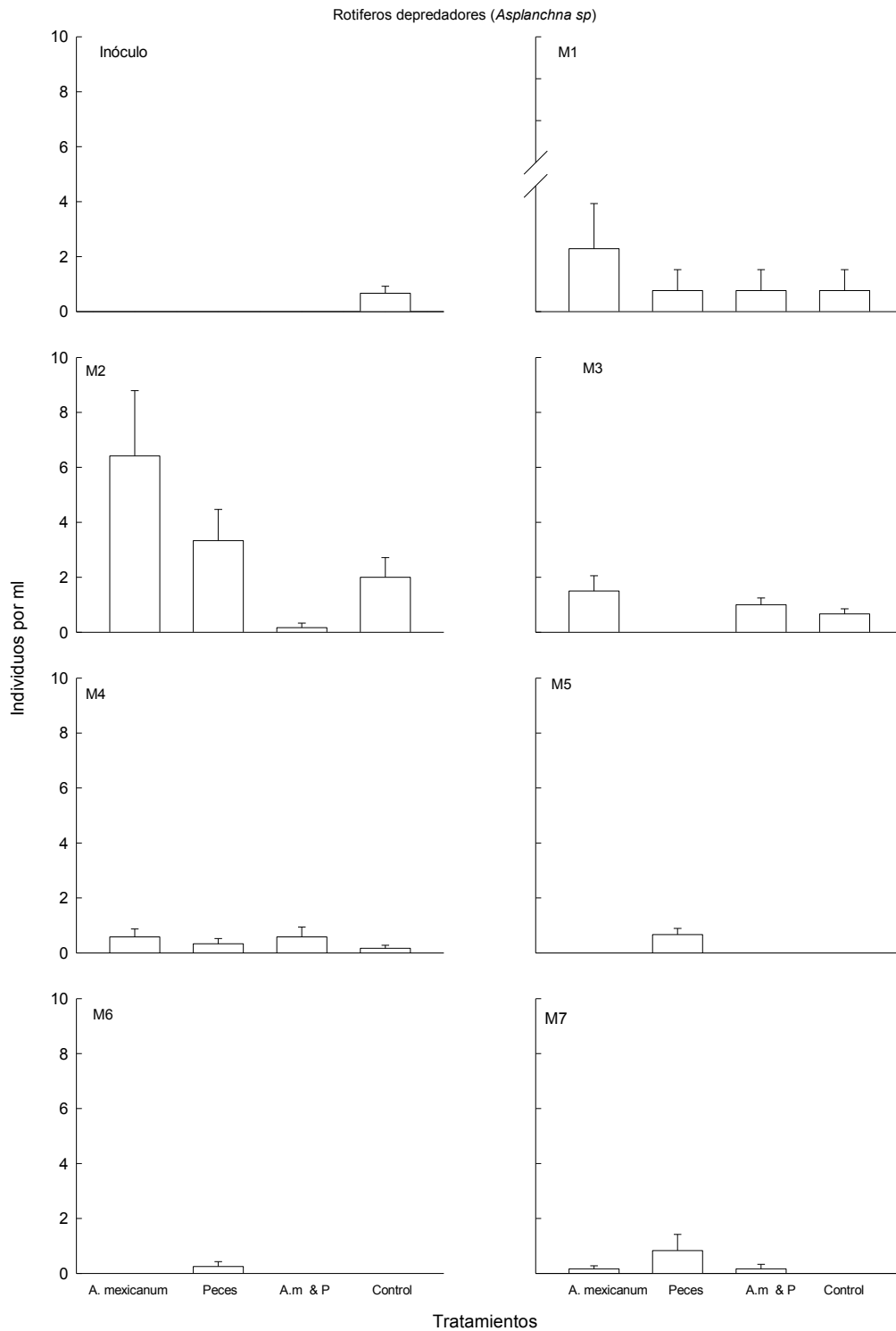


Figura 30: Rotífero depredador (*Asplanchna sp.*) presente en 4 tratamientos de mesocosmos con depredadores (*Ambystoma mexicanum*, *Oreochromis niloticus* (pez) y combinación de *A.m* vs *O. n*) y control S/depredador por un periodo de cuatro semanas.

En la figura 30 se observa el impacto que tuvieron los depredadores como punto de estudio sobre los rotíferos depredadores (RD) presentes en los mesocosmos, principalmente *Asplanchna sp* (fig.31). El análisis en el inoculo muestra una baja presencia de RD aleatoriamente en los cuatro tratamientos. Desde el muestreo uno al tercer muestreo se observa un aumento de las poblaciones (6 ind/ml) de RD en los mesocosmos, a partir del cuarto muestreo la presencia de RD disminuye hasta 0.4 ind/ml. Al final del experimento se observa que los tratamientos donde se encuentra el depredador *A. mexicanum* solo y en combinación con el depredador pez tiene una presencia muy baja de 0.1ind/ml de RD.



Figura 31. *Asplanchna sp.*

Presencia y ausencia de Copepodos en los mesocosmos

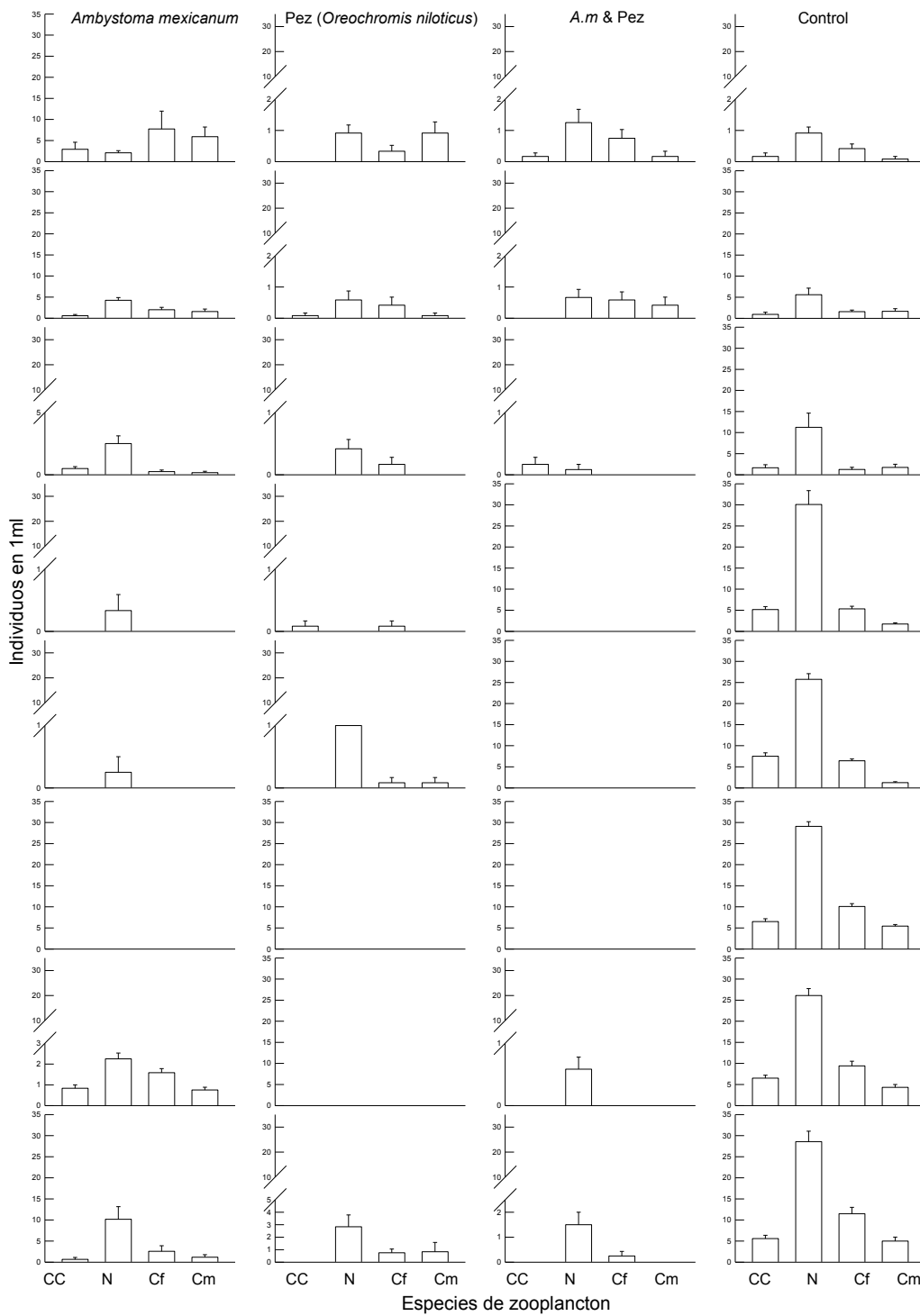


Figura 32: Copépodos presentes en 4 tratamientos de mesocosmos con depredadores (*A. mexicanum*, *O. niloticus* (pez) y combinación de (*A.m* vs *O. n*) y control S/depredador por un periodo de cuatro semanas: CC: *Copepodito cyclopoide*; N: *Nauplio*; Cf: *Cyclopoide* ♀; Cm: *Cyclopoide* ♂

Se observa en la figura 32 la presencia de copépodos (Cyclopoide ♀♂, copepodito y nauplio (ver figuras 33, 34, 35 y 36). Desde el inoculo en los mesocosmos hasta el segundo muestreo se observa una presencia de copépodos considerablemente alta (10 ind/ml). Los mesocosmos que contenían los dos depredadores muestran la presencia más baja de copépodos en número de especies (2) y en número de individuos por especie (0.2ind/ml). Entre los dos depredadores se observa significativamente más presencia de copépodos en los mesocosmos de *A. mexicanum* (10 ind/ml de nauplios).



Figura 33. Cyclopoide ♀



Figura 34. Cyclopoide ♂



Figura 35. Copepodito (1-6)



Figura 36. Nauplio



Presencia y ausencia de Ostrácodos en los mesocosmos

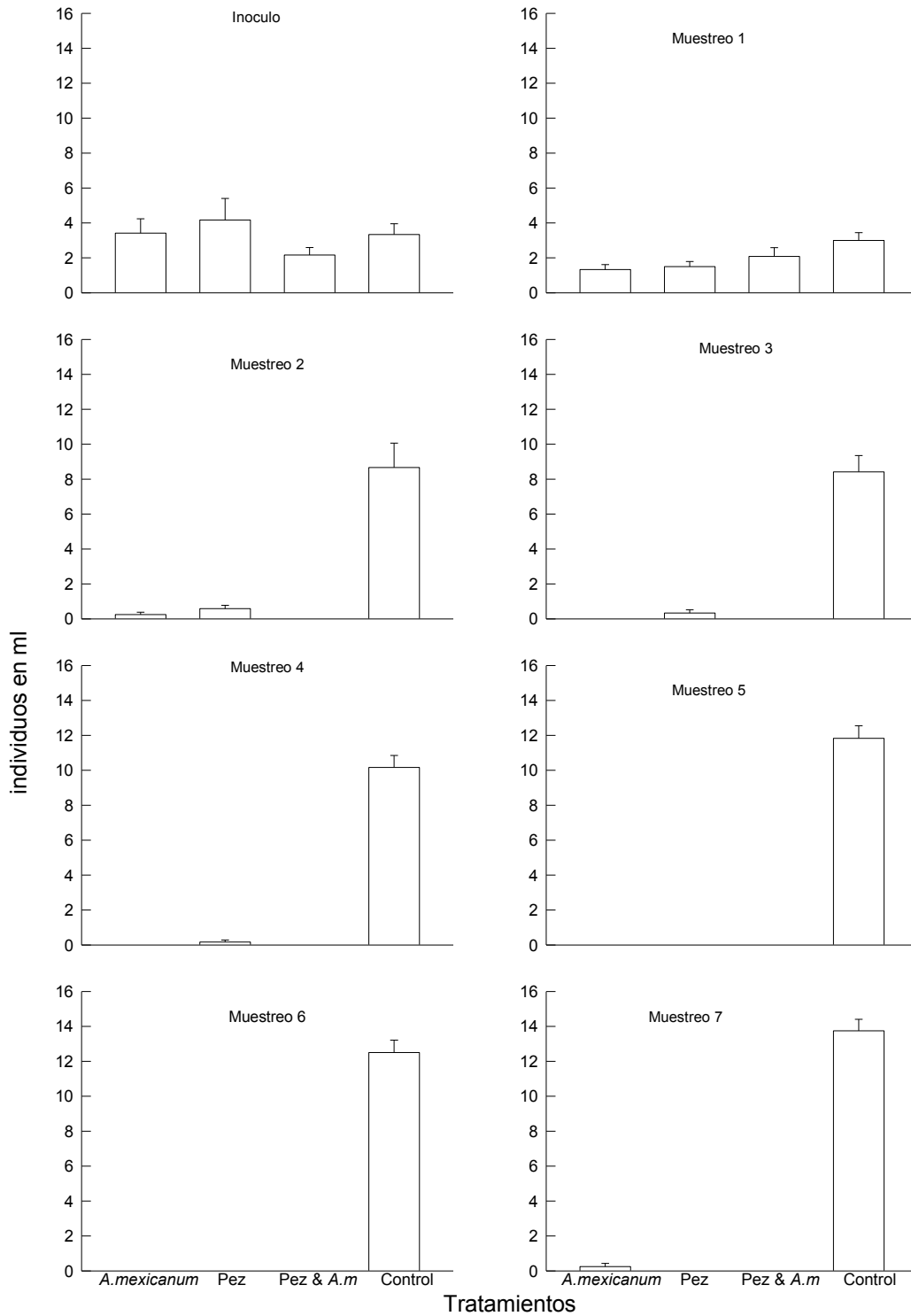


Figura 37: Ostracodo (*Heterocypris incongruens*) presente en 4 tratamientos de mesocosmos con depredadores (*Ambystoma mexicanum*, *Oreochromys niloticus* (pez) y combinación de *A.m* vs *O. n*) y control S/depredador por un periodo de cuatro semanas.

Los mesocosmos muestran una presencia significativamente alta de *Heterocypris incongruens* (fig. 38) en el análisis del inóculo. Los tratamientos con depredadores (*A.mexicanum*, *O.niloticus* y *A.mexicanum* vs *O.niloticus*) disminuyeron abruptamente a partir del segundo muestreo, principalmente en los mesocosmos con los dos depredadores donde no se registró ninguna presencia de ostrácodos. Los tratamientos con el anfibio *A. mexicanum* no presentaron ostrácodos en el tercer muestreo (M3) y los tratamientos con el pez *O. n* fueron hasta el quinto muestreo donde no presentaron individuos de ostrácodos, así mismo no se presentaron individuos de ostrácodos en los tratamientos con depredadores hasta el final del experimento, aleatoriamente se observó un incremento de la población de ostrácodos en el control de 4 a 10 ind/ml (figura 37).



Figura 38. *Heterocypris incongruens*

Presencia y ausencia Cladóceros en los mesocosmos

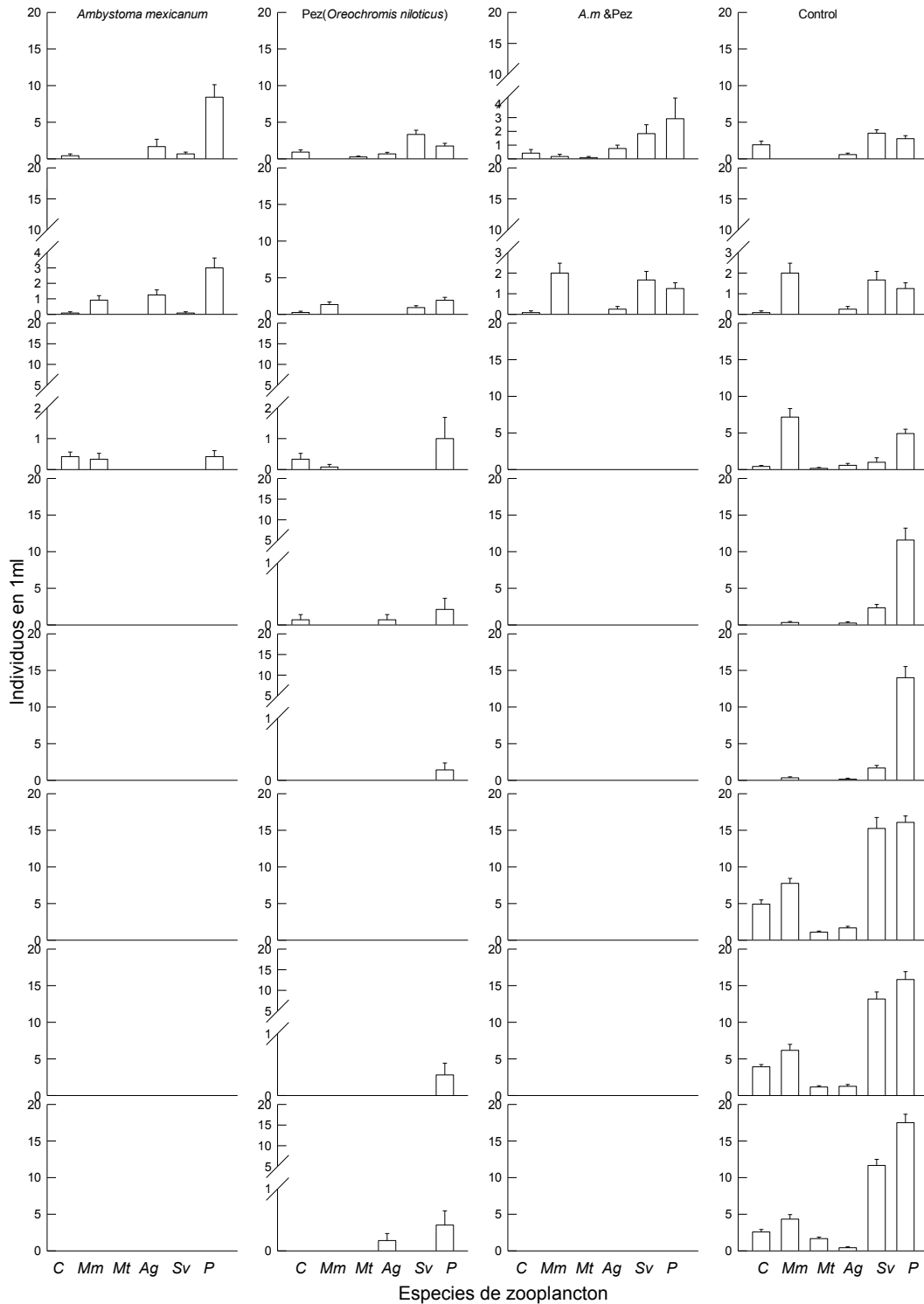
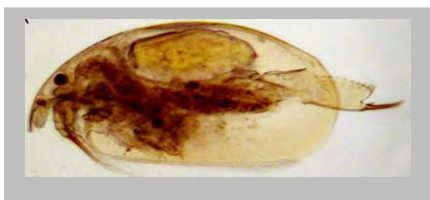
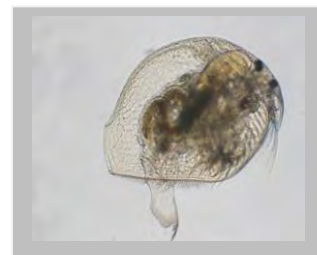


Figura 39: Cladóceros presentes en 4 tratamientos de mesocosmos con depredadores (*Ambystoma mexicanum*, *Oreochromys niloticus* (pez) y combinación de (*A.m* vs *O. n*) y control S/depredador por un periodo de cuatro semanas: C: *Ceriodaphnia*; Mm: *Moina macrocopa*; Mt: *Macrothrix triserialis*; Ag: *Alona glabra*; Sv: *Simocephalus vetulus*; P: *Pleuroxus*.

Se encontraron 6 especies de cladóceros: *Ceriodaphnia dubia* (fig.40), *Moina macrocopa* (fig.41), *Macrothrix triserialis* (fig.42), *Alona glabra* (fig.43), *Simocephalus vetulus* (fig.44) y *Pleuroxus sp* (fig.45). El grupo de los cladóceros es el más influenciado en presencia dentro de los mesocosmos. En el análisis de los mesocosmos después de inocularlos se observa una presencia aleatoria en los cuatro tratamientos. A partir del segundo muestreo se observa ausencia total del grupo de cladóceros en los mesocosmos conteniendo los dos depredadores. La ausencia de cladóceros en el tratamiento con *A. mexicanum* se registró en el tercer muestreo. La ausencia de cladóceros en el tratamiento de *O. niloticus* se registró en el quinto muestreo (figura 39).

Figura 40. *Ceriodaphnia dubia*Figura 41. *Moina macrocopa*Figura 42. *Macrothrix triserialis*Figura 43. *Alona glabra*Figura 44. *Simocephalus vetulus*Figura 45. *Pleuroxus sp.*

### Diversidad de Shannon Wiener en lo mesocosmos

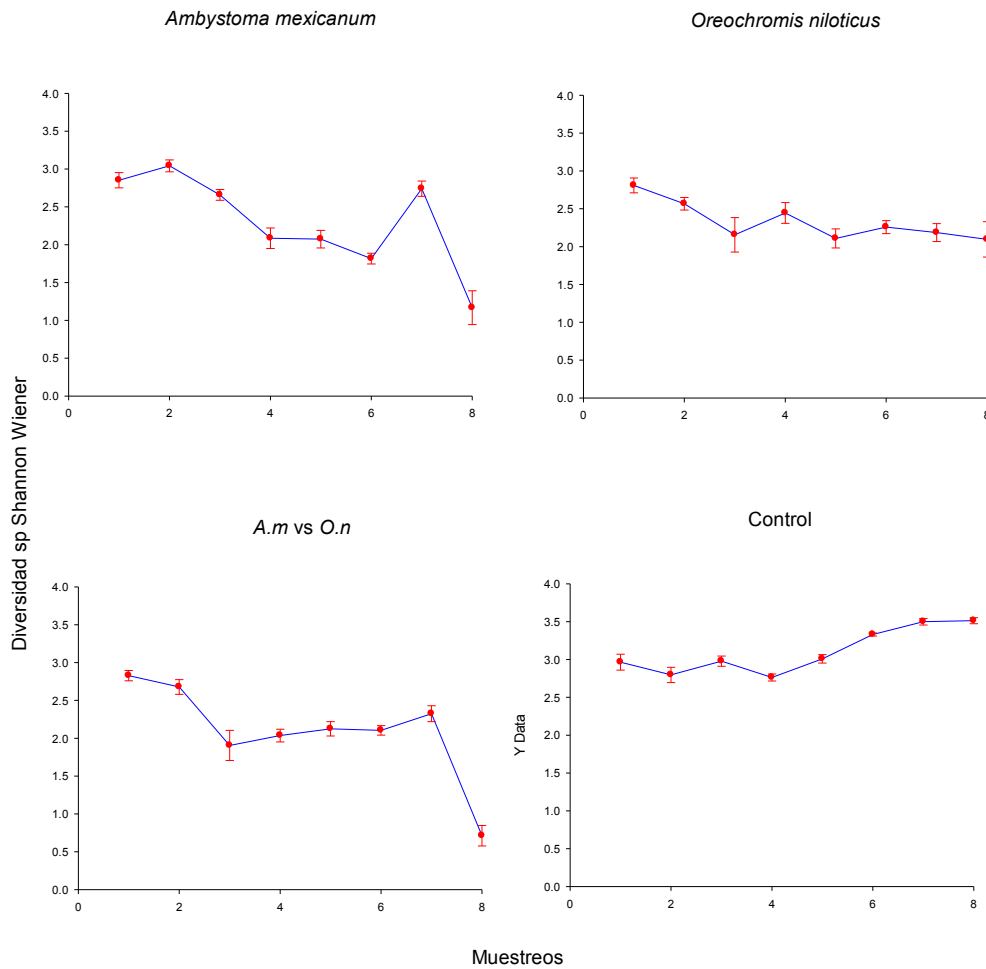
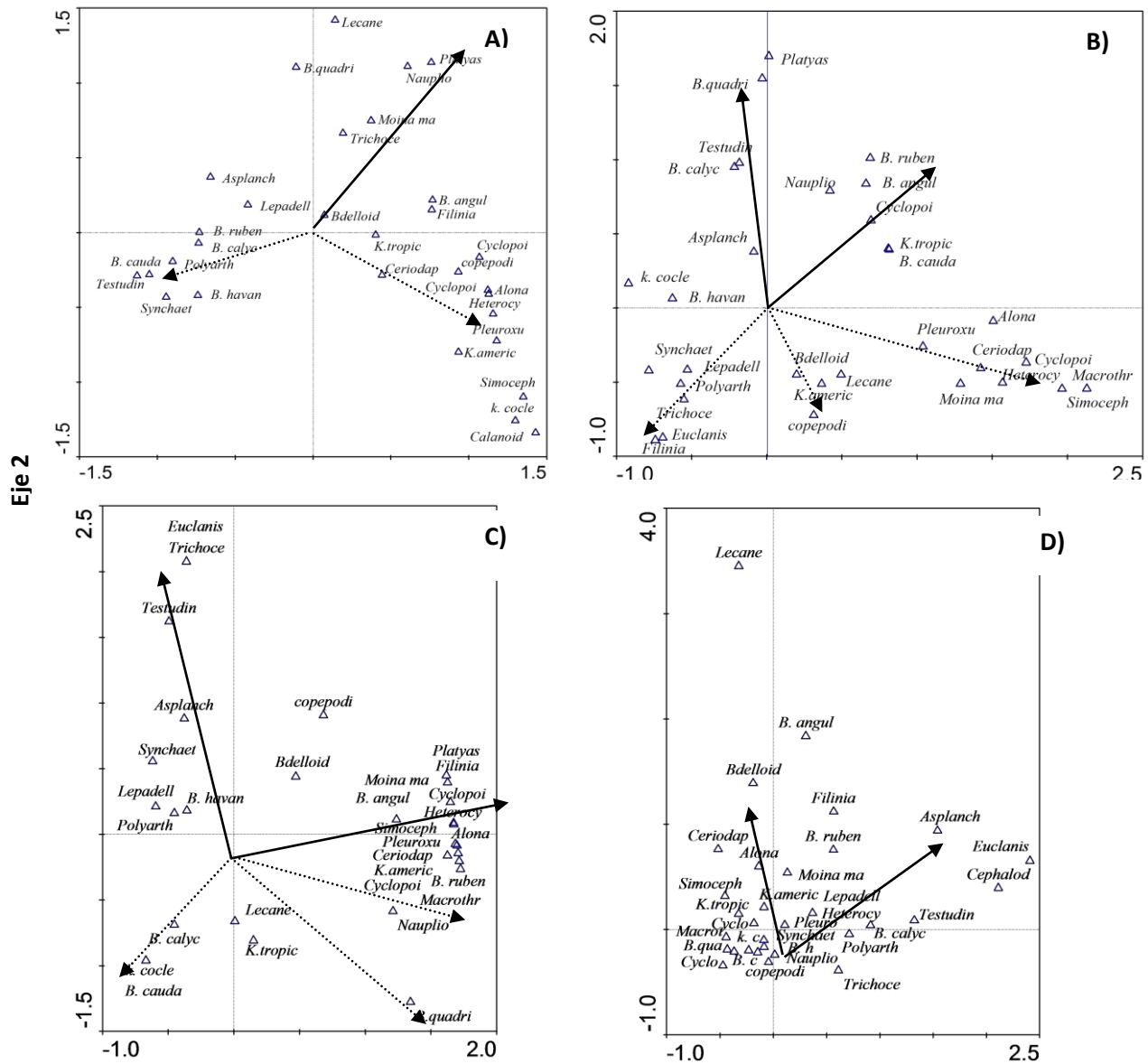


Figura 46: Diversidad Shannon Wiener en el zooplancton (Rotíferos, copépodos, ostrácodos y cladóceros) presentes en los cuatro tratamientos (mesocosmos) *Ambystoma mexicanum* (anfibio), *Oreochromis niloticus* (Pez), A.m vs O.n y control.

La figura 46 muestra la diversidad en total de las especies de zooplancton por tratamiento. Las gráficas con los depredadores tienen una tendencia a disminuir la diversidad. En cuanto a los depredadores se observa que *A. mexicanum* disminuye más su diversidad de presas. Las gráficas de peces muestran una disminución en la diversidad de las presas muy baja. Los tratamientos que contienen a los depredadores juntos al final del experimento fue más marcada la disminución de la diversidad de zooplancton. En comparación con lo antes mencionado el control muestra un aumento en las poblaciones de los diferentes grupos de zooplancton.

**Análisis de CANOCO sobre las especies de zooplancton y zoobentos.**



**Eje 1**

Figura 47. Ordenación canónica (análisis de la redundancia) de las abundancias de las especies con respecto a los tratamientos, mesocosmos: A) Presencia de especie endémica *Ambystoma mexicanum*; B) Presencia de especie introducida *Oreochromis niloticus*; C) Presencia de las dos especies, introducida y endémica; D) Sin depredadores. Las variables de respuesta son las densidades medias de los 33 taxones localizados en los mesocosmos con cuatro repeticiones. Sólo la dispersión, los depredadores, y su interacción contribuyeron significativamente al ajuste del modelo por un criterio de selección hacia delante fundamentada en simulaciones de Monte Carlo 999 (tabla 1). Sólo las especies que fueron más correlacionados con los ejes de tratamiento se muestran.

---

Los depredadores tienen dos efectos, independientes e interactivos, sobre la composición de la estructura del zooplancton dentro de los mesocosmos. En el análisis de ordenación canónica (fig. 47) se observa que la variación en la abundancia de especies entre los tratamientos se asoció con la presencia de los depredadores estudiados (*A. mexicanum* y *O. niloticus*), así como su interacción con el zooplancton presente en los mesocosmos (tabla 1). La figura 47 muestra las relaciones entre las especies y los tratamientos.

Para determinar la respuesta de las especies a un tratamiento experimental del proyecto, depende de la posición de la especie en la perpendicular de la ordenación del espacio a los ejes de tratamiento en el espacio positivo, mientras que las líneas de puntos muestran el espacio negativo. La dirección de la flecha continua indica el aumento en los valores positivos a lo largo del tratamiento. Las especies que tienen posiciones positivas fueron más abundantes en la presencia del factor experimental, mientras que las especies con posiciones negativas fueron menos abundantes. Por ejemplo, se observa en la figura 47-A de los experimentos con el depredador endémico (*A. mexicanum*) muestra una respuesta positiva para los rotíferos *Platyias quadricornis* y *Lecane unguitata*. En la figura 47-B el experimento que contiene el depredador introducido (Tilapia) una respuesta positiva sobre los rotíferos en especial *Brachionus rubens* y *Brachionus angularis*, así mismo se observa una respuesta positiva por los copépodos Cyclopoideo. En cuando a los experimentos donde se encontraban los dos depredadores el efecto positivo de las especies fue menor principalmente para los rotíferos *P. quadricornis* y *Filinia Longiseta* (figura 47-C). La figura 47-D muestra los resultados del control sin depredadores, observando una reacción positiva para un mayor número de especies por ejemplo *Heterocypris incongruens* especie con efectos

negativos en los experimentos con depredadores (47-A, B, C), y en el control muestra una respuesta positiva.

Las longitudes en las posiciones de las especies en las gráficas indican la fuerza de la relación entre la variable independiente y los datos de las especies. Las especies que se encuentran más lejos del origen responden con más fuerza a la influencia de los depredadores que las especies más cercanas al origen. Por ejemplo, en los experimentos con el depredador introducido (Tilapia) *Euchlanis dilatata* tiene una posición más lejana (positiva) en comparación con *Polyarthra vulgaris* (fig. 47-B); en el caso de la respuesta que tiene *A. mexicanum* sobre las especies es mayor (positiva) sobre *Asplanchna sp* observando la distancia del eje en la gráfica (47-A), comparando *Lepadella patella* aunque su efecto es positivo tiene una distancia al eje menor; la figura 47-C muestra las respuestas sobre las especies en presencia de dos depredadores sp introducida (Tilapia) y sp endémica (*A. mexicanum*) donde tiene mayor valor positivo *E. dilatata* con respecto a la distancia al eje. Los ángulos entre los ejes de las especies y los ejes de ordenación (eje 1 y 2) indican que tan correlacionados están las especies con los tratamientos. En general en la figura 47-A, B, C, se observa resultados positivos por especies de tallas menores como los rotíferos o velocidad de nado mayor a 80 mm/s como los copépodos. Las especies con resultados negativos son las especies con tallas medianas y mayores como los microcrustaceos.



## Discusión

---

Al examinar los efectos de tilapia sobre la estructura del zooplancton en el Lago de Xochimilco y la competencia por el alimento con *Ambystoma mexicanum*, se demostró que tilapia tiene un efecto de invasión depredadora sobre las comunidades dependiendo de la identidad y los hábitos alimenticios de las especies depredadoras nativas en este caso los Ajolotes que han sido desplazados. La invasión de los depredadores exóticos tienen grandes efectos, principalmente estructurando diferentes comunidades presa (Beisner et al., 2003).

La detección de los depredadores por parte de las presas está regida por el factor olor como lo menciona Beisner y colaboradores en el 2003 donde estudiaron el efecto que tiene en la comunidad zooplanctónica la introducción de un pez depredador. Ellos determinaron que el pez introducido tenía un olor no perceptible por las presas lo que le facilitaba acercarse y capturar. Con respecto a los datos de este trabajo, el efecto de la depredación fue más marcado en los mesocosmos contenientes a los depredadores introducidos (Tilapia) cual implica que el olor o mejor dicho las caimomas que desprenden las Tilapias son mayormente perceptibles por el zooplancton.

Las diferencias en las respuestas del zooplancton a la reducción de la depredación se vieron influenciadas principalmente por el tamaño de las distintas especies. Se ha documentado que el zooplancton de tallas grandes es más depredado, por su fácil detección y su aporte de nutrientes (Iglesias et al., 2011), el papel clave de un cuerpo grande como el de los cladóceros los hace ser presas vulnerables como lo han demostrado (Leibold, 1989; Mazumder, 1994; Cottingham & Schindler, 2000).

El impacto de la depredación sobre los rotíferos y copépodos es menor que la encontrada en los demás taxones, lo que indica que detectan más fácilmente a los depredadores como lo son Tilapia y *A. mexicanum*.

El resultado más llamativo en los mesocosmos conteniendo los dos depredadores, *A. mexicanum* depredador endémico y *O. niloticus* depredador introducido, fue la influencia en la estructura de las comunidades zooplanctónicas con respecto al control donde no se tenía presencia de ningún depredador o donde se tenía alguno de los dos depredadores sin la presencia del otro. Este resultado ilustra el papel que tienen las dos especies zooplanctívoras en la estructuración de las comunidades de zooplancton (por ejemplo, Hrbacek et al., 1961.; Brooks & Dodson, 1965; Mills & Schiavone, 1982) y la magnitud del efecto que una sola especie zooplanctívora puede tener. Las comunidades de zooplancton tanto de los mesocosmos conteniendo *A. mexicanum* ó las tilapias y ambas especies después de la invasión fueron dominados por los rotíferos y los copépodos (principalmente el rotífero *Brachionus calyciflorus*). La velocidad a la que los depredadores cambiaron la estructura de la comunidad de zooplancton en los mesocosmos, se estima alrededor de cuatro semanas a partir de la inoculación (fig. 6, 12, 23, 30, 32, 37 y 39). El desplazamiento más rápido se observa en los mesocosmos conteniendo a las Tilapias y a los dos depredadores, estableciendo la dominación de los rotíferos y los copépodos. Todos estos patrones sugieren fuertes efectos de las Tilapias en las comunidades de zooplancton. Similares patrones de convergencia inducida por la invasión de especies a través de paisajes se han observado en otros sistemas (Johnson et al., 2008).

Con los resultados que se muestran en este estudio se comprueba que las interacciones competitivas entre las especies pueden ser alteradas por la introducción de especies exóticas (Ma

---

- ck et al., 2000). La composición de las comunidades de zooplancton cambia de una manera direccional hacia una posición dominante por rotíferos y copépodos en los mesocosmos. Tales cambios por la invasión tienen diferentes razones. Por ejemplo las tilapias tienen una tolerancia muy amplia a factores fisicoquímicos como a la temperatura por lo que les facilita el moverse a lo largo y ancho de la columna de agua de día y de noche (Evans & Loftus, 1987), originando una mayor vulnerabilidad por taxones de tallas grandes como los ostrácodos y cladóceros a la depredación, liberando así a los rotíferos y copépodos. Estudios como el de Spinelli et al., en 2012 observaron que con la presencia de un pez planctívoro aumentaron las poblaciones de los ciclópoides. Los copépodos ciclópoides tienen una ventaja competitiva sobre otros grupos del zooplancton porque tienen una alimentación omnívora, hábito que les permite obtener energía a partir micro-ramoneadores así como de fitoplancton (Adrian & Frost, 1993; Hansen & Hairston, 1998).

Usando el análisis de diversidad de Shannon-Wiener (figura 46) para observar el cambio en las comunidades de zooplancton antes y después de la introducción de los depredadores a lo largo de 4 semanas, la invasión reveló un efecto sobre los grupos de zooplancton. Esto sugiere que, a largo plazo la estructura de la comunidad acuática tanto zooplancton como zoobentos tiene un cambio ejercido por los depredadores aunque es más marcado por los depredadores introducidos (Tilapia). Se observó una respuesta diferente en la diversidad de especies para cada tratamiento, principalmente la diversidad de especies disminuyó con la presencia de depredadores (fig. 46). Numerosos estudios han demostrado que la diversidad de especies está ligada con la presencia de depredadores (Finke & Denno, 2005). Otros estudios indican una disminución de la diversidad de especies con aumentando de la eutrofización (Chase & Leibold, 2002). La mayoría de los estudios

han reportado una mayor diversidad de microcrustáceo en lagos profundos (Hessen et al., 2006), que puede ser explicado por la mayor heterogeneidad (Kruk et al., 2009) y la más baja depredación de peces (Jeppesen et al., 2000).

En nuestro estudio, en un Lago de poca profundidad, la profundidad del lago contribuyo significativamente en la variación de la diversidad de especies de zooplancton en presencia de depredadores. En los resultados observamos un mayor número de especies de rotíferos que de microcrustáceos (tabla 1). La mayor sensibilidad del zooplancton a la profundidad del lago de Xochimilco puede reflejar el hecho de que las especies de rotíferos, a diferencia de la mayoría de los microcrustáceos, se han adaptado a la vida del hipolimnion pobre en oxígeno (Jeppesen et al., 2000), lo que implica que la abundancia de especies es probablemente mayor en un lago estratificado que en uno no estratificado.

En el Lago de Xochimilco la introducción de especies en especial de *O. niloticus* está provocando la convergencia en las presas. Juntos, ellos muestran que la invasión de especies puede conducir a la homogeneización de la estructura de la comunidad (Mack et al., 2000), no sólo por la extensión de los invasores, sino también a través de los efectos directos e indirectos de los invasores en otras especies en la comunidad como es el caso de *A. mexicanum*. Este estudio de mesocosmos también muestra que algunas especies planctívoras son ecológicamente equivalente. Grandes cambios en las comunidades de presas se puede esperar cuando las historias de vida y el comportamiento de especies de depredadores exóticos y nativos son similares (Beisner et al., 2003).

Los resultados de los mesocosmos con la ausencia y presencia de depredadores (fig. 6, 12,

---

23, 30, 32, 37 y 39) sugiere que las estrategias para proteger a *A. mexicanum* tiene que estar enfocadas en una combinación en la restauración de los procesos del ecosistema Lago de Xochimilco, previniendo nuevas introducciones, erradicando las poblaciones locales de especies exóticas, y manejo especial del Lago (Moyle & Marchetti, 2006). Se observó que Tilapia altera los regímenes de perturbaciones con los cambios resultantes en los procesos de los mesocosmos. Es evidente que las especies exóticas invasoras pueden alterar los procesos del ecosistema a través de una amplia variedad de mecanismos, sobre una variedad de escalas espaciales y temporales y en un amplio rango de grado de impacto (Ehrenfeld, 2010).

Los depredadores acuáticos introducidos y en especial tilapia afectan a los ecosistemas a través del consumo y también a través de la excreción (Callaway & Ridenour, 2004). Por lo que los depredadores exóticos afectan a los ecosistemas en un efecto de cascada trófica, mediante la eliminación de algún eslabón en la cadena trófica se puede ver afectado el transporte de nutrientes y en consecuencia la depredación diferencial entre los herbívoros y detritívoros (Simberloff, 2011), como se observa en los mesocosmos conteniendo los dos depredadores, los introducidos y los endémicos (ver fig. 46 la gráfica de A.m vs O.n; y ver la figura 47-4-C). La excreción de los animales introducidos es otro factor importante que afecta los ecosistemas, la excreción de tilapia (*O. niloticus*) aumenta en la columna de agua el N y P hasta en un 540%. Esta excreción a través de los cambios en los nutrientes acelera las tasas de descomposición.

Tilapia nada en escuelas (Silva & Rosas, 2012) y en aguas poco profundas (Starling et al., 2002) lo que significa un ambiente idóneo para su exitosa y sobrepoblada sobrevivencia en el Lago de Xochimilco donde sus poblaciones son de 0.093 org/m<sup>2</sup> en comparación con el anfibio endémico *Ambystoma mexicanum* que es de 0.001 org/m<sup>2</sup> (Zambrano et al., 2010); esto produce

---

diferencias fundamentales en los mecanismos por los cuales las especies individuales (en este caso, invasoras o exóticas) alteran la función del ecosistema (Ehrenfeld, 2010). Lo anterior mencionado por Ehrenfeld se corrobora en los resultados que obtuvimos al final de los experimentos de mesocosmos (fig. 46), donde apreciamos un cambio en la estructura del zooplancton y el zoobentos, principalmente por la ausencia de especies de cladóceros y el ostrácodo. Como ya se mencionó las larvas de *O. niloticus* tienen comportamientos bentónicos al igual que *A. mexicanum*, por lo que en la figura 37 observamos una ausencia de presas principalmente bentónicas como es el caso del ostrácodo *H. incongruens*. Chaparro-Herrera y cols (2011) investigaron la respuesta funcional de *A. mexicanum* por presas zooplanctónicas y zoobentónicas presentes en el Lago de Xochimilco, y reportaron un mayor consumo con respecto a la disponibilidad de las presas por los ostrácodos *H. incongruens* así mismo por el cladócero *Moina macrocopa*. Se puede decir que el consumo de *M. macrocopa* está relacionado con el tamaño y movimientos de nado fácil de detectar por los depredadores, así mismo su calidad nutricional es más elevada (Conklin & Provasoli, 1977). Similar al trabajo de Chaparro-Herrera y cols en nuestros resultados observamos una presencia baja o nula por el ostrácodo *H. incongruens* en los mesocosmos (fig. 37).

En la naturaleza encontramos ambientes complejos que actúan en sinergia influyendo en los patrones generales de la biodiversidad como el fondo de los cuerpos de agua (bentos). El bentos se caracteriza por tener ausencia de luz, alteraciones en la temperatura, y escasez de alimentos (Dudgeon et al., 2006). En estos ambientes se originan especies con estructuras y rasgos adaptativos que las exponen a menos estrés del ambiente (Gibert & Deharveng, 2002), como es el caso de los microcrustaceos de la clase ostrácoda (ostrácodos) (Suárez, 2005) y al anfibio *A. me*

---

*xicanum* (Duhon, 1989). Los ostrácodos son abundantes y presentan diferentes tallas (Martens et al., 2008), que van de los 100 a 1000  $\mu\text{m}$  con un intervalo de nado menor a 80 mm/s (Griffiths & Evans, 1991), lo que los hace presa fácil para *A. mexicanum* que son depredadores muy lentos. Los resultados de los mesocosmos que contenían los ajolotes observamos que desde el primer muestreo (4 semanas de vida de los ajolotes) empezaron a bajar las presencias de ostrácodos (figura 37). Al compartir el hábitat los ostrácodos y ajolotes tienen una estrecha relación.

Por otro lado esta característica de los ostrácodos es también una desventaja para los ajolotes, si observamos la figura 37 nos podemos percatar que así como es alimento desde las primeras semanas para los ajolotes lo es también para las tilapias. Los ostrácodos son presa fácil de capturar en las primeras semanas de desarrollo (Chaparro-Herrera, 2007), después de que las larvas de los ajolotes absorben el vitelo que les darán aporte energético en cuanto aprenden a capturar su alimento (Petranka & Kennedy, 1999). En la primera experiencia de captura de las larvas de ajolotes, estas se encuentran débiles y optan por presas que les sean fáciles de capturar. Su opción depredadora también depende de la relación entre el tamaño de la presa y el tamaño de su cavidad bucal (Juanes, 1994), limitación que está determinada por el tamaño máximo de la presa que el depredador puede ingerir, también llamado en inglés “gape limited predator” (GLP) (Zaret, 1980), en pocas palabras como depredadores bentofagos generalmente ingieren presas enteras sin maceración (Vinray, 1979).

Los ajolotes ecológicamente son similares a los peces ya que ocupan dentro de la trama trófica el eslabón de depredadores (Andersen & Elser, 2004), comen a su presa entera, abarcando principalmente especies de cuerpos pequeños, fáciles de capturar y digerir. El número de individuos consumidos está influenciado por el tamaño de su cuerpo, el movimiento de nado, el

---

nivel de hambre del depredador y la densidad de su población (Lindquist & Bachmann, 1980). Los ajolotes en las primeras semanas de vida consumen especies de tamaños pequeños (<500  $\mu\text{m}$ ), mostrando cambios ontogenéticos en la dietas (Chaparro-Herrera, 2007). Los ostrácodos con tallas >1000  $\mu\text{m}$  (Bardwell et al., 2007) las ponen como presas viables para las larvas de los ajolotes en las primeras semanas de su desarrollo (Yurewicz & Wilbu, 2004) ya que presentan el tamaño de cuerpo adecuado a la boca de los ajolotes que va de 300  $\mu\text{m}$  a 3000  $\mu\text{m}$  (Chaparro-Herrera, 2007). Así mismo *A. mexicanum* presenta dientes muy rudimentarios que solo están ideados para capturar el alimento, y no para desgarrarlo o masticarlo (Fenske et al., 1995) por esto su alimento es generalmente tragado entero, por lo que las tallas de ostrácodos que ingiere varían entre 275-1270  $\mu\text{m}$  (Marín, 1984).

El término “GLP” aplicado por Zaret (1980) se observa en el comportamiento depredador de *A. mexicanum*, donde, de la primera a la cuarta semana el tamaño de la boca no excede los 300  $\mu\text{m}$ , en la cual se observan microcrustáceos como *Alona glabra* y *Pleuroxus sp.* de tallas chicas (275-470  $\mu\text{m}$ ) fácilmente adaptables a este tipo de requerimiento (fig. 8). Posteriormente en el periodo de la cuarta a sexta semana las preferencias son inclinadas en su mayoría por individuos de tallas medias, en este periodo el tamaño de la boca de las larvas no sobrepasa las 3000  $\mu\text{m}$ , y el tamaño de las presas oscila entre 750 a 2200  $\mu\text{m}$  (Chaparro-Herrera et al, 2011), como lo podemos apreciar en la figura 8 donde en este periodo se observa una preferencia por *Ceriodaphnia dubia*, *Moina macrocopa* y *Macrothrix triserialis*. Walls (1998) menciona que los depredadores acuáticos en este caso *A. mexicanum* al encontrar presas de tallas grandes reduce la captura de presas más pequeñas. El nivel de saciedad del depredador en lo referente al tamaño de la presa también afecta el éxito de la captura; Gill en 2003 sugiere que la preferencia por presa referente al tamaño



de la boca pueda ser más importante que la especie de presa atacada (Zaret, 1980). Otras especies de *Ambystomas* también muestran mayor preferencia por especies bentónicas como el ostrácodos *Heterocypris incongruens* (Dodson & Dodson, 1971).

Conforme van creciendo las larvas de los ajolotes aumentan sus demandas energéticas cambiando la elección del tamaño de sus presas por unas que tengan mayor contenido energético (Yurewicz & Wilbur, 2004). Hart y Gill (1992), así como Juanes (1994), coinciden al decir en sus respectivos estudios que los depredadores acuáticos, en términos energéticos seleccionan a su presa por el aporte de energía más alto que puedan tener. *A. mexicanum* se inclina por un alimento que proporciona más energía e invirtiendo poca energía para su captura por ello prefiere a los microcrustáceos (fig. 47). Ahora bien, *A. mexicanum* presenta metamorfosis en el estado larvario, este proceso limita su capacidad en la captura de presas, ya que enfoca su energía en la metamorfosis y no en la captura de estas (Balsai & Lewbart, 1994). Se ha observado que el tamaño de la presa da una probabilidad de éxito en su captura, ya que reduce la inversión en especies grandes por especies pequeñas (Gill & Lauder, 1994; Juanes, 1994). Un factor que se debe tomar en cuenta es la disponibilidad o escases de las presas, si no se tiene otra opción hablando en cuestiones nutricionales, cambiando su dieta por la especie más disponible.

El tipo de la dieta de especies endémicas acuáticas cambia cuando se enfrentan a una fuerte presión en su medio como lo es la competencia por el recurso con especies introducidas, optando por presas bentónicas como los ostrácodos en el caso de los ajolotes (fig. 37) (Eagles-Smith et al., 2008). Se ha documentado que los ostrácodos no son presas que aporte una gran cantidad y calidad de nutrientes debido a las estructuras que presentan ya que evitan su digestión por parte del depredador (Vinyard, 1979). Las altas tasas de ingestión y el paso rápido por el tracto

---

digestivo dan como resultado un beneficio relativamente menor a los ajolotes. Si en términos comparativos, un cladóceros tiene un mayor aporte energético que un ostrácodo (Blanc & Margraf, 2002), para poder equilibrar este aporte se tendrá que alimentar el ajolote de 5 o más individuos de ostrácodos (Anderson, 1968; Brophy, 1980), que suele ser la presa con mayor disponibilidad en el medio. En situaciones de alta disponibilidad de ostrácodos, la capacidad de la presa para evitar la depredación debido a los rápidos tiempos de tránsito digestivo, reducen el impacto de los depredadores sobre las poblaciones de ostrácodos, manteniendo constante el crecimiento poblacional de presas (Külköylüoğlu & Vinyard, 2000).

Por lo antes mencionado se llega a la conclusión que los ostrácodos sirven como una presa alternativa (fig. 37), generándose una interacción inmediata de mutualismo entre las especie presa reduciendo la intensidad de la depredación sobre las presas de fácil digestión y de alta calidad en nutrientes (Stav et al., 2005), como los cladóceros que sus poblaciones van en decremento por la alta depredación de las especies introducidas (fig. 39) (Nandini et al., 2005). Los ostrácodos como presa alternativa en la depredación por la relación que tiene con los ajolotes por ser una presa alternativa, mientras mayor sea su densidad es más probable una reducción de la intensidad de la depredación sobre otras especies del zooplancton (Stav et al., 2005). La importancia de los ostrácodos como presa alternativa se ve influenciado también en las preferencias de presa por parte de *A. mexicanum*. Uno de los pocos trabajos, como el realizado por McCoy y colaboradores en 2004 muestra que los ajolotes tienen una mayor preferencia por presas de tallas grandes.

Estudios enfocados a comunidades zooplanctónicas demuestran que las especies de rotíferos dominan en los canales de Xochimilco (Nandini et al., 2005), lo cual indica menos disponibilidad de alimento durante las primeras semanas de vida en el hábitat natural de *A. mexi-*

---

*canum*, ya que los rotíferos presentan una talla de 5 a 10 veces menor que los ostrácodos (Marín, 1984). La preferencia del depredador esta también influenciada por la abundancia relativa de las diferentes especies presa (Walton, 1980), los ajolotes pueden "cambiar" la alimentación desproporcionalmente cuando detectan una mayor abundancia de especies raras, en este caso los ostrácodos. Una ventaja del cambio a presas alternativas en este caso los ostrácodos, es la disponibilidad de la población de presa alternativa, el ajolote responde de forma numérica, es decir su población crece o puede influir en los individuos directamente estimulándose el crecimiento rápido de sus cuerpos (Stav et al., 2005).

También se tienen que tomar en cuenta la morfofisiología de *A. mexicanum* para las ventajas y desventajas en la elección y captura de las presas. Uno de los aspectos que mantienen los ajolotes, son los tres pares de branquias laterales externas, las cuales utilizan para respirar, tomando agua por la boca y dejándola salir por las agallas moviéndolas, esto quiere decir que si el organismo no se metamorfosea, todo su ciclo de vida lo pasará en el bentos (Metwally, 2011), teniendo como presas disponibles a los ostrácodos (Gibert & Deharveng, 2002). Munro y Taylor (1955) menciona que las salamandras en etapa larval habitan en ambientes con baja presión de oxígeno, esta hipertrofia de las branquias en las salamandras les permite permanecer en agua poco aireada, característica que también presentan los ostrácodos, y por lo cual podemos justificar la tendencia de nuestros resultados de una disminución en la presencia de este grupo dentro de los mesocosmos (fig. 37).

Para finalizar la discusión del porqué de los resultados enfocados principalmente en la ausencia de microcrustaceos debemos tomar en cuenta la temperatura, los ajolotes su ciclo de vida lo realizan en ambientes con temperaturas menores a los 20 grados centígrados, principal -

---

mente su reproducción que la llevan a cabo en los meses fríos del año de octubre a marzo con una temperatura de 10 a 12 grados centígrados (Walls & Altig, 1986). Donde se ubicaban las especies preferidas por *A. mexicanum* en especial los ostrácodos dentro de los mesocosmos las temperaturas son uno o dos grados menores. Los ostrácodos en especial *H. incongruens* responde de manera favorable a temperaturas bajas, desacelerando su crecimiento y la producción de huevos en reposo (Rossi & Menozzi, 1993). Por lo que en cuestiones de temperatura los ostrácodos también se amoldan a las demandas de los ajolotes.

Zambrano y cols en el 2010 menciona que *O. niloticus* comprende más del 77% de la biomasa de vertebrados muestreados, y *A. mexicanum* alrededor de 0.5% en el Lago de Xochimilco. Se ha documentado que *O. niloticus* invade regiones tropicales (Zengeya et al., 2012). Uno de los efectos más importantes de estos peces exóticos en Xochimilco se centra en la cadena alimenticia principalmente en el zooplancton, reduciendo la calidad y cantidad de las fuentes de alimentos como lo observamos en nuestros resultados. Se ha reportado a lo largo de una década (Nandini et al., 2005; Enriquez-Garcia et al., 2009) que las poblaciones de cladóceros ha disminuido y en su contraparte las de rotíferos han ido en aumento, similares resultados obtuvimos en los mesocosmos (ver fig. 6, 12, 23, 30, y 39). Chaparro-Herrera y cols (2011) determinaron que las larvas de *A. mexicanum* no consumen rotíferos y su dieta se basa principalmente de cladóceros. Por lo que podemos mencionar en base a nuestros resultados y apoyándonos en los estudios de disminución de cladóceros (Nandini et al., 2005; Enriquez-Garcia et al., 2009) y en el de Chaparro-Herrera et al, que el efecto negativo de las tilapias es más fuerte a nivel estructura de la comunidad acuática de Xochimilco principalmente en las poblaciones de zooplancton desencadenando un efecto cascada en *A. mexicanum*.

## Conclusiones

---

Retomando los diferentes puntos que se abordaron podemos finalizar diciendo que la sustitución de un depredador natural por una exótica puede conducir a cambios en la estructura de la comunidad de las presas que resulta directamente de la depredación, indirectamente a través de las interacciones entre la red alimentaria y las presas, o ambos. La introducción de un nuevo depredador a la red alimentaria muy probablemente cambia las tasas generales de la depredación. Los cambios en la biomasa de presas revelan los mecanismos de limitación y el control en el trabajo en la comunidad.

El estado trófico de los sistemas acuáticos es controlado no sólo por la carga externa de nutrientes, pero también por la estructura de la cadena alimenticia. La invasión de especies interactúa con otros grandes agentes, como los factores medioambientales, cambiando o interactuando en la formación de las futuras tasas y patrones de las invasiones.

La perturbación del ambiente es una ventaja para las tilapias en la competencia con las especies endémicas en este caso *A. mexicanum* que la perturbación es una desventaja como anfibio más vulnerable. *A. mexicanum* como especie nativa presenta resistencia biótica menor, con lo que los hace particularmente vulnerable a las invasiones de Tilapia. El Lago de Xochimilco actualmente está muy alterado, a menudo exhibe marcadas fluctuaciones en los niveles de agua, la temperatura, la siembra de los peces, y el contenido de nutrientes. Estas condiciones aumentan o ponen las condiciones de las invasiones, adaptando al embalse a las tilapias en sus rangos nativos o no nativos, facilitando aún más su éxito en el Lago de Xochimilco. Finalizando, este estudio demuestra claramente que el efecto de las especies introducidas es muy variable, lo que refleja fuertemente las respuestas individuales a los factores físicos, ecológicos y humanos de los factores ambientales.



*Turbidez: Factor  
limitante en la  
captura de presas  
para depredadores  
vertebrados*

*Efecto de la turbidez en la ecología alimentaria de  
Ambystoma mexicanum*

*/ Origen de la turbidez en el agua/*

*/Medición de la turbidez/*

*/Efecto de una alta turbidez en el agua/*

*/Efecto negativo de la turbidez en la*

*depredación acuática/*

### **Origen de la turbidez en el agua**

La luz es un factor importante que influye en la actividad natatoria de los vertebrados acuáticos (Blaxter, 1970; Reeb, 2002). Las variaciones en la intensidad de la luz influyen en la actividad de los vertebrados acuáticos principalmente en aspectos ópticos, como es el caso de las partículas suspendidas en el medio. Las actividades humanas han causado el aumento de la turbidez en los cuerpos de agua en todo el mundo. El uso de fertilizantes ha elevado los niveles de eutrofización. La elevada eutrofización alienta las floraciones de algas, conduciendo aumentos en la turbidez, cambiando la estructura de la comunidad de organismos acuáticos (Blaber & Blaber, 1980; Cyrus & Blaber, 1987).

Debido a que el agua absorbe largas y cortas longitudes de onda más que medianas longitudes de onda (es decir,  $<430\text{ nm}$  y  $>530\text{ nm}$ ) (Kröger, 2013), la luz tiende a ser monocromática a moderadas profundidades (Horodysky, 2010). Por lo tanto el contraste de brillo a menudo determina el factor de visibilidad de los objetos bajo el agua (Clement et al., 2012; Stevens, 2012), en objetos que son más claros o más oscuros que el fondo. Los umbrales de medida de contraste variará con factores tales como el tamaño del objetivo, el nivel de luz ambiental y la turbidez (Utne-Palm, 2002; He, 2010; Meager, 2010).

### **Medición de la turbidez**

La turbidez se mide en Unidades Nefelométricas de turbidez, o Nefelometric Turbidity Unit (NTU). El instrumento usado para su medida es el nefelómetro o turbidímetro, que mide la intensidad de la luz dispersada a 90 grados cuando un rayo de luz pasa a través de una muestra de agua. En los cuerpos de agua la turbidez se mide también con el disco Secchi (Baumgartner et al., 2012), instru-

- mento que mide la penetración luminosa, y por ende la turbidez del agua. A partir de esta variable se pueden conocer otros parámetros, como la profundidad de compensación (aproximadamente 2.5 veces la profundidad de visión del disco de Secchi), la turbidez del agua, la zona fótica o la extinción luminosa (Tyler, 1968).

La turbidez es una medida estándar donde las partículas en suspensión son un parámetro muy importante a vigilar. Principalmente en un lago polimictico como lo es Xochimilco, donde las aguas se mezclan vertical y completamente muchas veces al año. En el lago de Xochimilco los periodos de mezcla se suceden a lo largo del año, y no se alcanzan nunca una estratificación completa del mismo, ni en verano, ni en invierno. En general esto sucede porque Xochimilco es un lago somero, poco profundo, en el que el viento produce la mezcla de las aguas cada vez que aparece. Los lagos polimícticos se distribuyen por las latitudes templadas y cálidas del planeta, en las cuales no existe helada invernal (Tavera & Díez, 2009). En un lago de poca profundidad, la mejora de la claridad de la disminución del crecimiento de las algas puede ser parcialmente compensada por un aumento en la concentración de sedimentos mezclados en la columna de agua por el viento (Moore, 1989). Las densidades de algas, en particular en los lagos más eutróficos representan suficiente material en partículas para ser fácilmente medible por los sensores de turbidez. En este caso los sensores de clorofila (fluorómetros) serían la mejor manera para estimar la abundancia de algas, en los cuerpos de agua eutróficos.

En los sistemas acuáticos, hay 3 grandes tipos de partículas: algas, detritus (materia orgánica), y limo (inorgánico o minerales, sedimentos en suspensión). Las algas crecen en el agua y el detritus proviene de las algas muertas, plantas superiores, zooplancton, bacterias, hongos, etc producidos dentro de la columna de agua. Los sedimentos proviene en gran parte de la erosión del

---



litoral y de la resuspensión de los sedimentos del fondo debido a la mezcla por el viento (Michaud, 1991). En un cuerpo de agua turbio las partículas suspendidas como son arenas y plancton reducen la visibilidad horizontal de 60m en agua clara a sólo unos pocos centímetros en agua muy turbia. Cuando las partículas dispersan la luz, un velo brillante se impone entre el objetivo y el ojo, reduciendo la visibilidad. El ojo no carece de sensibilidad, sino más bien que el ojo es sensible al reflejo de la luz blanca evitando la formación de imágenes degradando el brillo y el contraste del color blanco (Shoup & Wahl, 2009). A pesar de la calidad generalmente deficiente de imágenes bajo el agua, la mayoría de los depredadores zooplanctónicos dependen en la visión como su principal fuente de información sensorial (Baumgartner et al., 2012).

#### **Efecto de una alta turbidez en el agua**

El aumento de la turbidez tiene un efecto negativo en los organismos acuáticos que se alimentan visualmente (por ejemplo Vinyard & O'Brien, 1976; Confer et al., 1978; Gregory & Northcote, 1993; Utne, 1997; Shoup & Wahl, 2009). Partículas suspendidas interfieren entre el depredador y la presa dispersando la luz e interfiriendo con la detección de la misma manera que la niebla afecta a la visión a larga distancia, pero tiene poco efecto sobre detección de objetos cercanos. El efecto negativo de la turbidez en la caza de los depredadores depende del tipo de presa (tamaño, el contraste, el comportamiento de la presa) (Utne, 1997; Shoup & Wahl, 2009).

Los depredadores zooplanctónicos necesitan considerar la importancia del tamaño de las presas. Los depredadores zooplanctónicos como *Oreochromis niloticus* y *Ambystoma mexicanum* eligen su alimento en base de su tamaño, abundancia y facilidad de captura. Sin embargo, factores como la turbidez limitan esta captura. Cuando el medio ambiente proporciona los medios ideales

para la captura, los depredadores eligen las presas más grandes (Brooks & Dodson, 1965). Sin embargo como ya se ha mencionado la turbidez limita la captura originando que los depredadores zooplanctónicos como *O. niloticus* y *A. mexicanum* cambie las capturas de presas más grandes a presas más pequeñas.

En la actualidad muy poco se sabe de los efectos de la turbidez en la distribución y el comportamiento de *O. niloticus* y *A. mexicanum*. La influencia de la turbidez en el comportamiento de búsqueda de la presa de estos depredadores acuáticos depende de su modo de alimentación (Utne-Palma, 2002). La visión en los peces (*Tilapia*) está bien desarrollada (Hornsby, 2012) es el sentido principal que se utiliza para forraje en las presas evasivas (Jobling et al., 2012; Brönmark & Hansson, 2012), pero también son capaces de localizar a sus presas por quimiorrecepción (Ellingsen & Doving, 1986; Harvey & Batty, 1998; Løkkeborg, 1998). Una resolución pobre y la diferenciación visual en el contraste, limita la locomoción, el comportamiento y la actividad de los depredadores acuáticos en el agua muy turbia (Meager & Batty, 2007). La visibilidad que requiere un depredador para detectar una presa esta entre la diferencia en contraste de la presa y el fondo, que es dependiente de las propiedades ópticas del objeto, el fondo y el medio (Meager & Batty, 2007).

### **Efecto negativo de la turbidez en la depredación acuática**

La eficiencia de la alimentación en depredadores planctívoros suele reducirse con el aumento de la turbidez del agua (Vinyard & O'Brien, 1976; Bruton 1985). Esto se debe a que los depredadores planctívoros dependen de su visión en la detección de presas, y el aumento de turbidez disminuye su distancia reactiva (Vinyard & O'Brien 1976). Algunos estudios han demostrado que los valores

de turbidez moderada (20-30 NTU) pueden potenciar el éxito de alimentación de planctívoros alimentándose de presas transparentes, proporcionando contraste entre el fondo y la presa (Boehlert & Morgan, 1985; Utne-Palm, 1999; Horppila, 2005). Turbidez superior a 30 NTU suele dar lugar a una reducción en la eficiencia alimentaria en comparación con agua limpia (Vinyard & O'Brien, 1976; Utne-Palm, 1999).

La dispersión de la luz por las partículas inorgánicas en suspensión interfiere con el nivel de la luz del fondo y reduce el contraste (Shoup & Wahl, 2009). La visibilidad y el contraste de un objeto dependen de las propiedades del objeto y del fondo así como de las propiedades ópticas del medio (Winfield & Townsend, 1983; Stowasser & Buschbeck, 2012; Clement et al., 2012). El contraste puede ser dividido en contraste inherente y el contraste aparente (De Robertis et al., 2003).

## *OBJETIVO 2*

---

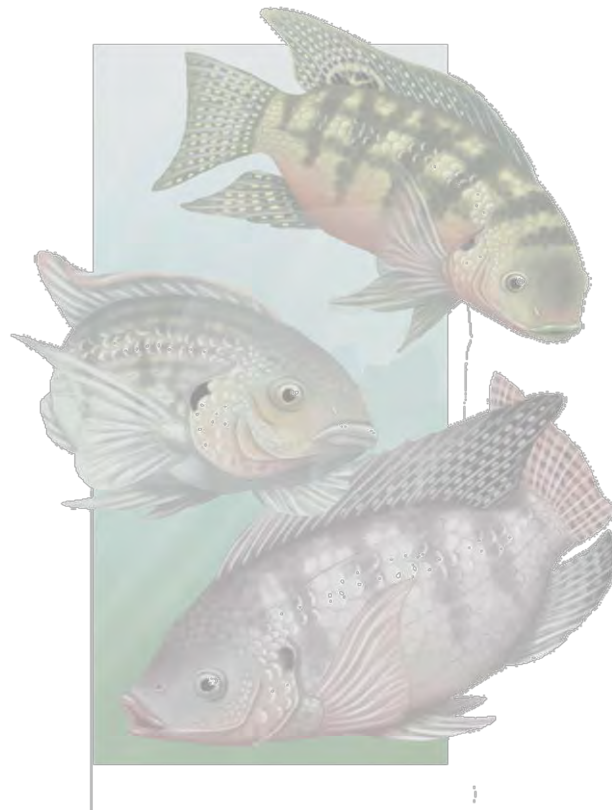
Estudiar el efecto de la turbidez en el agua del Lago de Xochimilco influenciando la respuesta funcional y preferencia alimentaría de *Ambystoma mexicanum* hacia los cladóceros en comparación con los peces.



## *HIPOTESIS 2*

---

Si *A. mexicanum* visualmente es débil en comparación con *Oreochromis niloticus* (Tilapia) que tienen una mayor capacidad visual, encontraremos una constante desventaja en la captura de las presas, ya que el medio (agua del Lago de Xochimilco) tiene una turbidez que afectaría esta captura.



## *Materiales y métodos*

---

### **Preparación de sedimentos**

Se tomaron 400 g de sedimentos del fondo del lago de Xochimilco, y se colocaron en 800 ml de agua con 5% de cloro (para eliminar la materia orgánica presente). Se calentó la mezcla a ebullición durante 1 h y posteriormente se dejó reposar hasta que los sedimentos se precipitaron y se eliminó el sobrenadante. Con los sedimentos obtenidos, el procedimiento anterior se repitió dos veces.

Los sedimentos obtenidos se resuspendieron en agua destilada y se centrifugaron por 3 minutos a 2000 rpm (centrifuga marca BOECO, mod. C-28) desechando el sobrenadante. La pastilla de sedimentos obtenidos se resuspendió nuevamente en agua destilada. Este procedimiento se repitió de 3 a 4 veces hasta que se eliminó el olor a cloro (García, 2005).

Finalmente todos los sedimentos fueron re-suspendidos y se dejaron reposar durante aproximadamente 1min., para eliminar las partículas grandes de rápida precipitación como arenas, no adecuadas para la realización de los bioensayos. Posteriormente se retiró el sobrenadante, el cual se utilizó como solución stock. Esta solución fue guardada a 4°C y se utilizó en todas las pruebas experimentales. Para garantizar que los sedimentos utilizados no contuvieran algún agente toxico, que pudiera ser liberado al medio, y de esta manera, afectar el desarrollo de los organismos de prueba, se efectuaron previamente bioensayos de 24 h, para evaluar la mortalidad de los organismos. Cabe mencionar que las dos especies la supervivencia fue del 100%. El tamaño de partícula de los sedimentos en suspensión de la solución stock se analizó por medio del método del hidrómetro (García, 2005).

### **Preparación de los sedimentos en experimentos ex situ**

Se analizó primeramente los niveles de turbidez en el Lago de Xochimilco, para esta acción se tomaron 100 ml de agua, posteriormente se transportó al laboratorio en contenedor a 4°C. A la muestra se le analizó el tamaño de partículas de los sedimentos en suspensión por el método de hidrómetro (García, 2005).

Se cuantificó la turbidez del Agua del lago de Xochimilco con el turbidímetro Cole-Parmer modelo 08391-40, obteniendo una turbidez de 32.4 NTU. Posteriormente igualamos la turbidez del Lago de Xochimilco.

Se colocó 50 ml del medio turbio en las pruebas de preferencia alimentarias, para preparar este medio se agregó en total 357 ml de medio EPA, más 43 ml de sedimentos previamente preparados como se describió anteriormente. El medio preparado con los sedimentos contempló cuatro repeticiones de *Ambystoma mexicanum* del medio turbio, y cuatro repeticiones de medio turbio para el depredador introducido (*Oreochromis niloticus*).

### **Experimentos de Preferencia Alimentaria en turbidez**

Los experimentos de preferencias con especies cultivadas en el laboratorio fueron conducidos en las primeras ocho semanas. Los experimentos se desarrollaron semanalmente analizando el impacto que tiene la calidad del agua del Lago de Xochimilco sobre las preferencias y consumo del zooplancton por parte del anfibio endémico *A. mexicanum* y el pez introducido *O. niloticus* (Tilapia), estas pruebas nos indican el aprovechamiento de las presas y en consecuencia una mejor adaptación al medio por parte de las especies.

Se utilizaron larvas de *A. mexicanum* recién eclosionadas por un periodo de ocho semanas, así mismo se utilizaron larvas de peces de las mismas condiciones y medidas que los ajolote empleados en las pruebas. Las larvas se colocaron en ayuno de dos horas. El número de presas ingeridas (introducción del alimento en el aparato digestivo que se realiza a través de la boca) se determinó con base en las diferencias entre la densidad de presa inicial y la final (Domínguez-Domínguez et al., 2002). El zooplancton ofrecido en los experimentos de preferencia fueron cladóceros (*Moina macrocopa*, *Alona glabra*, *Simocephalus vetulus* y *Macrothrix triserialis*) y ostrácodos (*Heterocypris incongruens*). Se estimó el consumo de cada especie con base en el zooplancton que no consumieron las larvas y se restó lo que dejaron a lo que se colocó. Aleatoriamente se midieron 10 individuos de cada presa de zooplancton para sacar un rango de tallas y comparar el consumo de presas en cuanto a las tallas.

Las combinaciones de presas fueron ofrecidas en recipientes de 300 ml de capacidad, con el medio (EPA) como control y el medio turbio (suspensión de las partículas de sedimento) que es el medio a estudiar sus efectos en las preferencias alimentarias. Se colocaron 2 larvas depredadoras en 50 ml de medio con 50 individuos de cada presa. Los tratamientos se realizaron colocando 4 réplicas.

Como los resultados obtenidos muestran un grado de selectividad de las larvas de *A. mexicanum* hacia sus presas consumidas se aplicó el modelo del Índice de Alfa de Manly (anexo 2), ya que está se define como las presas que se consumen proporcionalmente más que su abundancia en el hábitat. Se calcularon las especies preferidas presentando un valor igual o mayor al Alfa de Manly (anexo 2) estimada para cada periodo de muestreo o de tiempo establecido. Los



valores proporcionados por Alfa de Manly (anexo 2) se tomaron como unidades de individuos consumidos. Como los resultados obtenidos son proporcionales, se toma como prueba estadística este análisis por el Alfa de Manly. Lo anterior mencionado se realizó por cada semana llegando a la octava semana (ver figura 48).

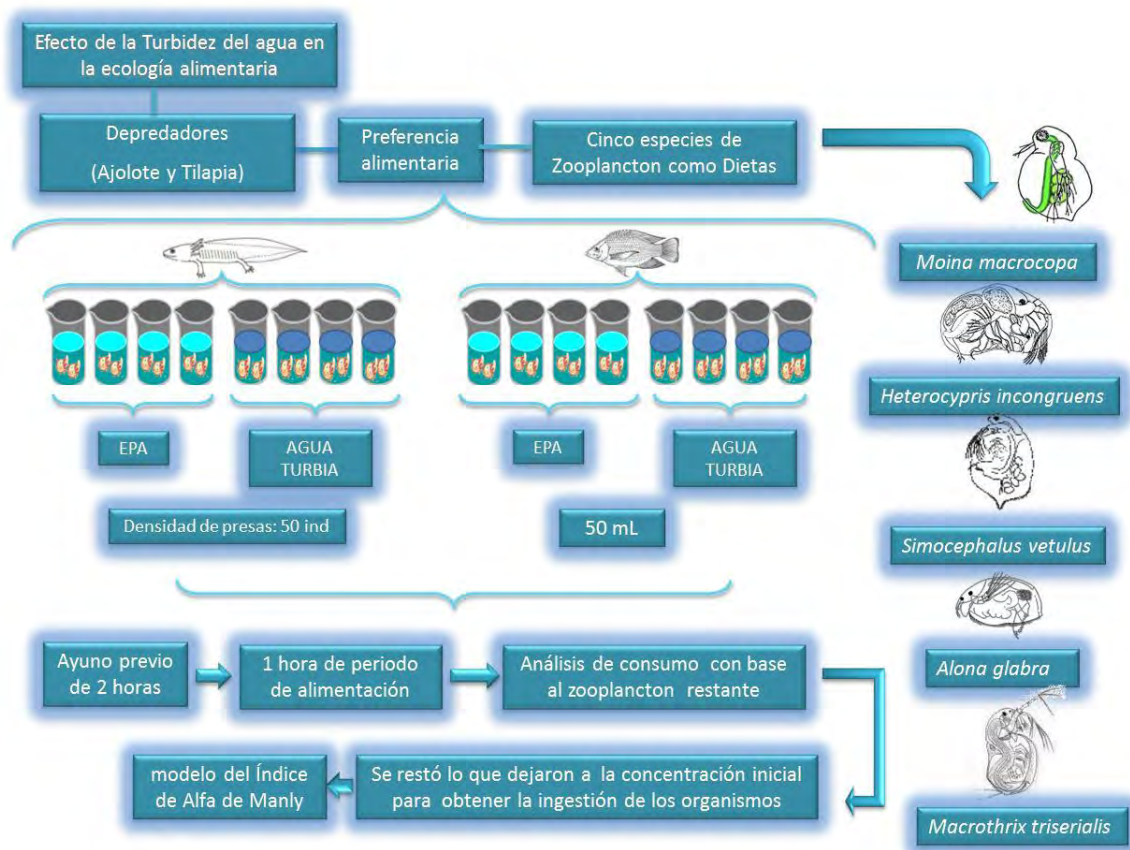


Figura 48. Diagrama de diseño experimental de las pruebas de preferencia alimentaria con medio turbio y medio control (agua no turbia EPA)

### **Experimentos de distancia de captura de las presas**

En recipientes de 18 cm de diámetro y capacidad de 500 ml se graduó la parte inferior en diámetros de 5, 7.5, 10 y 15 cm. Posteriormente se prepararon dos tratamientos cada semana por cinco semanas a partir de la cuarta semana de desarrollo de *A. mexicanum* y *Oreochromis niloticus* hasta la octava semana de vida (ver figura 49).

Los tratamientos aplicados fueron: 1) Agua turbia (34 NTU); 2) Agua transparente. Se colocó una larva de *A. mexicanum* y Tilapia por separado según el caso. Cada prueba contenía 100 individuos de *Moina macrocopa*.

El periodo de alimentación o captura de presas se estimó en 20 minutos, se observó en que distancia (punto) era la captura de las presas, se realizaron 10 repeticiones por semana y por especie, posteriormente se anotaban los datos para su posterior análisis.

Los datos se graficaron (promedio y error estándar) siguiendo con el análisis estadístico de Anova y Tukey para determinar si existía diferencia significativa. Otro análisis que se realizó con base en estudios de Gliwicz, 2003, fue el mapeo de en qué distancia capturan las presas las larvas de *A. mexicanum* y Tilapia con respecto a sus presas y como factor limitante el medio turbio. El análisis consistió en comparar el límite de visión con medio libre de turbidez, por medio de la evaluación de la densidad de la presa.

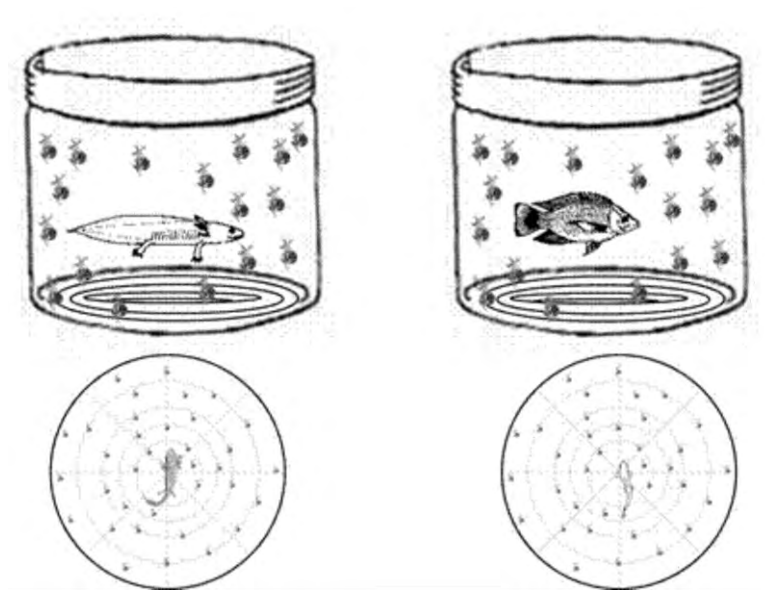


Figura 49. Representación del modelo que se utilizó para el experimento de distancia de captura de las presas

## Resultados

---

### Preferencia Alimentaria en turbidez

La preferencia relativa de cada depredador se determinó mediante el índice de preferencia denominado como Alfa de Manly (Krebs, 1999), basado en la probabilidad de las presas consumidas. Los valores de Alfa miden la probabilidad de que una presa sea seleccionada cuando varias presas se encuentran en similar disponibilidad, como fue el caso de las cinco especies de microcrustaceos. Las preferencias de las presas se ubican sobre 0.2 Alfa de Manly (ver anexo Formula Alfa de Manly).

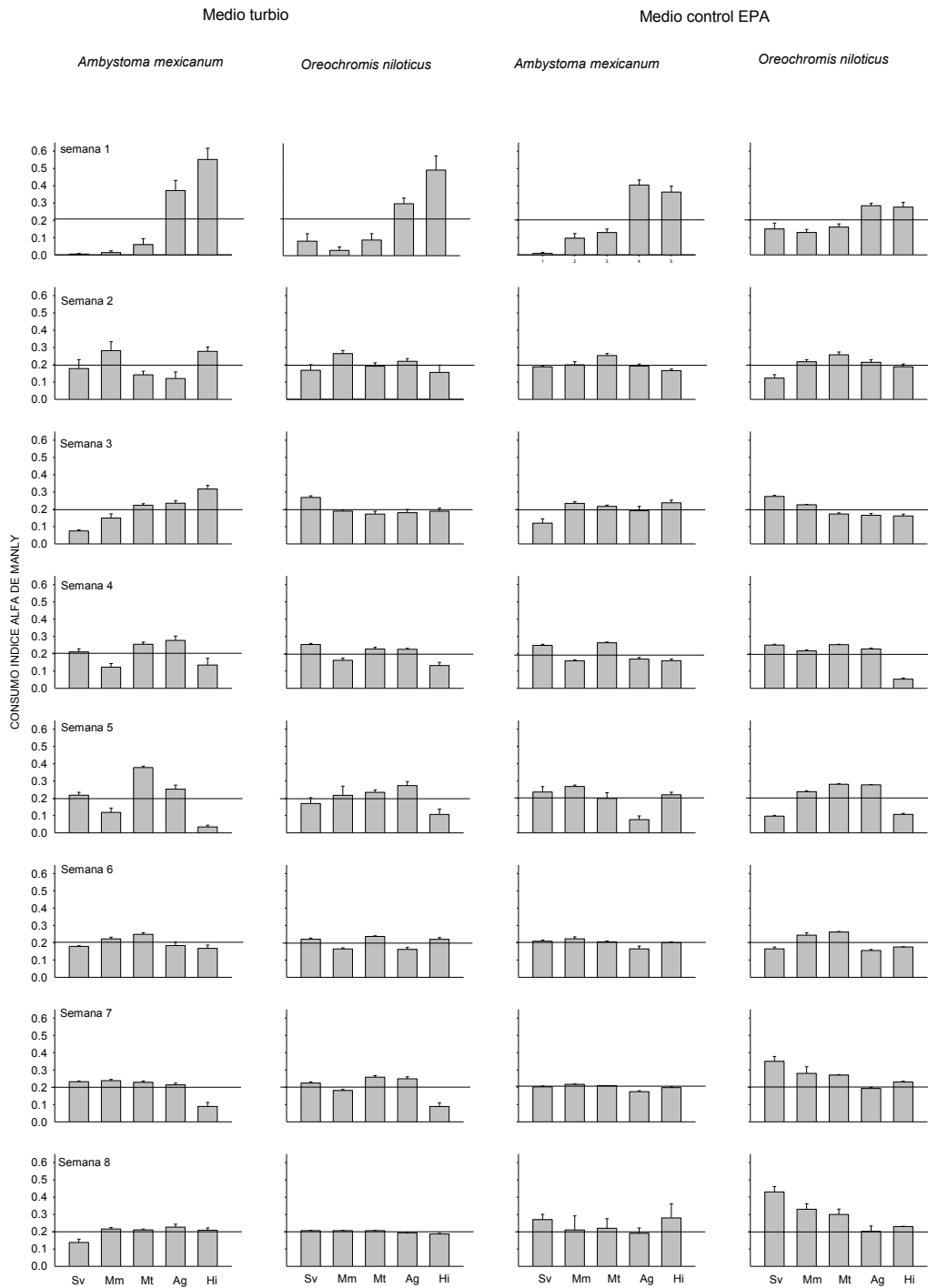
En la gráfica 50 se observa una diferencia muy marcada entre los tratamientos estudiados. Las diferencias se observan principalmente entre las especies depredadoras y los medios. Existen menos preferencias por presas en los medios turbios. Las preferencias por presas zooplanctónicas de *Ambystoma mexicanum* son menores con respecto a Tilapia en los medios turbios. En la primer semana se observa preferencias similares en cuanto a los dos medios por parte de *A. mexicanum*, con una mayor preferencia por el ostrácodo *Heterocypris incongruens*. A partir de la segunda semana se empiezan a observar las diferencias entre especies y medios. En la quinta semana se observa una preferencia de tres especies por parte de *A. mexicanum* en comparación de cuatro especies de Tilapia en el medio turbio. Al finalizar los experimentos en la semana ocho se mantienen la tendencia muy baja de preferencias para las dos especies en el medio turbio.

*A. mexicanum* en las primeras tres semanas a partir de su eclosión, con el medio turbio, prefirió especies de tallas chicas como *H. incongruens* y *Alona glabra*. En las semanas medias (4-6)

la especie mayormente preferida es *Macrothrix triserialis*. Al finalizar el experimento (7-8 semanas) las preferencias de *A. mexicanum* se ubicaron en *sp.* de tallas medias como *M. triserialis* y *Moina macrocopa*. En contraparte, en el medio con agua clara las preferencias fueron diferentes como es el caso de la presa *Simocephalus vetulus* que ahora fue también preferida por lo general las ocho semanas del experimento por parte de *A. mexicanum* (ver grafica 50 y tabla 2).

Tallas de microcrustáceos presentes en el Lago de Xochimilco	
Nombre zooplancton	Talla
<i>Alona glabra</i>	423 ± 7
<i>Moina macrocopa</i>	1274 ± 18
<i>Macrothrix triserialis</i>	1314 ± 16
<i>Simocephalus vetulus</i>	2123 ± 38
<i>Heterocypris incongruens</i>	2037 ± 75

Tabla 2. Medidas en micras ( $\mu\text{m}$ ) de las *sp.* de microcrustaceos utilizadas como presas en los experimentos de preferencias alimentarias en el laboratorio (organismos localizados en el Lago de Xochimilco).

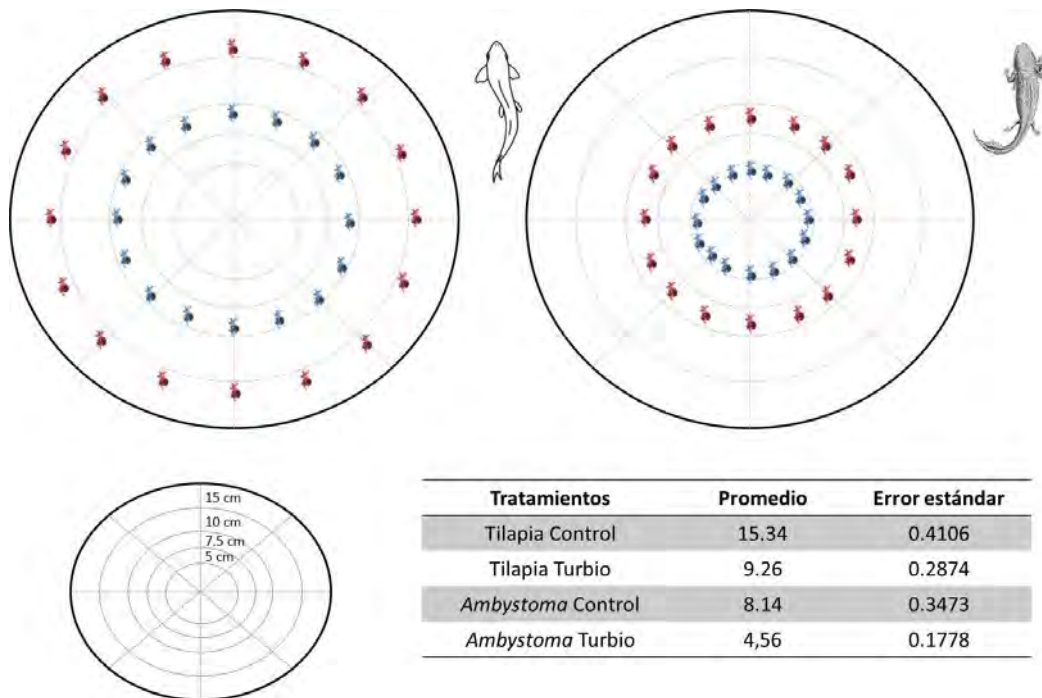


Gráfica 50: Preferencias por semanas de *Ambystoma mexicanum* con dietas de Cladóceros y ostrácodos (*Alona glabra*, *Macrothrix triserialis*, *Moina macrocopa*, *Simocephalus vetulus*; *Heterocypris incongruens*). Por arriba de la línea recta se muestran las preferencias alimentarias.

### Distancia de captura de las presas

En la gráfica 51 y tabla 3 se ha graficado la captura de presas de los dos depredadores estudiados (endémico e introducido) en relación con la distancia, en pocas palabras la disponibilidad de las presas con factores limitantes como la turbidez. Las larvas de *A. mexicanum* muestran menores capturas de presas tanto en el medio turbio como en el control (agua clara), por ejemplo el valor promedio de captura en relación con la distancia en el medio turbio para *A. mexicanum* es de 4.56 cm comparando con las larvas de Tilapia que es de 9.26 cm. Cabe mencionar que las condiciones fueron las mismas para ambas especies (cuarta a octava semana; tamaño) talla similar

### Distancia de captura de presas con medio turbio y medio claro



Gráfica 51 y Tabla 3: Diferencias en la distancia de captura de presas por *Ambystoma mexicanum* y *Oreochromis niloticus* (Tilapia) determinada por la calidad de agua: (azul) agua turbia con una turbidez simulada en laboratorio de 34NTU del Lago de Xochimilco y (rojo) agua sin turbidez aplicada de la cuarta a la octava semana de desarrollo, como presa *Moina macrocopa*, *Simocephalus vetulus*; *Heterocypris incongruens*). La tabla 3 muestra promedio de la 4-8 semana con su error estándar en los dos medios (Turbio y control).

En base a los resultados presentados en la gráfica 51 y las observaciones hechas en la realización del experimento, se realizó un mapa de captura (figura 52) de presas por parte de las larvas de *A. mexicanum* y Tilapia en los dos tratamientos propuestos para los experimentos. En la figura 6a y 6c se observan las zonas de captura de los depredadores en el medio control, donde la amplitud de captura de presas (*M. macrocopa*) es mayor que en el medio turbio donde la zona de captura para *A. mexicanum* se disminuye a más de la mitad y para tilapia solo disminuye 5 cm.

#### Mapa de captura de presas de *Ambystoma mexicanum* y *Oreochromis niloticus* (Tilapia)

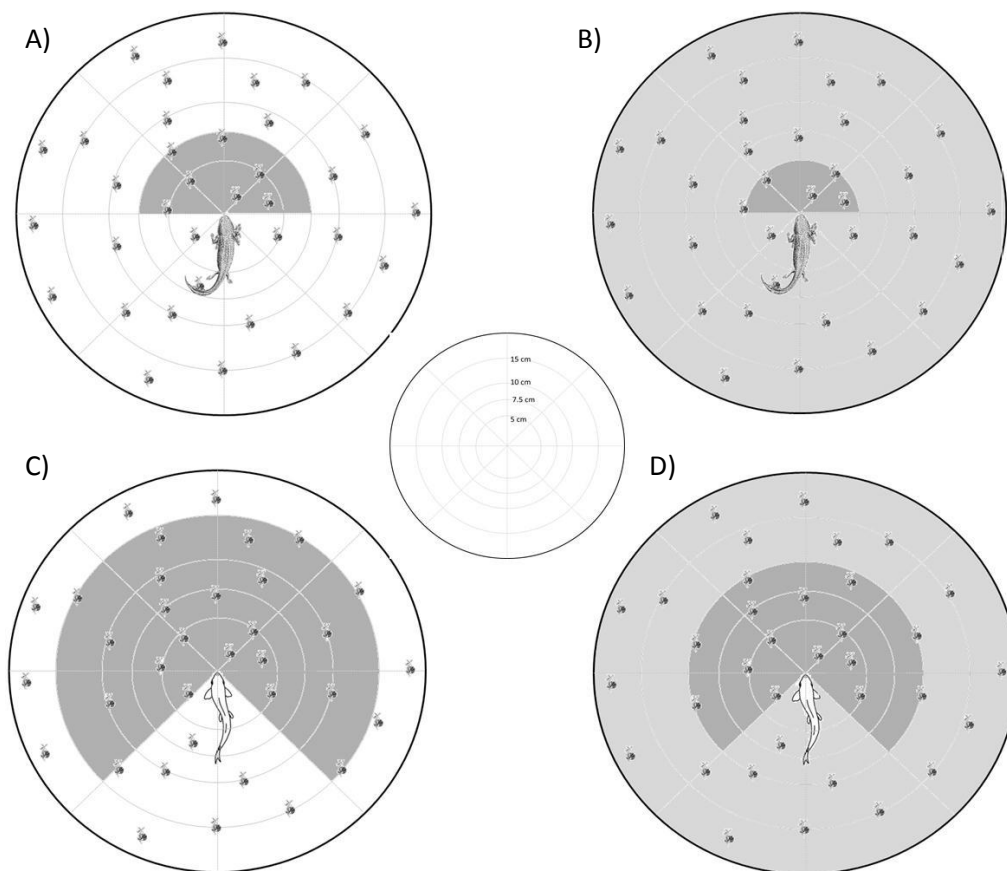


Figura 52. Ilustración de la distancia en la que capturan la presas *Ambystoma mexicanum* y *Oreochromis niloticus* en la que forrajejan en dos distintos medios, A) y C) medio control (sin turbidez); B) y D) medio turbio (34 NTU). Presa *Moina macrocopa* 0.5 ind/ml, distancias medidas: 5, 7.5, 10, 15 y 20 cm.



El diseño experimental que elegimos era adecuado para estudiar los efectos de la turbidez del agua en relación de los depredadores con la estructura de la comunidad del zooplancton. Los resultados de los experimentos de alimentación eran coherentes con la hipótesis de que cuando los depredadores (*Ambystoma mexicanum* y *Oreochromis niloticus*) se alimentan en presencia de partículas suspendidas en el medio adjunta a sus presas, su eficiencia de alimentación disminuye.

Con el aumento de la turbidez en los experimentos con agua del Lago de Xochimilco (32.4 NTU Turbidez), en comparación con los experimentos sin turbidez, como era de esperarse, hubo una reducción en la tasa de alimentación, seguido el incremento del coeficiente de atenuación. Los resultados fueron diferentes en el estudio de Granqvist & Mattila (2004), ellos no encontraron ninguna disminución en la eficiencia de la alimentación en los camarones mísidos cuando la turbidez se aumentó de 1 a 30 NTU, y se sugirió que los efectos menores de turbidez se debieron a un aumento del contraste. Nuestros resultados apoyaron la hipótesis de que la suspensión de partículas en especial plantas y detritos contrastan con las presas (microcrustáceos).

En nuestro estudio pudimos observar que el agua turbia influye en los sentidos visuales y no visuales de los depredadores acuáticos en este caso del anfibio *A. mexicanum* y el pez *O. niloticus*. Sin embargo los resultados de este trabajo muestran una mayor preferencia en las presas por parte de los peces *O. niloticus* (figura 50). Sweka & Hartman en el 2001, demostraron que los peces como el bacalao en aguas turbias aumentan su velocidad de natación para compensar una disminución en el rango visual, que tiene unos costes energéticos que pueden compensar en el forrajeo. La trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*), aumenta su actividad en aguas turbias (Gradall & Swenson, 1982). En su contraparte Knutson et al. (2004) reportaron que

la alta turbidez reduce la actividad natatoria en los anfibios. Así mismo Schmutzer et al. (2008) reportaron que en altas concentraciones de turbidez disminuyeron las poblaciones de anfibios. Los sedimentos asociados con alta turbidez cubren las branquias sofocando a las larvas (Belsky et al., 1999). Por lo tanto, la alta turbidez presente en el Lago de Xochimilco pudo haber reducido la capacidad de las larvas de *A. mexicanum* para adquirir los recursos alimentarios.

La turbidez puede afectar el comportamiento de las presas, así como los depredadores (Granqvist & Matila, 2004). Por ejemplo la turbidez del agua puede proteger a las especies presas de los depredadores acuáticos. La turbidez reduce la intensidad de la luz impidiendo la percepción de la presa evitando su selección para la alimentación de los depredadores, proporcionando de ese modo un refugio de depredación (Wissel et al., 2003). Lo antes descrito por Wissel *et al.*, es un factor que se puede corroborar en los resultados de este experimento, donde los consumos de las presas disminuyeron en los recipientes con la turbidez de 32.3 NTU que presenta el hábitat natural de *A. mexicanum* y la especie introducida *O. niloticus* (Grafica 50).

En el presente estudio se muestra que la especie depredador más afectada en el consumo de presas (preferencias Alfa de Manly 0.2 ) por la turbidez es *A. mexicanum*. Los dos depredadores estudiados muestran un cambio ontogenético en el consumo de las presas, en las primeras semanas prefieren presas de acuerdo a sus demandas y tamaño de la boca (GPL, cap 1, pag 47). En las primeras semanas consumen presas de tallas chicas como *Alona glabra*, posteriormente *Macrothrix triserialis* y *Moina macrocopa*, para finalizar con *Simocephalus vetulus*. Pero con el medio turbio este patrón es totalmente diferente, en especial para *A. mexicanum* donde las preferencias de presas es principalmente por especies pequeñas con movimientos pequeños y hábitos bentónicos como *A. glabra* y *Heterocypris incongruens*.

---

En la naturaleza encontramos ambientes o ecosistemas complejos que son enmascarados o actúan en sinergia influyendo en los patrones generales de la biodiversidad, originando especies endémicas con estructuras y rasgos adaptativos que las exponen a menos estrés del ambiente (Gibert & Deharveng, 2002), como es el caso de *A. glabra* y *H. incongruens* especies que habitan el fondo de los cuerpos de agua o también llamado bentos. Una posible respuesta a la preferencia de especies zoobentónicas es que *A. mexicanum* también comparte el mismo hábitat. El ambiente donde habitan las *A. glabra*, *H. incongruens* y los ajolotes tiene características como ausencia de luz, alteraciones en la temperatura, y escasez de alimentos (Dudgeon et al., 2006). Al compartir el hábitat los microcrustáceos y ajolotes tienen una estrecha relación. En estos sistemas hidrológicos *A. mexicanum* y los microcrustáceos también conviven con otras especies zooplanctónicas como rotíferos, otros cladóceros y copépodos (Nandini et al., 2005).

*Alona glabra* y *H. incongruens* tienen diferentes tallas (Marín, 1984; Chaparro-Herrera et al., 2011), que van de los 100 a 1000  $\mu\text{m}$  con intervalos de nado menor a 80 mm/s (Rossi & Menozzi, 1993; Ferguson, 1958; Chaparro-Herrera et al., 2011). Los ostrácodos son presa fácil de capturar en las primeras semanas de desarrollo (Chaparro-Herrera et al., 2011), al igual que los Chydoridos ya que las condiciones del medio turbio desfavorecían o impedían la captura de presas para las larvas de los ajolotes.

En cuerpos de agua someros como el Lago de Xochimilco ambiente endémico de *A. mexicanum* las consecuencias de los cambios de las interacciones tróficas pueden ser especialmente difíciles de predecir. La estructura de la comunidad está fuertemente influenciada por la interacción de los factores abióticos (turbidez) (Euliss et al., 2004), antropogénicos (modificación de los patrones hidrológicos y de uso del suelo), y factores bióticos (Peces) (Angeler

---

et al., 2003; Hanson et al., 2005). Sin embargo, el efecto de los peces y sus interacciones con los factores abióticos pueden ser especialmente importantes en estos sistemas.

Varios estudios han demostrado que la captura de las presas por depredadores acuáticos dependerá del contraste y este a su vez variará con factores tales como el tamaño del objetivo, el nivel de luz ambiental y la turbidez (Utne-Palm, 1999). Es cuestionable si esto refleja un verdadero cambio en el contraste umbral de los Ajolotes y los peces o simplemente indica que factores tales como el tamaño del objetivo, el nivel de la luz en el ambiente y la turbidez afectan la visibilidad, además de contraste. Aksnes & Giske (1993) y Aksnes & Utne (1997) sugieren un criterio de detección que combina los efectos contraste de la retina, el tamaño del objetivo de retina, y el nivel de la retina en la luz de fondo.

En los resultados del presente estudio se observa claramente una mayor preferencia de presas por parte de Tilapia tanto en el medio control como en el medio turbio. Las diferencias observadas en la agudeza visual son muy marcadas. Los ojos de pez crecen continuamente durante toda su vida. El tamaño de la lente se asocia positivamente con la longitud estándar de un pez (Carvalho et al., 2002; Dobberfuhr et al., 2005), aumenta la agudeza visual con el crecimiento del pez, pero el efecto es más pronunciado para las larvas y juveniles (Breck & Gitter, 1983). En resultados de distancia reactiva Tilapia captura presas más distantes ( $\pm 15$  cm) en medio transparente, reduciendo la distancia de las presas capturadas en medio turbio, a  $\pm 10$  cm (fig. 51). Por otro lado las larvas de *A. mexicanum* captura a sus presas en un radio de  $\pm 8$  cm con medio transparente, disminuyendo la distancia de captura en  $\pm 5$  cm con el medio turbio (fig. 51). Por lo que la complejidad del hábitat está asociada con una mayor agudeza visual (Dobberfuhr et al., 2005).

En un ambiente turbio, la navegación espacial puede ser más esforzada, lo que exige mayor agudeza visual, lo que requiere una mayor sensibilidad a el movimiento y la resolución espacial reducida (Dobberfuhr et al., 2005). Las larvas de *A. mexicanum* y *O. niloticus* viven en las mismas condiciones, lo que asegura que se someten a aproximadamente similares niveles de luz. Collin & Pettigrew (1989) han demostrado una relación entre la complejidad del hábitat y la especialización de la retina de los peces en los arrecifes de coral. Las especializaciones de la retina dieron lugar a diferencias en la agudeza visual. Similares diferencias pueden ser la razón que se observa en la mayor preferencia de presas por parte de tilapia en comparación con *A. mexicanum* observada entre la complejidad del hábitat y de la agudeza visual.

Junto con la complejidad ambiental, las estrategias de alimentación pueden ser las fuerzas motrices de la evolución del sistema visual (Collin & Shand, 2003). El hecho de que Tilapia tiene una mejor agudeza visual sugiere que los requisitos espaciales de nadar en un complejo hábitat juegan un papel muy importante en la alimentación conformado nuevas técnicas, herramientas o en otros sentidos para la captura de la presa, como el olfato o la mecanorecepción por parte de las larvas de *A. mexicanum*.

Los peces en los lagos poco profundos (Potthoff et al., 2008), pueden tener gran influencias en la calidad del agua, ciclo de nutrientes y la abundancia de anfibios, invertebrados acuáticos, plantas sumergidas, y fitoplancton (Zimmer et al., 2006). Zamor (2005) concluye que la suspensión de sedimentos y la duración de la exposición es de importancia debido al efecto negativo sobre la vida acuática. En un estudio de los efectos de la turbidez en las estrategias de alimentación de peces estuarinos en Sudáfrica, Hecht & van der Lingen (1992) encontraron que los depredadores visuales más afectados por un aumento de la turbidez fueron los planctívoros en

---

comparación con los macrobentónicos (Rowe & Dean, 1998). En nuestro estudio como se ha venido mencionando los niveles de preferencia (fig. 50) fueron elevados en los medios transparentes y bajaron en el medio turbio, cambiando el consumo de presas por presas bentónicas, hablando exclusivamente de un fenómeno de “**switch behaviour**” (Gliwicz, 2002), esto quiere decir que al no tener presas disponibles ambos depredadores en especial *A. mexicanum* cambio a las presas más disponibles por causa de la turbidez. Aunque la turbidez puede influir en varios aspectos del bienestar de los Ajolotes, en este trabajo, me concentro en el efecto de la turbidez sobre las preferencias de presas.

La alimentación visual juega un papel importante en relación con la selección de presas y la estrategia óptima de búsqueda de alimento, varios modelos describen la selección de forrajeo y las estrategias de las presas para evitar la depredación (Werner & Hall, 1974). Eggers (1977) presentó un modelo más cuantitativo basado en la capacidad visual o del campo visual, en la que se aprovechan el encuentro visual depredador-presa, la velocidad de nado y la densidad de presas (según Holling, 1966). De los pocos estudios disponibles sobre el nado de Ambystomidos (Caudata), estos sugieren que muestran un mecanismo ondulatorio parecido a nadar con cinemática como los peces anguiliformes (Août et al., 1996). Lo antes mencionado es una posible respuesta al por que las larvas de *A. mexicanum* muestran consumos por debajo de los consumos de presas de *O. niloticus* (fig. 50).

Las larvas de *A. mexicanum* nadan muy poco, utilizan sus extremidades para arrastrarse a lo largo de la parte inferior de la columna de agua o bentos (Août & Aerts, 1997) lugar donde habitan los ostrácodos (Ruiz et al., 2013). El ambiente donde habitan los ostrácodos es un lugar por lo general subterráneo con detritus y ausente de luz, además los ostrácodos son organismos que no nadan

---

mucho para desplazarse si no que utilizan sus apéndices para desplazarse sobre la superficie (Belmecheri et al., 2009). Lo anterior explica las preferencias inclinadas de *A. mexicanum* por la dieta compuesta de ostrácodos en las primeras semanas explícitamente de la primer semana a la tercer semana (fig.50). Pero a partir de la cuarta semana las preferencias por los ostrácodos disminuyen. Août & Aerts (1997) mencionan que conforme aumenta la longitud del cuerpo de *A. mexicanum* disminuye su velocidad de nado, por lo que se explica la disminución del consumo del zooplancton y el zoobentos (fig.50). *A. mexicanum*, tiene una frecuencia de nado significativamente menor que los peces (Août & Aerts, 1997), esto evita la captura de presas como lo que se observa en la figura 50, menores consumos en las dietas de *A. mexicanum*.

Las extremidades de los *Ambystomas* reducen la cinemática de natación (Août & Aerts, 1997). Liu et al., (1996) han encontrado que la metamorfosis de renacuajos es una desventaja en la natación. El desarrollo de extremidades de *A. mexicanum* se empiezan a partir de la tercera semana, y en la cuarta semana del estudio se observa una disminución de las preferencias alimentarias tanto en el medio turbio como en el medio control. Por ejemplo en la tercer semana con medio turbio se observa una preferencia de 0.3 (Alfa de Manly 0.2) para la dieta con Ostrácodos (*H. incongruens*), y en la cuarta semana disminuye a 0.15 (Alfa de Manly 0.2). En el medio control como ya se mencionó también disminuyen las preferencias de alimento por parte *A. mexicanum*, la misma dieta de ostrácodos muestra una preferencia de 0.22 (Alfa de Manly 0.2) en la tercer semana para ubicarse en la cuarta semana por debajo de la Alfa de Manly 0.2 en 0.19 (ver fig. 50).

La turbidez es un factor beneficioso para el zooplancton de tallas grandes adquiriendo protección de la turbidez sin reducir su tasa de zooplancton. Nuestros resultados muestran que los

---

efectos de la turbidez tiene un riesgo de depredación para las presas de zooplacton altamente dependiente en el tamaño de las presas debido al impacto dependiente del tamaño del coeficiente de la atenuación difusa. De manera similar, Fiksen et al., 2002 estudiaron la alimentación de peces con copépodos como presas, prediciendo que si mejora el contraste de la turbidez, la larva del pez aumenta su volumen de búsqueda. Por lo tanto cuando el coeficiente de atenuación alcanza mayores niveles, el efecto de brillo de la imagen del zooplancton comienza a degradarse aún en distancias cortas para las larvas de *A. mexicanum*. La turbidez por lo tanto puede tener un efecto positivo (anti-depredador) sobre el zooplankton, pero un efecto negativo sobre *A. mexicanum*, lo que podría explicar los cambios observados en estructura de la comunidad como una función de la turbidez. Es así, como se explica la disminución de las preferencias alimentarias de *A. mexicanum* y Tilapia en el medio turbio, reduciendo su capacidad de forrajeo y fisiológica provocando un mayor estrés.

Aumento de la intensidad de luz tiene un efecto positivo en el rango visual de los depredadores acuáticos hasta un cierto nivel de saturación (Vinyard & O'Brien, 1976; Confer et al., 1978; Utne, 1997). Para la interacción entre la luz y la turbidez, la última tiene un efecto positivo en la alimentación visual cuando el nivel de luz es de medio a alto. A bajos niveles de luz sin embargo, la detección de la presa puede ser limitada por los niveles de luz absolutos en lugar de contraste. Miner & Stein (1993) encontró el éxito en reducir la ingestión de las larvas de pez cuando bajan los niveles de luz. En nuestros experimentos la luz tuvo un efecto negativo, efecto en la detección de presas, porque la luz disminuyo y por lo tanto tuvo una retrodispersión reduciendo el contraste entre la presa y el fondo (Loew & McFarland, 1990). Lo antes mencionado lo vemos claramente en los resultados de Distancia de captura de presas con medio turbio y medio claro,



(fig. 51; tabla 3) donde en medio claro las larvas de *A. mexicanum* muestran una distancia de captura de 8.14 cm en promedio y en medio turbio 4.56 cm promedio, al igual se observa en Tilapia, medio claro 15.34 cm promedio y disminuye con medio turbio a 9.26 cm promedio. El efecto negativo de retrodispersión será más pronunciado con el aumento de la turbiedad.

El efecto negativo de la retrodispersión ha sido demostrada experimentalmente en planctívoros y bluegills (*Lepomis macrochirus*) alimentándose de *Daphnia spp.* (Vinyard & O'Brien, 1976) así como, piscívoros como las truchas (*Salvelinus namaycush*) (Vogel & Beauchamp, 1999). Sin embargo estos estudios describen la problemática en la visión de peces por el medio turbio, ¿y qué pasa con los anfibios? en especial *A. mexicanum*.

*A. mexicanum* como anfibio tiene muchas desventajas en cuanto al medio turbio. La turbidez del Lago de Xochimilco es aportada por varios factores: Turismo, agricultura desechos urbanos y peces introducidos. Tanto el turismo (trajineras) y peces introducidos re suspenden las partículas limitando la visión de las larvas de *A. mexicanum* en la alimentación como lo observamos en los experimentos, ¿Qué pasa con otros factores que provocan turbidez? Como es el caso de residuos biológicos, estos afectan el tracto digestivo aumentando la proliferación de parásitos en el estómago limitando la alimentación de las larvas de anfibios (Silva de Castro et al., 2012). En nuestros resultados no podemos observar en un periodo de dos horas (duración experimento) la proliferación de parásitos, pero si podemos hablar de un periodo de latencia (tiempo transcurrido desde el ingreso del parasito hasta que el hospedero infectado manifiesta los síntomas) (Pariaud et al., 2012). En la figura 52 podemos observar el mapeo de zona y distancia de captura de presas con medio turbio y el control agua clara de los dos depredadores analizados en este estudio.

---

Con lo observado en la figura 52 donde la amplitud de captura de Tilapia es mayor que la de *A. mexicanum* en ambos tratamientos (turbidez y agua clara), podemos mencionar que los depredadores acuáticos detectan el contraste en forma de brillo o color. La importancia relativa de color y brillo viene determinado por las características de reflectancia de la presa, el nivel de luminosidad y la distribución espectral de la luz del ambiente, así como por la sensibilidad visual de los depredadores acuáticos (Wayne, 2012). Fisiológicamente para minimizar la reducción de contraste los depredadores acuáticos (*A. mexicanum* y Tilapia) se enfrenta a dos tareas visuales - detección de anti-reflejo (oscura) y reflejante (Brillante) de los objetivos. Una forma para resolver este problema, muchos peces maximizan el contraste de ambos objetivos claros y oscuros desarrollando fotorreceptores que tienen diferentes pigmentos visuales emparejando y compensando el otro a partir del espectro de la luz ambiental bajo el agua (De Robertis et al., 2003). En lo que respecta al desarrollo ocular de los anfibios en especial de los Ambystomidos, es menos complejo ya que está más desarrollado para el medio terrestre (Deutschlander & Phillips, 1995). Por lo que es limitado en agua y con turbidez es aún más limitado, evitando la captura de sus presas.

En cuerpos de agua dulce a menudo contiene grandes cantidades de material en suspensión (humus) que rápidamente se atenúa la luz y cambia el rango espectral de la luz disponible para longitudes de onda roja o incluso infrarrojos (Bowmaker, 1995). Experimentos han prestado apoyo a la presencia de UV foto-receptores en la retina de Ambystomidos (*Ambystoma tigrinum*), Perry & MacNaughton (1991) no pudieron probar longitudes de onda por debajo de 400 nm. Sin embargo, encontraron un aumento en la sensibilidad de 450 a 400 nm que sugiere la presencia de los fotorreceptores para UV pero no para infrarrojos. Por lo tanto *A. mexicanum* per-

---

-cibe menos en ambientes turbios el color rojo de las especies zooplanctónicas como los cladóceros (Wayne, 2012), y en consecuencia la disminución de su captura como presa. Varios estudios han demostrado lo antes dicho como el de Rick et al., (2012) con poblaciones de pez stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) demostraron sensibilidad visual al rojo. Estos estudios de Rick y sus co-autores son un ejemplo de cómo la visión de color en los peces ha evolucionado para maximizar el contraste entre objetivo y la luz ambiental de su hábitat.

Distancia de reacción es un efecto donde el tamaño de la presa influye, un mayor tamaño de la presa estimula un área más grande de la retina (Dobberfuhr, 2005), que a su vez reducirá la umbral de contraste (Eggers, 1977; Nurminen & Horppila, 2006). Eggers (1977) y Aksnes & Giske (1993) predice que el campo visual depende del tamaño de presa, iluminación y turbidez. Vinyard & O'Brien (1976) observaron que el efecto negativo de la turbidez sobre la distancia de reacción de bluegills fue mayor para las presas grandes (*Daphnia pulex*) de las presas pequeñas, caso similar se observa en los depredadores analizados en este estudio (fig. 50). Tanto *A. mexicanum* y Tilapia muestran en las primeras semanas un consumo por especies pequeñas (*Alona glabra*) y conforme van creciendo muestran primeramente un consumo por especies de tallas medias como *Moina macrocopa* y *Macrothrix triserialis*, y en las últimas semanas un consumo por *Simocephalus vetulus* especie de talla grande en el medio control sin turbidez.

¿Qué pasa con el medio turbio? Minero & Stein (1993) encontraron que un depredador acuático cambia hacia una presa más pequeña en condiciones de aumento en la turbiedad. En la figura 50 podemos observar y comparar los resultados que se tienen desde la sexta semana a la octava que en el medio turbio aumenta el consumo de especies pequeñas como *A. glabra* y el ostrácodo *H. incongruens*. El cambio hacia una presa más pequeña en un entorno cada vez más tur

---

-bia predice un mayor riesgo de depredación para el zooplancton menor (Fiksen et al, 2002). En el presente estudio hemos observado que en el agua clara el zooplancton grande sufre un mayor riesgo de depredación que el zooplancton más pequeño, ya que pueden ser detectadas a largas distancias. Sin embargo, esta relación cambia cuando aumenta la turbidez, reduciendo el rango visual, y el volumen de búsqueda para presas pequeñas.

El movimiento de las presas es otro factor que ayuda en su detección (Barnes & Mingolla, 2012). Al igual que el tamaño de presa, la movilidad aumenta el área estimulada en la retina del predador, disminuyendo el umbral de contraste y el aumento de la distancia de reacción (Eggers, 1977). De las presas ofrecidas en este estudio una de las más preferidas a partir de la tercer semana y hasta el final del análisis (octava semana) es *M. triserialis* (fig. 50). De las cinco presas ofrecidas *M. triserialis* es menos activo que los chydoridos (*A. glabra*) (Fryer, 1974), es decir la natación deliberada es mayor en chydoridos y mucho menor en macrothricidos (Fryer, 1968). Por lo tanto para las larvas de *A. mexicanum* que son menos activas que los peces esta es una presa adaptable a sus condiciones, como se observa en los resultados de preferencia (ver fig. 50). Muchas especies de zooplancton de agua dulce son menos afectados cuando están unidos a sustratos sólidos, tales como litoral macrófitos (Nurminen & Horppila, 2006).

La preferencia de presas (fig. 50) y la distancia de captura (fig. 51; tabla 3; fig. 52) fue más favorable en el medio claro (control). La movilidad de las presas aumenta las posibilidades de captura de un depredador acuático en agua clara (Wissel et al., 2003; Dobberfuhl et al., 2005; Shoup & Wahl, 2009).

## Conclusiones

---

En el mundo visual de *A. mexicanum* el efecto de los niveles de turbidez naturales es una espada de doble filo. Los resultados obtenidos en este estudio indican que la turbidez puede aumentar o disminuir la capacidad visual en etapas larvales de *A. mexicanum* a través del contraste de fondo y, al mismo nivel, puede influir negativamente en la capacidad visual para la captura de las presas. Turbidez tiene por lo tanto un efecto contradictorio a diferentes niveles tróficos o en diferentes etapas de vida, que implica la turbidez como un importante factor estructurante ecológico en el medio ambiente acuático.

Depredadores que localizan a sus presas con sentidos no visuales no pueden ser afectados por la turbidez. Aumento de la turbidez puede provocar un aumento en las poblaciones de presas como cladóceros y compensar la reducción del campo visual. La distancia de captura depende de la turbidez. En medio claro la distancia de captura es dos veces mayor en una especie de presa como los microcrustáceos.

Nuestros resultados sugieren la influencia del hábitat y factores sociales en el sistema visual. Por lo tanto, los anfibios como las larvas de *A. mexicanum* son un sistema ideal para estudiar el papel de la evolución y la experiencia-dependiente en los cambios del sistema.

Se concluyó que el zooplancton utiliza como refugio la turbidez contra los depredadores. Los experimentos han demostrado que el zooplancton genera una conducta anti-depredador bajo condiciones de turbidez. Puesto que este comportamiento es costoso, una reducción en el comportamiento anti-depredador También debería resultar en un incremento compensatorio en las tasas de alimentación.



*Calidad del agua:  
Efecto negativo en la  
ecología alimentaria  
de *Ambystoma  
mexicanum* afectando  
su crecimiento*

*Respuesta de la ecología alimentaria de *Ambystoma mexicanum* y  
*Oreochromis niloticus* (Tilapia), a la calidad del agua del Lago de  
Xochimilco. (Capítulo publicado en *J. Limnol.* 2013; 72(3) 555-563)*

/Efectos de los contaminantes en las poblaciones de anfibios/

/Sustancias tóxicas principales factores que afectan el sistema de los anfibios/

/Efecto de los plaguicidas en las poblaciones de anfibios/

/Lluvia ácida como influye en las poblaciones de anfibios/

/Los metales pesados influyen en la disminución de las poblaciones de anfibios/

/Impacto de los tóxicos sobre la alimentación de *Ambystoma mexicanum*/

/Estatus de la contaminación en el Lago de Xochimilco /

/Que es la ecotoxicología/

### **Efectos de los contaminantes en las poblaciones de anfibios**

Los anfibios aparecieron hace unos 350 millones de años, siendo afectadas desde entonces por tóxicos ambientales, tales como los gases volcánicos, lo que causó muertes masivas, o de sustancias tóxicas de sus depredadores o presas (Duellman & Trueb 1994; Moorman et al., 2011).

Los anfibios actuales sobrevivieron a eventos de extinción masiva como la del Cretácico-Terciario extinción de hace 65 millones de años, cuando se especula que un meteorito impacto la tierra causando la contaminación atmosférica (Barnosky et al., 2011).

En la actualidad los anfibios están disminuyendo a nivel mundial (Blaustein et al., 1994; King et al., 2010). La contaminación ambiental antropogénica resultado de fenómenos como la guerra, la industria y la agricultura ha ido en aumento, impactando la distribución de los anfibios su reproducción, los huevos y el crecimiento de las larvas así como la mortalidad (Freda & Dunson, 1986; Freda et al., 1991; Moreira et al., 2010). El descenso de los anfibios se ha informado en al menos 17 países entre ellos México (Alford & Richards, 1999; Stuart et al., 2004). La mayoría de los anfibios están expuestos a hábitats acuáticos en diferentes etapas de su ciclo de vida, su piel es altamente permeable, que pueden ser más sensibles a las toxinas ambientales o a los cambios en los patrones de temperatura y precipitación en comparación con otros vertebrados terrestres (Alford & Richards, 1999).

### **Sustancias toxicas principales factores que afectan el sistema de los anfibios**

En comparación con otros taxones (peces, aves, mamíferos), los anfibios son más sensibles a los tóxicos de los contaminantes, debido a su piel permeable (Birge et al., 1977; Spurný et al., 2009; Baruš et al., 2012). La respuesta a los tóxicos por parte de los anfibios varia, dependiendo del contaminante, la especie de anfibio y la etapa de desarrollo del anfibio (Kerby et al., 2010).

---

Los tóxicos de los contaminantes en los anfibios son absorbidos o transferidos de la madre antes de la deposición (Collier et al., 2008). Algunos contaminantes retrasan el crecimiento de las larvas exponiéndolas a un mayor riesgo para los depredadores, retrasando el desarrollo aumenta la probabilidad de no metamorfosearse antes de que se sequen los estanques (Mann et al., 2009).

### **Efecto de los plaguicidas en las poblaciones de anfibios**

Los huevos y larvas de anfibios pueden estar expuestos a pesticidas aplicados a los cuerpos de agua para el control de malezas emergentes, o por la escorrentía o salpicaduras de los campos adyacentes a los cuerpos de agua, y a través de la deposición atmosférica (Rohr & McCoy, 2010). Los efectos de plaguicidas agrícolas en los anfibios incluyen el aumento de la mortalidad, la reducción de éxito de eclosión, retraso en el crecimiento, desarrollo anormal, cambios en el comportamiento, variación hematológica, y alteración térmica (Hayes et al., 2010). Algunos pesticidas tienen efectos negativos indirectos, como atrazina, reduce el fitoplancton y macrófitos acuáticos, en consecuencia reduce el alimento (zooplancton) (Fairchild, 2011; Villeneuve et al., 2011).

### **Lluvia acida como influye en las poblaciones de anfibios**

La lluvia ácida (pH 5) principalmente dióxido de azufre, óxido de nitrógeno y las emisiones de amoníaco-nitrógeno de plantas de energía, la industria, los vehículos y la agricultura (Day & Dallas, 2011). Un pH bajo puede ser tóxico para la biota acuática. Para los huevos de anfibios, pH letal (100% de mortalidad) oscila desde 3.0 hasta 5.8 de pH, y de 50% de mortalidad oscila entre 3.5 a 7.0 (Bergeron et al., 2011). El sistema de Monitoreo Atmosférico de la Ciudad de México (SIMAT)



reporto en el año 1989 un valor de 3.4 de pH, en el 2006 un rango de 3.65 a 7.58 y de 3.89 a 9.36 en el 2007 en el Valle de Mexico (GDF, 2008; Semarnat, 2008).

Los efectos subletales directos de la acidificación incluyen eclosiones retardadas (Home & Dunson, 1994) o tempranas (Bradford et al., 1992), comportamiento natatorio perturbado (Andren et al., 1988), y las tasas de crecimiento más lentas que resulta de la reducción en la captura de presas (Preest, 1993). Efectos subletales indirectos incluyen cambios en las fuentes de alimentos a través de impactos en las comunidades de algas y en consecuencia en el zooplancton (Vertucci & Corn, 1996), además en el cambio de las relaciones depredador-presa que resultan de la mortalidad diferencial de los depredadores y los invertebrados en los hábitats acidificados (Henrikson, 1990; Alford & Richards, 1999).

### **Los metales pesados influyen en la disminución de las poblaciones de anfibios**

El Aluminio, a menudo está asociado con el agua ácida (Freda, 1991; Oberholster et al., 2012). pH menor a 5.0 y niveles altos de aluminio puede causar problemas en el desarrollo y la supervivencia de los anfibios (Freda, 1991), incluyendo mortalidad de embriones y larvas, reduciendo el tamaño del cuerpo de las larvas de los anfibios o las tasas de crecimiento (Oberholster et al., 2012), así como el rendimiento de natación reduciendo el forrajeo (Baldwin et al., 2009). La reducción de la natación en las larvas de anfibios puede conducir a una mayor susceptibilidad a la depredación (Ortiz-Santaliestra et al., 2010).

Bifenilos policlorados (PCB) y 2,3,7,8-tetraclorodibenzo-p-dioxina (TCDD) contaminantes identificados en casi todos los ecosistemas (Jung & Walker, 1997). En México encontramos el PCB en pesticidas y agroquímicos; y TCDD en herbicidas (Moreno, 2003; Pelclová et al., 2006). Uno de

los efectos de los PCB y TCDD más visible en los anfibios es la reducción o aumento de Lthyroxine(T4) (Gutleb et al., 2000). T4 en anfibios es fundamental para la metamorfosis, el desarrollo y la reproducción en general (Jung & Walker, 1997). Además estos compuestos pueden causar pérdida del peso corporal, deterioro de la respuesta inmune, hepatotoxicidad y porfiria, cloracné y lesiones dérmicas relacionadas, carcinogénesis, teratogénesis y toxicidad para la reproducción (Gutleb et al., 2000).

### **Impacto de los tóxicos sobre la alimentación de *Ambystoma mexicanum***

Los tóxicos de los contaminantes en el agua además de encontrarse en la dieta (Soffientino et al., 2010), tienen efectos morfológicos y afectan el comportamiento de las larvas de *A. mexicanum* (Rouse et al, 1999; Gray et al., 2004). Se desarrollan deformidades en el cuerpo que evitan que las larvas se alimenten, como son deformidades de la cabeza, y en el sistema digestivo (Rouse et al, 1999). La reducción de la alimentación por nitratos se debe a la alteración de la simbiosis entre las larvas y las bacterias intestinales involucradas en la digestión, resultando el desarrollo de la metahemoglobinemia (Hecnar, 1995). En las larvas de los ajolotes los nitratos afectan el estrés deprimiendo la respuesta inmune y la hemoglobina en la sangre en larvas de los Ambystomidos (Oleksyn & Reich, 1994), evitando su alimentación o la captura de las presas. La eutrofización, por el uso intensivo de fertilizantes (nitrógeno), altera la cadena alimentaria (Rachowicz et al., 2005; Johnson et al., 2007).

### **Estatus de la contaminación en el Lago de Xochimilco**

El Lago de Xochimilco hábitat endémico de *A. mexicanum* (en la Cuenca de México) era un suministro de agua potable a principio de 1900, comenzó a ser influenciado negativamente por

efluentes de aguas residuales provenientes de las plantas de tratamiento de la Ciudad de México en 1971 (López-López et al., 2006). En 1985 en el lago de Xochimilco se vertían 2500 m<sup>3</sup> de aguas residuales sin tratar (Pineda-Flores et al., 1999). La calidad del agua en los canales de Xochimilco contienen gran cantidad de compuestos químicos inorgánicos y orgánicos, como sales, metales pesados -Cadmio, Cromo y Plomo como tóxicos y Cobre, Hierro y Manganeseo como esenciales- hidrocarburos, grasas, aceites y solventes industriales (Carey & Bryant, 1995; Thomson et al., 1999; Karraker et al., 2008).

La zona lacustre del Lago de Xochimilco se ubica prácticamente en el límite entre la zona urbana y la zona de conservación de la Ciudad de México, por lo que el efecto degradante es aún más por acciones antropogénicas. Aun cuando los usos de suelo están definidos en el decreto como Área Natural Protegida y en el Programa de Manejo, actualmente en elaboración, los usos de suelo son muy diversos, la mayor parte es para aprovechamiento productivo, que incluye la agricultura de riego, de temporal; la agricultura en chinampas con uso intensivo, de temporal en chinampas (Salles & Valenzuela, 1992). Asimismo, existe uso público por clubes deportivos para la práctica de remo y canotaje, y el turismo, particularmente paseos por canales y lagunas en embarcaciones típicas conocidas como trajineras, lo cual ha influido en otro tipo de alteraciones y contaminantes al ecosistema endémico del ajolote (Smith, 1971).

En 1987, la UNESCO designó un área de Xochimilco "Patrimonio mundial histórico y cultural" (Salles & Valenzuela, 1992), señalando la necesidad de proteger esta base de vida de la civilización. También, en 2004, el lago Xochimilco se incluyó en los Humedales de Ramsar (sitio 4MX050). Aunque se han llevado a cabo algunas medidas de restauración en Lago Xochimilco desde 1991, generalizada deterioro del ecosistema acuático está todavía muy extendido. Debido a

---

la contaminación en el Lago de Xochimilco se observa a una mezcla de contaminantes, cuyos efectos incluyen los efectos sinérgicos y antagónicos que afectan negativamente a las funciones fisiológicas y bioquímicas de los organismos acuáticos.

### **Que es la ecotoxicología**

La presencia de contaminantes en el medio acuático se ha convertido en un tema de investigación reciente. La mayoría de los países en desarrollo enfrentan problemas ambientales, como la contaminación de los cuerpos de agua (Herkovits & Pérez-Coll, 1999). Por lo que se desarrolló la ecotoxicología. El término Ecotoxicología fue propuesto por Truhaut en 1977, como una extensión natural de la Toxicología (ciencia que estudia los efectos de las sustancias tóxicas sobre los organismos), refiriéndose a dos efectos ecológicos importantes de los contaminantes: 1.-La toxicidad directa sobre los organismos; 2.-Las alteraciones del medio ambiente en el cual viven los organismos. De manera general, esta disciplina se encarga del estudio de los efectos adversos de las sustancias en los ecosistemas, mediante el análisis de las rutas de exposición, la entrada al organismo y efectos nocivos en individuos, poblaciones y comunidades (Kahru & Dubourguier, 2010).

En la ecotoxicología los efectos que importan son los que ocurren sobre las poblaciones y no sobre los individuos (Schwarzenbach, 2005). Desde una perspectiva ecotoxicológica, el hecho de que un contaminante pueda matar al 50% de los individuos de una población puede significar poco o nada, pero si ese contaminante retarda el desarrollo o madurez de un número importante de individuos pueden presentarse importantes alteraciones ecológicas. De la misma manera, si un contaminante modifica las condiciones del medio en que habitan los organismos, las consecuencias ecológicas pueden ser considerables (Waldichuk & Hegre, 1973).

---

La ecotoxicología se vale de dos herramientas básicas para realizar sus investigaciones: el monitoreo ambiental y el monitoreo biológico (Sabater et al., 2007). El monitoreo ambiental permite establecer las formas mediante las cuales se liberan los compuestos y determinar cuál es su destino en el ambiente (Cunningham et al., 2006). El monitoreo biológico, consiste en evaluar los efectos adversos de los contaminantes sobre los individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas que han estado expuestos (Vasseur & Cossu-Leguille, 2003). En este sentido, se pueden aplicar pruebas en el laboratorio o realizar estudios en campo. En este tipo de ensayos la población en estudio es aislada de las interacciones con otros organismos, compuestos y factores ambientales, es decir, se utiliza un sistema simplificado que permite conocer con mayor facilidad los efectos atribuibles a una sustancia (Moore, 2006).

Dentro de los estudios de ecotoxicología podemos hablar de dos términos importantes, bioensayo y bioindicador (Nordberg et al., 2009). Un bioensayo de toxicidad es una prueba para establecer la naturaleza y la magnitud del efecto que producirá un agente dado cuando los organismos o sistemas biológicos son expuestos a él (Connolly, 1985). Muchos bioensayos se han desarrollado para el monitoreo ambiental y entre sus aplicaciones más importantes encontramos las siguientes: a) El establecimiento de niveles permisibles de los contaminantes que son liberados al ambiente; b) El establecimiento de sitios prioritarios que requieran acciones de limpieza; c) La determinación de impactos ambientales mediante el uso de organismos biomarcadores; d) La evaluación y predicción del efecto de nuevos productos químicos en el ambiente; e) Los estudios de biodisponibilidad y bioconcentración de contaminantes; f) La comparación de la sensibilidad de varias especies de organismos a un compuesto dado; g) La evaluación de la efectividad de los sistemas de tratamiento de agua y el establecimiento de las condiciones óptimas de operación de

las plantas tratadoras; h) La evaluación de la eficiencia de los métodos de remediación de suelos (Lam & Gray, 2003).

Los Biomarcadores pueden ser indicadores bioquímicos, fisiológicos o ecológicos del estrés físico, químico o biológico en los organismos y sus poblaciones (Shugart et al., 1992). Los biomarcadores funcionan como un trazador de las reacciones que pueden ocurrir a diferentes niveles, por ejemplo a nivel molecular, celular, en el organismo completo, las poblaciones o comunidades (McCarty & Munkittrick, 1996). Su detección permite evaluar de forma temprana los efectos negativos de los contaminantes. Existen diferentes biomarcadores dependiendo del nivel de organización, por ejemplo, a nivel molecular la expresión de genes de estrés ante la exposición a un contaminante; a nivel celular el incremento en la actividad de proteínas indicadoras de estrés o enzimas involucradas en los procesos de detoxificación; en nivel especie analizar los posibles daños histológicos; posteriormente en las Poblaciones ver el efecto en las tasas de supervivencia, crecimiento y mortalidad; hasta llegar a las comunidades determinando los cambios en la diversidad y abundancia de especies (Lagadic et al., 1994; Lam & Gray, 2003; Lam, 2009; INECC, 2012).

### OBJETIVO 3

---

Determinar los efectos que tienen la calidad del agua presente en los canales de Xochimilco a través de experimentos *in situ* y *ex situ* sobre la ecología alimentaria de las larvas de *Ambystoma mexicanum* y *Oreochromis niloticus*.



### *Hipótesis 3*

---

*Ambystoma mexicanum* como anfibio es muy sensible al agua contaminada presente en el Lago de Xochimilco factor que disminuirá su consumo de presas colocándolo en una desventaja con la especie introducida *Oreochromis niloticus* especie con un amplio nivel de tolerancia a condiciones adversas, por lo que la sobrevivencia de *A. mexicanum* se verá fuertemente afectada hasta un punto de posible extinción.





## *Materiales y métodos*

---

Para determinar los efectos que tienen la calidad del agua presente en los canales de Xochimilco sobre la ecología alimentaria de las larvas de *Ambystoma mexicanum* y *Oreochromis niloticus* (tilapia), se desarrollaron pruebas de respuesta funcional y preferencia alimentaria.

Se utilizaron larvas de *A. mexicanum* y *O. niloticus* (tilapia) recién eclosionadas. Los experimentos se llevaron a cabo cada semana por ocho semanas para observar el cambio de respuesta funcional y preferencia alimentaria conforme crecían las larvas observando el efecto del agua contaminada a lo largo del tiempo (8 semanas). Las larvas de *A. mexicanum* (400 individuos) se obtuvieron del Laboratorio de Herpetología de la FES Iztacala Universidad Nacional Autónoma de México, y se incubaron de 15 a 18 ° C en un fotoperiodo de 12: 12 h. El pie de cría de *A. mexicanum* ha sido mantenido en condiciones de laboratorio por los últimos diez años anteriores. Fue imposible conseguir parejas reproductoras en condiciones naturales, por dos razones: i) *A. mexicanum* es una especie protegida, por lo que no se deja capturar animales del Lago de Xochimilco, y ii) la densidad de población en la naturaleza es menos de 0.01 ind. m<sup>-2</sup> (Chaparro-Herrera et al., 2011).

Se obtuvieron 400 larvas de *O. niloticus* recién nacidas del laboratorio de Acuicultura del Centro de Educación Ambiental Acuexcomat, Ciudad de México. Las larvas se mantuvieron a temperatura ambiente de 18-22 °C durante un fotoperíodo de 12:12 h. Estos organismos se han mantenido en condiciones de laboratorio durante los últimos 5 años, el 10% de las larvas murieron durante la primera semana. Los individuos restantes sobrevivieron hasta el período de estudio.

Las larvas de *A. mexicanum* y *O. niloticusse* mantuvieron en agua moderadamente dura (medio EPA), que se preparó disolviendo 0.095 g de  $\text{NaHCO}_3$ , 0.06 g de  $\text{CaSO}_4$ , 0.06 g de  $\text{MgSO}_4$ , y 0.002 g de KCl en un litro de agua destilada (Anon, 1985). Nuestras observaciones indican que el agua dura previene el crecimiento de hongos en la piel de las larvas de *A. mexicanum*. El uso de medio de cultivo para el depredador y la presa también ayudó a evitar el estrés durante los experimentos. Las larvas se mantuvieron en bandejas transparentes poco profundas, y fueron alimentadas *ad libitum* con una mezcla de rotíferos y cladóceros, antes y después de los experimentos.

Las presas de zooplancton y zoobentos que se utilizaron son microcrustaceos, cladóceros y ostrácodos (*Moina macrocopa*, *Simocephalus vetulus*, *Alona glabra*, *Macrothrix triserialis* y *Heterocypris incongruens*) presentes en el Lago de Xochimilco y reportadas como consumidas por larvas de *A. mexicanum* en las primeras ocho semanas de desarrollo (Chaparro-Herrera et al., 2011). Las especies se colectaron en distintas zonas, posteriormente se midieron para saber la relación del consumo con el tamaño de presa. Se realizó una tabla de tallas y localidad. Las presas se cultivaron en medio EPA alimentadas con microalgas *Chlorella vulgaris* y *Scenedesmus acutus* *ad libitum*.

El medio a estudiar fue el efecto de la calidad del agua del Lago de Xochimilco en la ecología alimentaria por lo que se utilizó agua del Lago de Xochimilco. Se filtraron cuatro litros de agua del Lago de Xochimilco con malla zooplanctónica de 20  $\mu\text{m}$  para evitar el paso de zooplancton. Se trasladó al laboratorio en contenedores manteniendo una temperatura baja utilizando hielos. Posteriormente antes de utilizar el agua en los experimentos de respuesta funcional se filtró nuevamente el agua del Lago de Xochimilco con un sistema de bomba de vacío

---

utilizando filtros millipore de 0.45  $\mu\text{m}$  para evitar el paso de otros microorganismos como protozoos, etc. Cada extracción de muestra de agua del Lago de Xochimilco se analizaban los parámetros fisicoquímicos y biológicos: Transparencia, profundidad, Conductividad, pH, nitratos, fosfatos, amonio y coliformes totales. Transparencia y profundidad se midieron con disco de secchi; pH, conductividad y temperatura se midieron con el aparato Conductronic digital de mesa con con rango de 0 a 14 pH,  $\pm -0.01\text{pH}$ ; 4 rangos de conductividad; min. De 0 a 199.9 mS y temperatura de  $-50/150^{\circ}\text{C}$ , completo con electrodo combinado de plástico enc, celda de inmersión C1 y sensor de temperatura 120V 60Hz; nitratos, fosfatos y amonio se midieron con Ecosense YSI 9100 and 9500 Photometers.

Los experimentos de preferencia de presa se realizaron en el laboratorio cada semana durante las primeras ocho semanas. Los experimentos se llevaron a cabo semanalmente para analizar el impacto de la calidad del agua del Lago de Xochimilco en la preferencia y consumo de zooplancton por *A. mexicanum* y *O. niloticus*. *A. mexicanum* y las larvas de *O. niloticus* se colocaron en agua limpia sin comida durante dos horas antes de los experimentos. El número de presas ingerido se determinó sobre la base de las diferencias entre la densidad de presa inicial y final (Domínguez-Domínguez et al., 2002). El consumo se calculó para cada especie basada en el zooplancton que queda en los vasos experimentales. Los experimentos se llevaron a cabo en recipientes de 300 ml de capacidad, con el medio EPA (ver mantenimiento de larvas en laboratorio) como un control y con el medio a estudiar agua filtrada del Lago de Xochimilco. Se establecieron tres tratamientos: 1) preferencia de presas de *A. mexicanum*: se colocaron dos larvas en 100 ml con 50 individuos de cada presa; 2) preferencia de presas de *O. niloticus*: se colocaron dos larvas en 100 ml de medio con 50 individuos de cada presa, y 3) la preferencia de presas de *A.*

*mexicanum* y *O. niloticus* juntos: se colocaron dos larvas de cada depredador en 200 ml de medio con 100 individuos de cada presa.

En los tres tratamientos se añadieron dos larvas por contenedor con el fin de garantizar el consumo de presas (Gliwicz & Wrzosek, 2008), y al final del experimento, el consumo de presas fue expresada por larva. Para cada tratamiento, se aplicaron cuatro réplicas. Los resultados se analizaron por el índice de Alfa de Manly (ver anexo) para todos los experimentos. Este índice se deriva sobre la base del número de presas consumidas en relación a la ofrecida. Los valores de  $\alpha$  mayor que  $1/m$ , donde  $m$  es el número de especies de presa ofrecidas indica preferencia, menos de  $1/m$ , la evitación y los valores mismo que  $1/m$  indica ni la selección ni la evitación (Krebs, 1999) (ver anexo 2)(fig. 53).

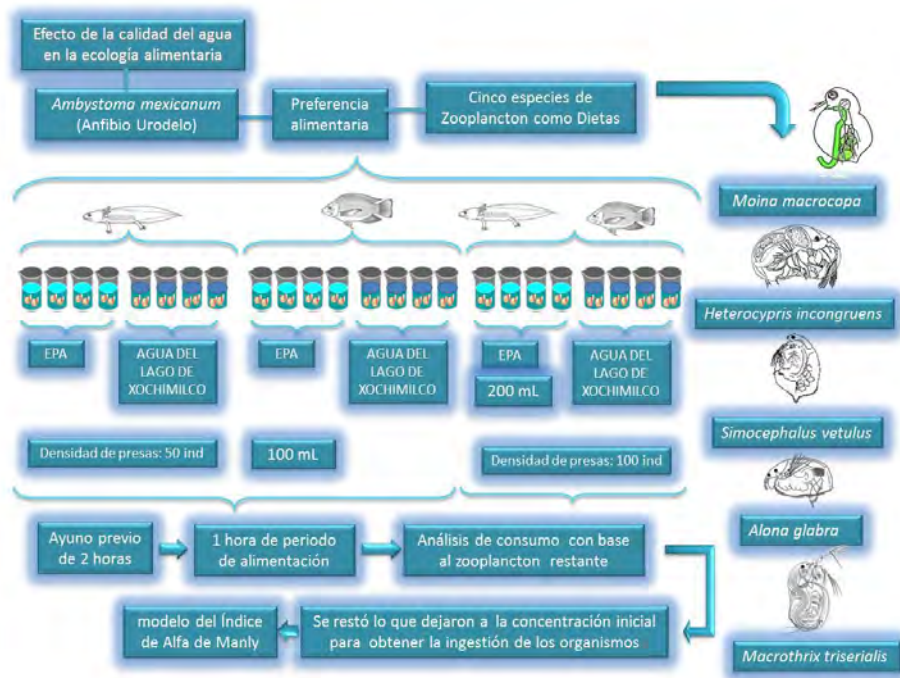


Fig. 53. Diseño experimental de Preferencias alimentarias de las larvas de *Ambystoma mexicanum* y

*Oreochromis niloticus*.

Los experimentos de respuesta funcional se realizaron en 5 densidades para las presas *A. glabra* y *M. macrocipa*: 10, 20, 40, 80, 160 ind/50 ml (Chaparro-Herrera et al., 2011). Las larvas se colocaron en un ayuno previo a los experimentos de dos horas. Posteriormente se agregaron dos larvas en vasos con 50 ml (Domínguez-Domínguez et al., 2002) del medio EPA a una temperatura de  $18 \pm 2$  °C (Smith & Smith, 1971; Valiente, 2006) conteniendo las diferentes densidades de zooplancton. Los ajolotes se alimentaron por un periodo de una hora. Pasado el tiempo de alimentación se retiraron los organismos y se realizó el análisis de lo consumido en base en el zooplancton que no consumieron las larvas y se restó lo que dejaron a lo que se colocó para sacar la ingestión de los organismos (Nandini & Sarma, 2000). Como el consumo de *A. mexicanum* y *O. niloticus* progresivo conforme va creciendo, llegando a un punto de saciación, el mejor modelo que explica este comportamiento es la constante de Michaelis-Menten donde la recta es una hipérbola similar al consumo de estos depredadores (ver Anexo 3), (Lampert & Sommer, 2007). Se aplicó la prueba estadística de ANDEVA de dos y tres vías para comparar las dietas y observar si hay diferencias significativas (fig. 54).

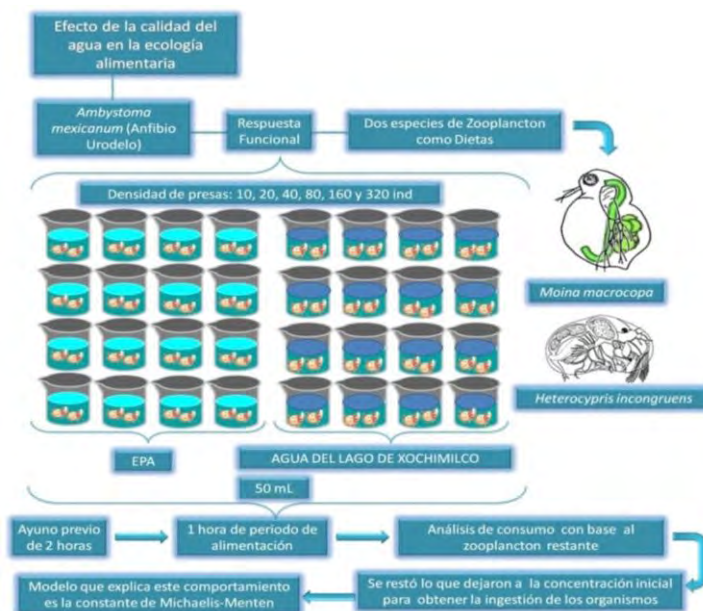


Fig.54. Diseño experimental de las respuestas funcionales de *A. mexicanum* y *O. niloticus*

## Resultados

---

En el análisis de las preferencias (fig. 55), microcrustáceos se utilizaron como presa. Todos estos taxones presa conviven en el Lago de Xochimilco con *A. mexicanum*. Los tamaños de presas variaron entre 430-2100  $\mu\text{m}$  (tabla 4).

El comportamiento de *A. mexicanum* y *O. niloticus* en términos de preferencia con la dieta ofrecida de microcrustáceo durante ocho semanas mostró diferencias distintas en función de los dos medios diferentes de estudio, el agua contaminada (Lago Xochimilco), y el medio EPA (control) (fig. 55). En la primera semana, *A. mexicanum* manifiesta una preferencia baja para microcrustáceos, consumiendo sólo dos especies: *A. glabra* y *M. macrocopa* (figura 55) tienen un tamaño de 430 y 1310  $\mu\text{m}$  respectivamente (tabla 4), en el medio ambiente contaminado. En comparación, la Tilapia mostró una preferencia por cuatro de las cinco presas a elegir (*S. vetulus*, *M. macrocopa*, *M. triserialis* y *A. glabra*). En la octava semana, el análisis de la preferencia definitiva de *A. mexicanum* en el ambiente contaminado indicó que prefería dos especies: *M. macrocopa* y *M. triserialis*. Tilapia muestra una preferencia por *M. macrocopa*, *M. triserialis*, *S. vetulus* y *H. incongruens* hasta al final del estudio (fig 55).

En los controles (fig 55), es más marcado el aumento en el consumo de todas las presas ofrecidas. En la séptima semana de *A. mexicanum*, en los experimentos del control se observó un cambio en el comportamiento de preferencia, manifestándose una preferencia por cuatro especies de las cinco que se ofrecieron (*M. macrocopa*, *S. vetulus*, *H. incongruens* y *M. triserialis*). En contraparte, en el ambiente contaminado se mostró una preferencia por dos de las especies de presas ofrecidas (*M. triserialis* y *M. macrocopa*). En lo que se refiere a las preferencias de los peces intro-

-ducidos en el medio ambiente, el control no mostró preferencia por cualquiera de las cinco especies (*M. macrocopa*, *M. triserialis*, *A. glabra*, *H. incongruens* y *S. vetulus*), en comparación con el medio contaminado, donde las preferencias se enfocaron en *A. glabra* y *S. vetulus*(fig. 55).

Tabla. 4. Medidas y origen donde se obtuvieron los taxones de los microcrustáceos utilizados como presas en los experimentos.

Especies	Longitud ( $\mu\text{m}$ ) (media $\pm$ SE)	Localidades
<i>Alona glabra</i>	430 $\pm$ 2	Lago de Chapultepec, Ciudad de México
<i>Macrothrix triserialis</i>	770 $\pm$ 15	Estanque en Veracruz, Veracruz
<i>Moina macrocopa</i>	1310 $\pm$ 20	Reservorio Manuel Avila Camacho, Puebla
<i>Simocephalus vetulus</i>	2100 $\pm$ 15	Estanque en Veracruz, Veracruz
<i>Heterocypris incongruens</i>	930 $\pm$ 13	Estanque en Guanajuato, Guanajuato

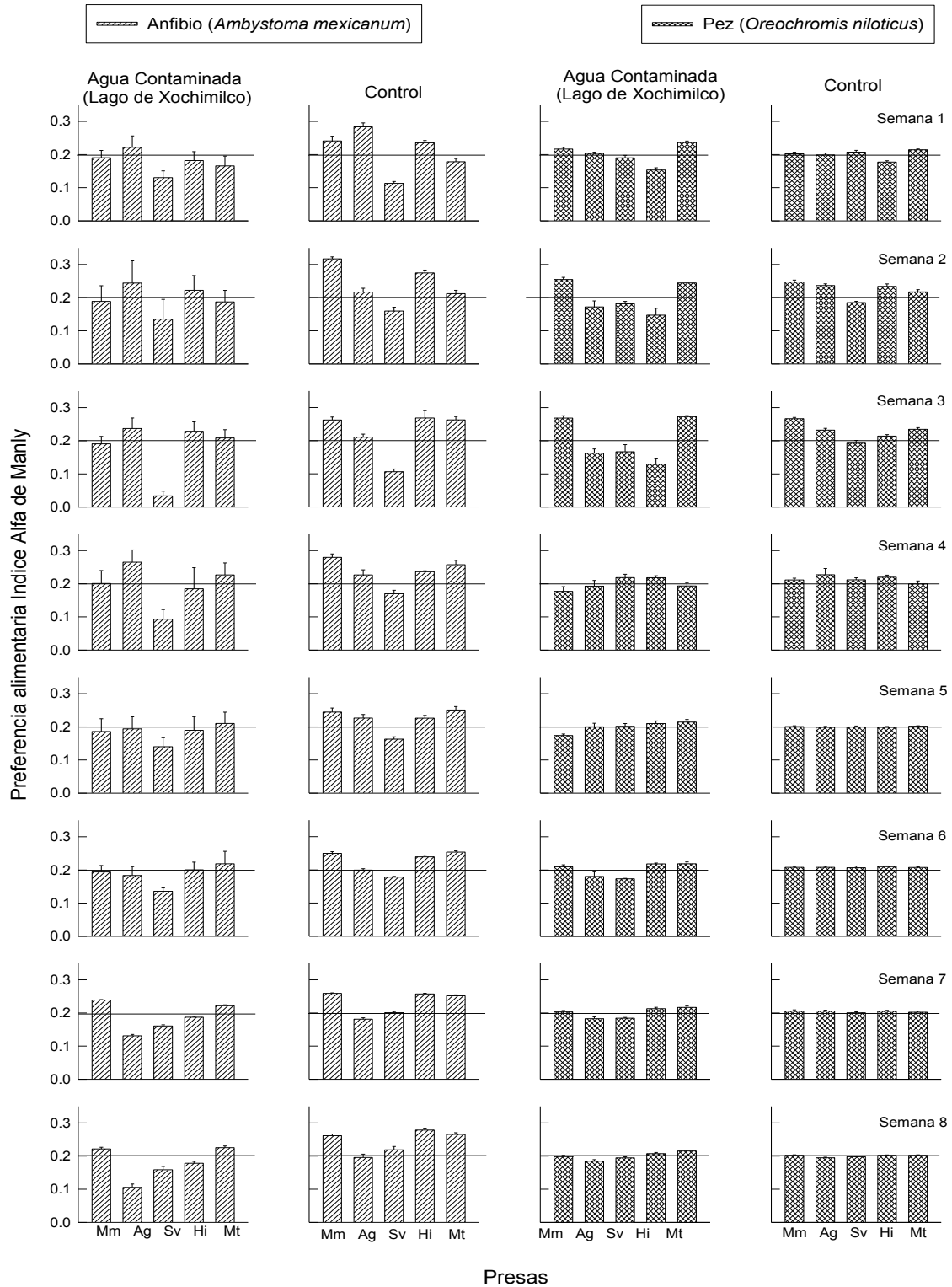


Figura 55. Preferencia Alimentaria ( $<0.2$  Alfa Manly) de *Ambystoma mexicanum* comparando con su competidor, *Oreochromis niloticus* (tilapia), en medio contaminado (agua Lago de Xochimilco) y el control (agua moderadamente dura) en las primeras ocho semanas, con cinco especies de presa; Mm= *Moina macrocopa*, Ag= *Alona glabra*, Sv= *Simocephalus vetulus*, Hi= *Heterocypris incongruens* y Mt= *Macrothrix triserialis* (media  $\pm$  SE basada en cuatro repeticiones).



---

El consumo de presas fue mayor en el medio control EPA que en el agua contaminada del Lago de Xochimilco, las presas con mayor consumo fueron, *M. macrocopa* y *H. incongruens* (fig. 56). *A. mexicanum* mostró una disminución de 73% y 74% en el consumo de *H. incongruens* (fig. 56) y *M. macrocopa* (fig. 56), respectivamente, en el medio contaminado en comparación con el control (EPA). En la dieta de *H. incongruens* (fig. 56) el consumo aumentó de 25 a 78 por ciento de la primer a la octava semana. Los ajolotes mostraron diferencias significativas en el consumo de presas en relación con el tipo de presa, la densidad de presas y la edad del depredador ( $P < 0,001$ , ANOVA de tres vías, Tabla 5) tanto para *M. macrocopa* y *H. incongruens* en ambas pruebas medio contaminado y control. Entre las especies de presa que se ofrecen, *A. mexicanum* consume valores sistemáticamente más altos de *M. macrocopa*, en particular durante las últimas semanas del período experimental (fig. 56). Con la edad, la asíntota del consumo también se desplaza a valores más altos, es decir, de 9 a 78 durante las ocho semanas. Se observó, en general, un mayor consumo de microcrustáceos en los controles (EPA). El consumo máximo de presas de las larvas de *A. mexicanum* durante el período experimental varió dependiendo de los taxones presa y medios de ensayo (fig. 56).

En cuanto a las medidas de parámetros fisicoquímicos y biológicos se observó una alta contaminación en la zona de extracción del agua para los experimentos. Con un pH de 9.22, y cuatro microorganismos por litro de coliformes totales, entre otros (tabla 6).

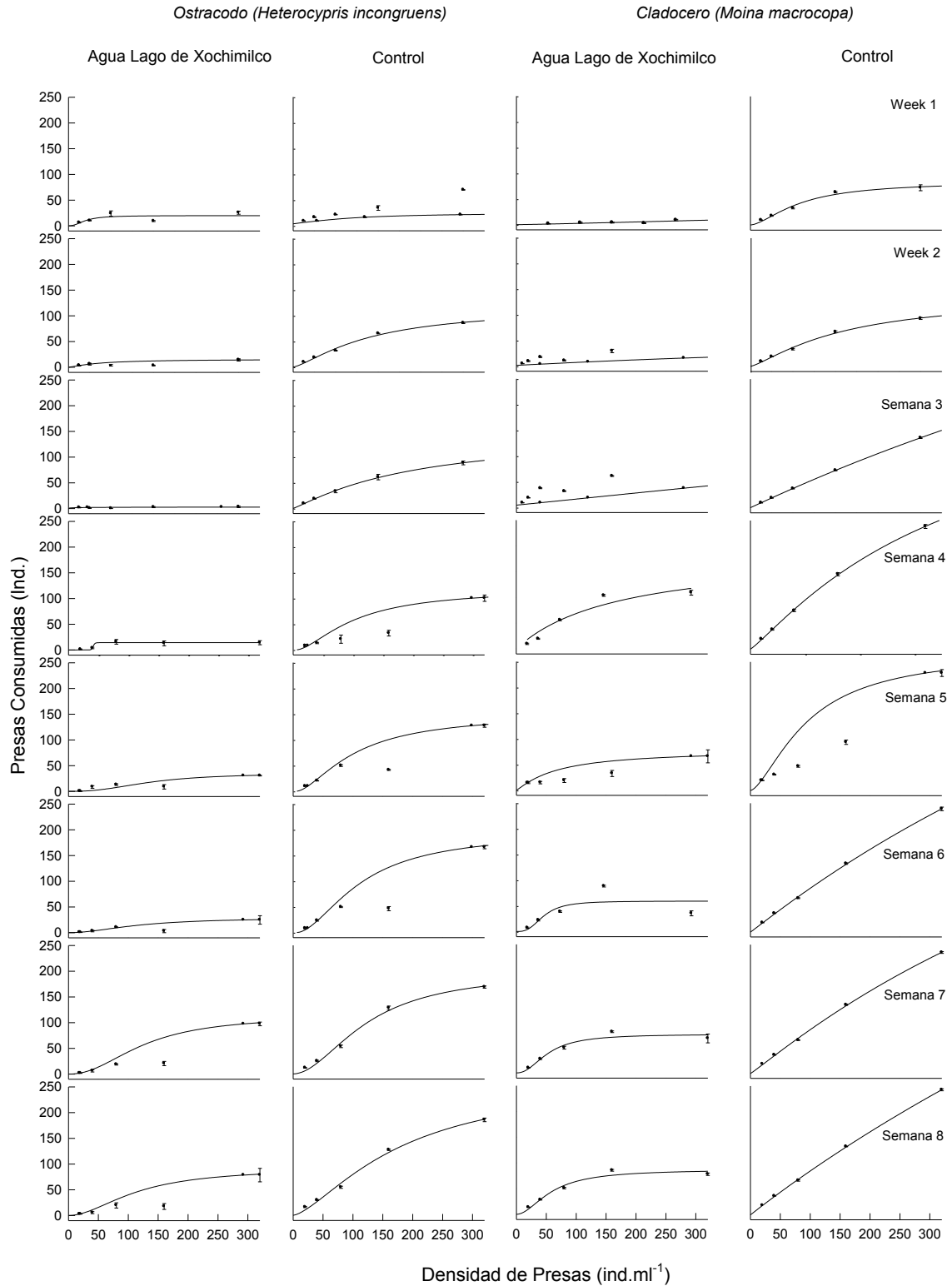


Figura 56. Respuesta funcional de *A. mexicanum* con la dieta de microcrustáceos *Heterocypris incongruens* (ostrácodo) y *Moina macrocopa* (cladócero) en un ambiente contaminado (agua del Lago de Xochimilco) y el control del agua moderadamente dura en las primeras ocho semanas (media  $\pm$  SE basado en cuatro repeticiones).

Tabla 5. ANDEVA tres vías en el consumo de presas en la respuesta funcional de *A. mexicanum*, ofreciendo microcrustáceos en dos medios (contaminado y control), durante las primeras ocho semanas de desarrollo de las larvas. SC = suma de cuadrados, GL = grados de libertad, CM = cuadrado medio, F = F-ratio.

Efecto	<i>Heterocypris incongruens</i>					<i>Moina macrocopa</i>				
	SC	GL	CM	R	P	SC	GL	CM	R	P
<i>Ambystoma mexicanum</i>										
Tratamientos										
(Agua contaminada y control)	1	130027	130027	110.117	<0.001	1	59475	59475	34	<0.001
Edad (semanas)	7	40329	5761	4.879	<0.001	7	125848	17978	10	<0.001
Residuo	309	358967	1181			251	44009	1753		
Total	319	558066	1749			259	621395	2399		

Tabla 6. Parámetros fisicoquímicos y biológicos Xochimilco.

Parámetros	Valores
Secchi (Transparencia)	22.3 cm
Conductividad	0.7 ms
pH	9.22
Nitratos	0.513 mg/L
Fosfatos	23.8 mg/L
Amonio	0.16 mg/L
Mercurio	4 µg/L
Coliformes totales	790 org/100 ml

## Discusión

---

En el presente estudio se observó que el comportamiento de alimentación de las larvas de *A. mexicanum* fue influenciado por la calidad del agua en un grado mayor que el de las larvas de tilapia. La calidad del agua en los canales del sistema lacustre Xochimilco es baja ya que se utilizan aguas residuales para llenar el Lago (Carey & Bryant, 1995; Thomson et al, 1999; Karraker et al, 2008).

Los efectos adversos de la calidad del agua fueron evidentes en los ensayos de respuesta funcional (fig. 56) donde el consumo de presas fue de alrededor del 70% más bajo en el agua del Lago de Xochimilco, en comparación con los controles. Estos cambios en el comportamiento de consumo se deben a los cambios en las capacidades sensoriales, los contaminantes interfieren con el olor, y en consecuencia con el comportamiento de alimentación de los organismos acuáticos (Hara, 1982). En los estudios de preferencia de presa se observó que en la primer semana de edad *A. mexicanum* prefiere sólo *A. glabra* en el agua contaminada del lago y en los controles prefirió *A. glabra*, *M. macrocopay* *H. incongruens*(fig. 55). *A. glabra* es preferido (fig. 55) sobre todo por su tamaño pequeño y los movimientos lentos que facilitan su captura. Raimondo et al., (1998) encontró comportamiento antidepredación deteriorado en renacuajos de rana toro expuestos a metales pesados.

La presencia de una especie invasora más resistente a la calidad del agua es otro problema importante en los esfuerzos de conservación de *A. mexicanum*. Los patrones de preferencia de presa para *O. niloticus* en el agua del lago Xochimilco no era muy diferente al de los controles (fig. 55), y por otro lado *A. mexicanum* mostró una preferencia por una mayor variedad de presas en

el agua contaminada (fig. 55). En los experimentos de preferencia (fig. 55), se encontró que pequeñas cantidades de contaminantes que no causan efectos fisiológicos pueden interferir con el comportamiento y por lo tanto alterar la interacción depredador-presa y las interacciones competitivas entre las especies (Peterson et al., 2011). Los contaminantes como los metales pesados, especialmente pueden cambiar el resultado de interacciones competitivas (Clements et al, 1992; Landis et al, 1997; Pratt et al, 1997). Nuestros resultados muestran claramente que los efectos adversos de los contaminantes en el comportamiento de alimentación son mayores en el anfibio endémico que en las especies de peces exóticos.

Los contaminantes también interfieren con el desarrollo. *A. mexicanum* durante ocho semanas mostró una disminución en el consumo tanto en pruebas de preferencia de alimentos y en los experimentos de respuesta funcional (fig. 56). Varios estudios indican que las tasas de consumo de los depredadores son significativamente más bajas en los medios contaminados (Lefcort et al., 1997). Dado que los contaminantes también causan aumento de los costos metabólicos (Rowe et al., 1998b), esta combinación puede ser más perjudicial para *A. mexicanum*, ya que daría lugar a menores tasas de crecimiento y la falta de nutrientes para el metabolismo necesario.

Hay reportes de anomalías en el desarrollo de los anfibios cuando habitan aguas contaminadas. Rowe et al., (1996) menciona que los renacuajos de rana toro (*Lithobates catesbeianus*) que viven en áreas contaminadas tienen deformidades orales resultantes del pastoreo en las zonas bajas de la columna de agua. Aunque no observamos estas deformidades, en las larvas utilizadas en los experimentos, si observamos tasas de alimentación muy bajas. Los niveles de nitratos en el Lago de Xochimilco son muy altos ya que el lago recibe aguas residuales

---

parcialmente tratadas. Las larvas recién eclosionadas de las salamandras son más susceptibles a los nitratos (Rouse et al., 1999). En los análisis de nitratos que se le hicieron a las muestras de agua se observó una concentración de 0.513 mg/l (tabla 6). Es posible que las tasas de alimentación reducidas que observamos se deben al desarrollo de metahemoglobinemia desarrollada por la concentraciones de nitrato en el agua (Hecnar, 1995). La metahemoglobina reduce la actividad de los anfibios, incluyendo la actividad de alimentación.

Las poblaciones de zooplancton en el Lago de Xochimilco, alimento de las larvas de *A. mexicanum* en las primeras semanas de desarrollo, se han visto fuertemente afectados por la presencia de las especies introducidas, principalmente los peces, *O. niloticus* (Tilapia), ya que son susceptibles a la depredación de peces. Se ha observado una alta densidad de zooplancton pequeño (<300 µm, principalmente rotíferos) y la escasez de zooplancton grande (> 1000 µm) como cladóceros, en Lago Xochimilco (Nandini et al., 2005). De acuerdo con la literatura publicada sobre el efecto de la depredación de los peces sobre las comunidades planctónicas (Gliwicz, 2003) las poblaciones de rotíferos son más resistentes a estos cambios (Sarma et al., 2001; Ramírez-Pérez et al., 2004), pero no son la presa preferida de los ajolotes (Chaparro-Herrera et al., 2011).

Las especies introducidas son conocidas por su capacidad para proliferar rápidamente (Denoël et al., 2005; Capps et al., 2009; Purcell et al., 2012), y para reducir la abundancia de zooplancton en lagos y lagunas (Sullivan, 2010). En los cultivos de tilapia, sus estrategias de forrajeo cambian su alimentación visual, centrándose casi exclusivamente en el zooplancton (Lu et al., 2009; Lisney & Hawryshyn, 2010, Sabbah et al., 2012.). Los resultados obtenidos en este estudio indican que las tasas de consumo de tilapia son más altas que las de *Ambystoma* (fig. 55 y 2). Gliwicz & Pijanowska (1989) estimaron que cuando la biomasa de zooplancton es alta (>100 mg

/ LDM), los peces introducidos en la edad 0 consumen más cladóceros. Corroborando lo anterior, nuestros resultados muestran un mayor consumo en los grandes cladóceros como *M. macrocopa* y *M. triserialis* (fig. 55), independientemente de la calidad del agua. Ha sido bien documentado que el tamaño de la estructura general del zooplancton es más pequeño en los lagos dominados por las poblaciones de peces (Iglesias et al., 2011). Lo mismo es cierto para el Lago de Xochimilco, donde el zooplancton pequeño domina en términos de número y biomasa (Enriquez-García et al., 2009).

Ha habido muchos estudios sobre la conservación y reintroducción de especies en peligro de extinción, pero pocos toman en cuenta estudios sobre su ecología o un análisis en profundidad de su hábitat. Nuestro trabajo indica claramente que los niveles de contaminación y la presencia de altas densidades de la especie exótica *O. niloticus* en el Lago de Xochimilco son algunos de los factores importantes que podrían afectar negativamente a las poblaciones de *A. mexicanum*. Ambos factores deben ser controlados para el éxito en los esfuerzos de conservación de este anfibio endémico y en peligro.

Los rayos UV-B aumentan los agentes patógenos en un pH bajo, aumentando significativamente la mortalidad embrionaria en anfibios (Blaustein et al., 2003). *Rana pipiens* reduce significativamente la supervivencia cuando se expone a los rayos UV-B y a un pH bajo (Blaustein et al., 2003). En el agua del Lago de Xochimilco observamos un pH de 9.22 (tabla 6). Los anfibios se caracterizan por su gran sensibilidad ante las condiciones ambientales (Henao & Bernal, 2011). Por lo que las variables que afecten estos cuerpos de agua pueden ser críticas para la ecología alimentaria de *Ambystoma mexicanum*, particularmente en sus primeros estadios de desarrollo. En este trabajo indirectamente se comprueba que en un pH alto se pueden generar

cambios en la conducta alimentaria como la disminución en la preferencia de presas (fig. 55) y en la respuesta funcional (fig. 56) por una presa en específico. Existen estudios que mencionan una tolerancia a los medios ácidos por parte de los anfibios, probablemente por una evolución a tolerar pH bajos (Alford & Richards, 1999).

La contaminación ambiental es por lo general sólo sospechosa de causar caídas sin evidencia directa de causa y efecto, y no es tan comúnmente citado como una causa de la disminución de anfibios en comparación con factores tales como la pérdida de hábitat. Sin embargo, en muchos casos, los niveles de sustancias tóxicas que se encuentran en la naturaleza pueden ser considerablemente inferiores a los niveles encontrados de causar mortalidad (Cooke, 1977). Por ejemplo, los embriones de la rana leopardo (*Rana pipiens*) expuestos a mercurio 10 ppb comienzan a mostrar los efectos adversos (deformidades) en el laboratorio, pero las concentraciones ambientales de agua rara vez superan los 0.1 - 1 ppb (Hayes et al., 2006). El agua que se utilizó para los experimentos contiene niveles de mercurio de 4 µg/L (tabla 6). En México la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales(SEMARNAT) en la Norma Oficial Mexicana NOM-001-SEMARNAT- 1996 (Mexicana, 1996), establece los límites máximos permisibles de mercurio en las descargas de aguas residuales en aguas y bienes nacionales de 5 µg/L. Nuestros resultados muestran una disminución en la alimentación tanto del anfibio endémico como del pez introducido en el medio agua del Lago de Xochimilco, lo que nos informa y alerta para analizar más a fondo los efectos del mercurio presente en el Lago de Xochimilco y proponer un cambio en los niveles permisibles de mercurio en el agua.

Los experimentos de ecología alimentaria tanto preferencias como respuesta funcional se realizaron desde la eclosión hasta la octava semana (fig. 55 y 56). En este periodo de ocho sema-

---



-nas las larvas de *A. mexicanum* comenzaron el proceso de metamorfosis. Durante la metamorfosis, las sustancias tóxicas pueden ser fatales (Sayim, 2008). El comportamiento o impactos teratológicos (por ejemplo, letargo, disminución de la capacidad de nadar) resultantes de la exposición a los tóxicos puede tener efectos letales al afectar la alimentación o la habilidad para escapar de los depredadores (Carey & Bryant, 1995), como lo observado en los resultados de preferencia alimentaria (fig. 55) y respuesta funcional (fig. 56). Conforme crecían los organismos el efecto era más representativo en el consumo de presas.

Efectos indirectos sobre los organismos acuáticos son la alteración en el consumo de alimentos (Shurin et al., 2012). La reducción de la alimentación por los herbicidas podrían disminuir el crecimiento y la supervivencia de las larvas de *A. mexicanum*.

La contaminación química en zonas agrícolas de Polonia causó la mortalidad de renacuajos (Fryday & Thompson, 2012). La zona lacustre del Lago de Xochimilco es principalmente una zona agrícola. Desde la época prehispánica se fragmentó el lago en pequeñas islas llamadas “*Chinampas*”, que siguen funcionando actualmente para la agricultura, utilizando pesticidas e insecticidas. Se reportó que después de utilizar herbicidas en Australia del Este la mortalidad de anfibios se elevó (Zalizniak, 2006). King (2006) reporta que anfibios localizados en zonas agrícolas muestran deformidades en la cavidad bucal evitando su alimentación. La rana verde (*Lithobates clamitans*) que habita en campos de papa rociadas con pesticidas ha sido afectada mostrando una mayor incidencia de las enfermedades y deformidades (Barney, 2011).

## Conclusiones

---

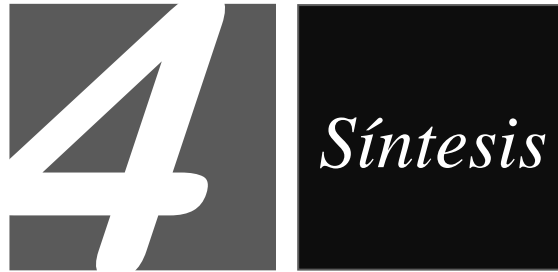
*Ambystoma mexicanum* es afectado por la aplicación de productos químicos asociados con la agricultura, principalmente en su ecología alimentaria.

Se observa una relación ecológica entre la disminución de la población y los efectos de los tóxicos presentes en el Lago de Xochimilco para las poblaciones de *A. mexicanum*. Se determinó la ecología alimentaria como una herramienta para ver el impacto negativo de los contaminantes sobre la dinámica y biología de *A. mexicanum*.

Con los resultados observados en las pruebas de preferencia alimentaria y respuesta funcional se concluye que la contaminación del Lago de Xochimilco ha impactado directamente las poblaciones de *A. mexicanum*. En su contraparte afecta menos a las poblaciones de especies introducidas como *Oreochromis niloticus*.

*A. mexicanum* muestra un consumo significativamente ( $P < 0.05$ ) diferente en los dos tipos de medios, con consumos bajos de presas en el medio Agua del Lago de Xochimilco en comparación con el control. Los consumos se enfocaron principalmente en presas de mayor tamaño en el medio contaminado.

Los parámetros biológicos y fisicoquímicos del Lago de Xochimilco presentan variaciones en sus concentraciones, influyendo en el comportamiento alimentario de *A. mexicanum* de forma negativa, inhibiendo la actividad alimentaria, el movimiento para la captura de sus presas y en algunas ocasiones provocando deformidades en el tracto digestivo (Literatura consultada), la suma de estos factores podrían tener un efecto en la sobrevivencia de las larvas.



Síntesis de la evaluación del impacto de *Oreochromis niloticus* en la  
sobrevivencia y comportamiento alimentario del anfibio endémico  
*Ambystoma mexicanum* a través de cambios en la estructura de la  
comunidad zooplanctónica.

/Introducción/ Importancia de la ecología alimentaria en la  
conservación de *Ambystoma mexicanum*/Especies  
introducidas *Oreochromis niloticus* (Tilapia) una limitante  
en la ecología alimentaria de *Ambystoma mexicanum*/  
Efecto de la calidad del agua del Lago de Xochimilco en la  
ecología alimentaria de *Ambystoma mexicanum*/Turbidez  
del agua ¿Influye en la ecología alimentaria de *Ambystoma  
mexicanum*?/

La distribución original de *Ambytsoma mexicanum* se remonta al Pleistoceno, abarcando el lago extenso y somero que cubría el Valle de México, el cual estaba formado por las cuencas de Zumpango, Chalco y Xochimilco (Shaffer, 1989; Espinosa, 1996).

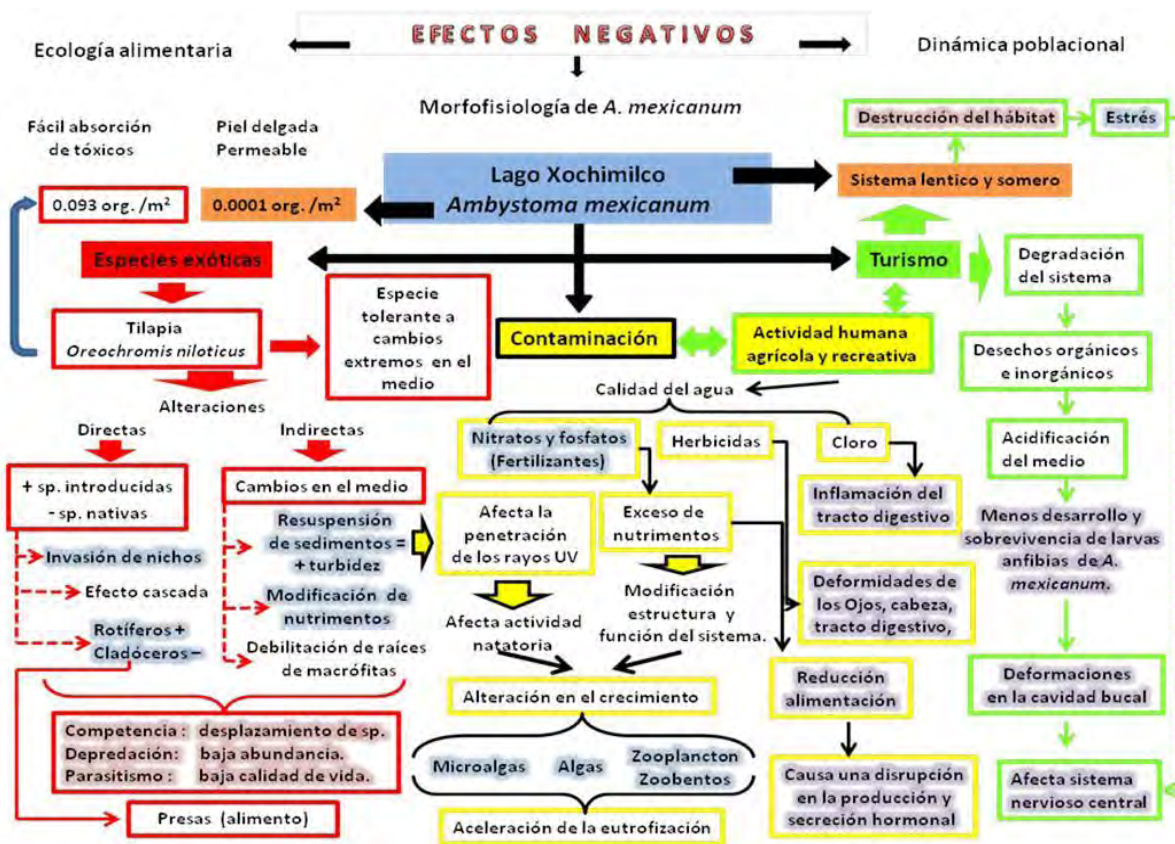
Actualmente las poblaciones de *A. mexicanum* son vulnerable por sus características biológicas, demandas sociológicas y contaminación de los medios (Beebee, 1996). El ajolote de Xochimilco ha causado interés desde que fue descubierto, sin embargo la información acerca de su hábitat y de su conducta es escasa. En la actualidad la explotación irracional a la que está sometida esta especie y la degradación de su ambiente lacustre natural, han ocasionado una problemática sobre su repoblación, que lo han puesto al borde de la extinción a pesar de la ventaja de reproducirse en forma larvaria (neotenia) (Stephan-Otto & Ensástigue, 2001). International Union for Conservation of Nature (IUCN) incluye en su lista roja de especies en peligro de extinción a *A. mexicanum*. Su estado es de Críticamente Amenazado, considerado con un riesgo extremadamente elevado de extinción en la naturaleza.

En pocas palabras la introducción por parte del hombre de especies no autóctonas, como las carpas (*Cyprinus carpus*) y las tilapias (*Oreochromis niloticus*), a los canales de Xochimilco, así como la alta contaminación y deterioro del medio son los principales factores que han ocasionado una disminución de la población de ajolotes, cuyos desoves y crías jóvenes se han visto afectados.

En conjunto o por separado la introducción de especies, la contaminación del medio (Lago de Xochimilco) que incluye el vertimiento de sustancias tóxicas y la resuspensión de partículas han afectado principalmente la ecología alimentaria de las larvas de *A. mexicanum*. La alimentación es un elemento importante en cualquier especie. Para tener condiciones favorables, la calidad, cantidad y tipo de los alimentos, influye en un buen funcionamiento de la biología en las especies.

---

La relación entre un depredador en peligro de extinción y la presa es una pieza importante en el rompecabezas de su ecología, ya que forma parte de un gran grupo de factores y conceptos que serán utilizados para salvaguardar a la especie, como es el caso de *A. mexicanum* (Jeschke et al., 2002). En el siguiente cuadro conceptual se muestran los efectos negativos, individuales o en conjunto de los factores antes mencionados en la ecología alimentaria de *A. mexicanum*:



### Importancia de la ecología alimentaria en la conservación de *Ambystoma mexicanum*

Como ya se mencionó la ecología alimentaria es importante en cualquier especie. Para tener condiciones favorables, la calidad, cantidad y tipo de los alimentos, influye en un buen funcionamiento de la biología en las especies, pero la interferencia de factores como la contami-

-nación y la introducción de especies es una realidad que pone en riesgo a especies endémicas como *A. mexicanum*.

*A. mexicanum* es similar ecológicamente a los peces depredadores; constituyendo en la actualidad el tope de la cadena alimentaria en sus sistemas estructurando la comunidad acuática. Esta especie compete con varios grupos de vertebrados (aves, anfibios y larvas de peces) e invertebrados (rotíferos, copépodos y larvas de insectos) (Abrams et al., 1996; Hubbell, 2001), que alternadamente desarrollan varias estructuras, movimientos o sustancias en defensa contra la depredación (Putman & Wratten, 1984).

Desde el desarrollo de la teoría depredador-presa, los ecólogos han reconocido la importancia teórica de la capacidad de consumo de presas por los depredadores (*A. mexicanum*), influyendo esta, en la distribución de los depredadores, como es en el caso de los ajolotes, a través del espacio, la estabilidad de los sistemas enriquecidos del depredador-presa, las correlaciones entre el enriquecimiento nutriente y la biomasa de niveles tróficos más altos (Garrick, 2001). Entender la relación entre el ajolote y sus presas, es un tema que le compete a la ecología y un componente significativo de la relación que estos tienen entre sí como depredador-presa. La ecología con la ayuda de modelos, explica estos procesos. Los modelos que utiliza sirven para calcular los efectos que tienen los depredadores sobre sus presas y viceversa las presas sobre sus depredadores (Moss, 2001).

En aspectos ecológicos como comportamiento alimentario de adultos, reproducción, y búsqueda de refugios, hay varios estudios sobre salamandras. Sin embargo, no hay información sobre la ecología alimentaria de las crías de los Ambystomidos, particularmente en *A. mexicanum*, donde en los primeros estadios es más vulnerable. Para comprender la ecología alimentaria es ne -

---

-cesario entender la relación entre el depredador y la presa (Skalski & William, 2001). El ajolote como depredador, elige cuando comer, donde comer, qué comer y cuánto basado en un número de compensaciones (Gerking, 1994).

*A. mexicanum* ingiere a su presa de uno en uno, a través de la cavidad bucal (Gerking, 1994), así mismo *A. mexicanum* selecciona su presa con base en el tamaño del cuerpo de la presa relacionándolo con la capacidad del tamaño de la boca del depredador así como la energía que se gasta y se adquiere en la captura de las presas (Gill, 2003).

Se observan ventajas opcionales cuando los ajolotes tienen más de una presa disponible, estas permiten una extensión a la consideración de compensaciones en las decisiones de alimentación. La opción depredadora que se observa en especies acuáticas como en los *Ambystomas* depende de la relación entre el tamaño de la presa y el tamaño de la cavidad bucal del depredador. *A. mexicanum* como depredador acuático, come a su presa entera, abarcando principalmente presas pequeñas fáciles de capturar y digerir. En depredadores acuáticos, la relación entre el tamaño de su boca y el tamaño de su presa tiene implicaciones importantes para la opción de captura (Juanes, 1994). Una presa de tamaño grande tiende a ser más vulnerable y por lo tanto es la presa potencial de los depredadores que tienen mayor tamaño de boca y consecuentemente empiezan a desistir de las presas más pequeñas (Gill, 2003). El contenido estomacal de los ajolotes en las primeras semanas muestra una preferencia por presas pequeñas (430  $\mu\text{m}$ ) como el cladóceros *Alona sp*, posteriormente consume especies más grandes (2161  $\mu\text{m}$ ) como *Simocephalus sp*. Las larvas grandes de *Ambystomas* son más agresivas que las pequeñas, y la presencia de larvas más grandes reduce el índice de forrajeo de las más pequeñas (Johnson, 2003).

Conforme va creciendo el depredador se observan cambios en el comportamiento alimentario, en el cual, se puede analizar con experimentos de respuesta funcional o preferencia alimentaria. Cuando ocurre un aumento significativo en la densidad de la población-presa, los depredadores responden inicialmente aumentando la intensidad de su consumo, lo que se denomina respuesta funcional. Con un modelo de respuesta funcional, se pueden predecir los efectos de cambiar las características del depredador o de la presa, observando la tendencia de la línea en las gráficas (Van der Meer & Ens, 1997). Por otro lado, se dice que un animal presenta una preferencia por un tipo particular de alimento, cuando la proporción de dicho alimento en la dieta del animal es más elevada que su proporción en el ambiente en que vive. Por consiguiente, para medir la preferencia alimentaria en el campo, no basta solo con examinar la dieta del animal (normalmente mediante el análisis del contenido intestinal y estomacal), sino también determinar la “disponibilidad” de los diferentes tipos de alimento (Begon, 1999).

El zooplancton (microcrustáceos: cladóceros, copépodos y ostrácodos; rotífero y protozoos) es un tipo de alimento muy abundante, y disponible en diferentes tallas, es preferido durante las primeras semanas de desarrollo de las larvas de *Ambystoma*. La gran variedad del zooplancton se refiere a una amplia gama de formas y tamaños que van desde 0.2 micrómetros a 2000 micras y un intervalo de nado de 2 a 80 mm/s. Estas características hacen que el zooplancton sea un alimento natural y de fácil captura para los ajolotes (Iwasa, 1982). Para el análisis de estos procesos es necesario aplicar modelos que nos muestren las tendencias, de sus preferencias alimentarias o de sus respuestas funcionales (Vakkilainen et al., 2004).

El ajolote come en las primeras semanas jóvenes, preferentemente presas de tallas entre 100 a 3000  $\mu\text{m}$ , así como con niveles de nado menores a 80 mm/seg. Las presas que se adaptan a

---



estas características son los rotíferos, cladóceros y ostrácodos. Estos grupos de zooplancton coexisten en una gran diversidad de tamaños y formas con el ajolote en condiciones naturales.

**Especies introducidas *Oreochromis niloticus* (Tilapia) una limitante en la ecología alimentaria de *Ambystoma mexicanum***

Este estudio evaluó el impacto de la competencia por el recurso alimento *O. niloticus* (Tilapia) en la sobrevivencia y comportamiento alimentario de *A. mexicanum* a través de los cambios en la estructura de la comunidad zooplanctónica. Cuando a las larvas les falta el alimento sufren altas tasas de mortalidad a causa de la inanición, el crecimiento de su cuerpo es lento, lo que hace que sean más vulnerables a los depredadores. La hipótesis de la "etapa crítica" sugiere que las larvas tienen que tener disponible alimento para su primera alimentación, es decir, cuando los recursos se agotan de los remanentes del vitelo, y tienen que ejercer su estatus de depredador (Chick & Van Den Avyle, 1999).

Las poblaciones de los ajolotes se ven afectadas por la influencia de las relaciones que presentan con otras especies, tales relaciones con otras especies puede traer consigo un fuerte cambio en su adecuación biológica (Smith, 1990). Esos cambios pueden ser representados por la competencia de un mismo recurso, como es el alimento. Al competir por el alimento, siendo escaso este, afecta su sobrevivencia, el crecimiento y su reproducción (Morin, 1984). Un claro ejemplo de esta problemática, es la competencia diaria que presentan los ajolotes con las tilapias que es una especie que fue introducida y, consume el zooplancton aplicando una gran presión depredadora y competidora, generando un aumento de grupos no susceptibles a estas interacciones como son los rotíferos y los ostrácodos siendo más susceptibles las especies de cladóceros, que son organismo con mayor aporte de energía (Chick & Van Den Avyle, 1999). Por

---

esta fuerte interacción las tilapias desplazan de su nicho efectivo a las larvas de *A. mexicanum*, que al igual que ellos son animales de forrajeo constante. Esto ha originado una gran competencia constante por el alimento disponible y *A. mexicanum* al ser desplazada tiene que explotar nuevos aportes de nutrimentos (Vanni, 1987).

Estudios de la estructura de zooplancton en el Lago de Xochimilco indica que las poblaciones de cladóceros han ido en constante decremento y otras poblaciones como los rotíferos en incremento (Nandini et al., 2005; Enríquez et al., 2009), en cuanto a las poblaciones de ostrácodos no han sufrido un cambio en su estructura (Juárez-Franco, 2010), quedando así como recurso alimenticio disponible los ostrácodos. Esta posible reestructuración de las comunidades de zooplancton es por la gran cantidad de especies invasoras como tilapia. Por lo antes mencionado, las presas disponibles para los ajolotes son los ostrácodos, ya que ambos habitan en el bentos, los vínculos tróficos dentro de los alimentos subterráneos (bentos) indican una superposición entre los ajolotes y sus presas observándose un aumento de la redundancia funcional en el ecosistema (Hoff, 1944). Es por ello que las larvas de *A. mexicanum* tienen que optar por una presa disponible en estos ambientes. Esta tendencia de estrategia para elegir el alimento es impuesta por la escasez e irregularidad de los alimentos, como es el caso del ecosistema donde habita *A. mexicanum* afectado por la introducción de especies como la tilapia, dejándolo inhabilitado en la elección de su alimento (Holeck et al., 2004).

*A. mexicanum* para subsistir en este ambiente degradado por varios factores como introducción de especies, manejo del hábitat a nivel turístico y la contaminación del medio, que le limita en la elección de sus presas, tiene que optar por un recurso que le facilite la energía para su sobrevivencia, eligiendo primeramente lo altamente disponible en su entorno y que otras especies

---

no aprovechen, además que no le confiera un gasto de energía elevado (Dupley & Woodford, 2002). Una característica principal en las especies de ambientes bentónicos es la evolución dirigida a mejorar la detección de los alimentos, el aumento en su resistencia a la hambruna y la ampliación de la gama de recursos alimentarios en su nicho en lugar de especializar sus estructuras a una fuente particular de alimento (Gibert & Deharveng, 2002). Los ajolotes tienen que alimentarse con lo disponible en su ambiente, aunque no le proporcione el 100 % de sus requerimientos alimentarios, o que esto implique más captura de presas para balancearlos. Se ha observado que en sistemas altamente contaminados, con especies introducidas y donde se da la disminución de las presas, principalmente de los cladóceros (daphnidos) ha originado que los depredadores endémicos que se encuentran cerca del litoral cambiaran su dieta a dietas bentónicas (Allan et al., 2005), como lo ocurrido en el caso de las larvas de *A. mexicanum*.

Los ostrácodos son una presa altamente disponible para *A. mexicanum*, porque son organismos que toleran la depredación descontrolada por parte de grandes poblaciones de tilapias en Xochimilco, así como altos grados de contaminación, dejándolas disponibles para los ajolotes (Laprida et al., 2006). *Heterocypris incongruens* ostrácodo reportado para Xochimilco se ha adaptado a hábitats heterogéneos a través de una estrategia mixta (Rossi & Menozzi, 1993), ya que se ha adaptado a los sedimentos gruesos, no como la mayor parte de las especies que forman parte del zooplancton, que son afectadas por los sedimentos gruesos menos consolidados (Collie et al., 2000). Otro factor que debemos tomar en cuenta, del porque la importancia de las especies como los ostrácodos, que no aporta una calidad nutricional pero si se encuentra una disponibilidad alta como presa, es que habitan como se ha menciona, en el bentos que es el mismo hábitat de los ajolotes (Evans & Stewart, 1977; Schoenly & Cohen, 1991). En el bentos la ta-

-sa de recuperación es más rápido por ser un lugar físicamente menos estable, habitado por especies más oportunistas como los ostrácodos (Ferguson, 1958). El bentos del Lago de Xochimilco es un lugar anóxico donde habitan muy pocas especies por lo que no hay muchas presas disponibles para los ajolotes. Los ostrácodos son organismos bentónicos adaptables a los ambientes anoxicos (Collie et al., 2000).

### **Efecto de la calidad del agua del Lago de Xochimilco en la ecología alimentaria de *Ambystoma mexicanum***

El Lago de Xochimilco está en constante deterioro (Smith, 1969). La calidad del agua en los canales y laguna del sistema lacustre es considerada de mala calidad debido a que son alimentados en parte por agua tratada y residual, conteniendo gran cantidad de compuestos químicos inorgánicos y orgánicos, como sales, metales pesados Cadmio, Cromo y Plomo como tóxicos y Cobre, Hierro y Manganeso como esenciales- hidrocarburos, grasas, aceites y solventes industriales (Carey & Bryant, 1995; Thomson et al., 1999; Karraker et al, 2008). La zona lacustre del Lago de Xochimilco se ubica prácticamente en el límite entre la zona urbana y la zona de conservación de la Ciudad de México, por lo que el efecto degradante es aún más por acciones antropogénicas. Asimismo, existe uso público por clubes deportivos para la práctica de remo y canotaje, y el turismo, particularmente paseos por canales y lagunas en embarcaciones típicas conocidas como trajineras, lo cual ha influido en otro tipo de alteraciones y contaminantes al ecosistema endémico del ajolote (Smith, 1969).

El turismo en esta zona tiene grandes aportaciones de contaminantes al sistema, por ejemplo con metales pesados, que contienen los combustibles de las lanchas, el vertimiento de materia orgánica o contaminación biológicas proveniente de los centros turísticos, asimismo, el

---

agotamiento de los manantiales para agua potable y en consecuencia introducción de aguas residuales tratadas, ocasionando la pérdida de la calidad (Maderey, 1994; Aguilar & Ibáñez, 1995; Clancy, 2001). A continuación se describen los efectos de algunos contaminantes presentes por actividades antropogénicas en el Lago de Xochimilco:

El nitrógeno es el contaminante omnipresente altamente tóxico para los anfibios (Rouse et al., 1999). El nitrógeno más tóxico para la biota es el amoníaco, seguido por nitritos y nitratos (Knutson et al., 2004). Xochimilco como zona agrícola, las principales fuentes de nitrógeno del agua son los fertilizantes nitrogenados. Por parte del turismo que se ejerce en el lugar tenemos un aporte de nitrógeno por fertilizantes del césped, residuos biológicos, aguas residuales para mantener un constante nivel de agua y la deposición atmosférica de la quema de combustibles fósiles que se emplea en las embarcaciones que proporcionan un servicio (Griffis-Kyle & Ritchie, 2007). Las concentraciones de nitrato en los ecosistemas acuáticos afectados por la agricultura y las actividades turísticas pueden superar los 100 mg/L (Knutson et al., 2004).

Las larvas recién eclosionadas de los ajolotes son más susceptibles a los nitratos (Rouse et al., 1999). Efectos morfológicos así como en el comportamiento se ven afectados en las larvas a una concentración baja de 3 mg /L (Gray et al., 2004). Estos efectos incluyen la reducción de la alimentación y la movilidad dando como resultado la pérdida de peso severa y alta mortalidad de los individuos. También se desarrollan deformidades en el cuerpo, deformidades de la cabeza, y en el sistema digestivo (Rouse et al., 1999), que evitan su alimentación como lo observado en los resultados del efecto de la calidad del agua sobre la ecología alimentaria de *A. mexicanum*. Hecnar (1995) menciona que la reducción de la alimentación por nitratos se debe a la alteración de la simbiosis entre los renacuajos y las bacterias intestinales involucradas en la digestión. También el

aumento de nitritos ocasiona una metamorfosis más precipitada en las larvas de los ajolotes (Marco & Blaustein, 1999). En las larvas adultas de los ajolotes los nitratos afectan el estrés deprimiendo la respuesta inmune y la hemoglobina en la sangre en larvas de los *Ambystomas* (Oleksyn & Reich, 1994), los niveles de glóbulos blancos y de la hemoglobina son bajos cuando se expone a una cantidad de 9.26 mg/L de nitratos (Rouse et al., 1999). Aunque el efecto de la toxicidad de los nitratos sea negativo a la fisiología y el comportamiento de los ajolotes, pocos estudios han examinado las influencias derivadas de estos efectos sobre la ecología de estas especies expuestas (Schmid, 1968). Por lo tanto, las consecuencias de la contaminación por nitratos en las poblaciones de *A. mexicanum* son difíciles de cuantificar. Sin embargo, los datos sugieren que el problema de la contaminación por nitratos es amplia y que el compuesto es suficientemente tóxico para afectar la alimentación y en consecuencia la supervivencia de las larvas de *A. mexicanum*.

Las concentraciones de pesticidas e insecticidas en Xochimilco son motivo de preocupación para toda la biota (Casas, 1988). El efecto de estos contaminantes químicos en las poblaciones de *A. mexicanum* es indirecto sufriendo las presiones naturales tales como eutrofización del ambiente, la competencia y la depredación (Davies et al., 2005). Al igual que con los nitratos la actividad natatoria y el comportamiento de la alimentación de las larvas se inhibe (Bridges, 1997), como lo que se observó en los resultados donde la calidad del agua del Lago de Xochimilco influyó mucho en la captura de presas. Al afectar el estrés de las larvas de los ajolotes se reflejó en la capacidad competitiva, la vulnerabilidad a la depredación, o la duración del período larval. Así mismo los insecticidas tienen un efecto directo negativo en las poblaciones de zooplancton, reducen o eliminan el zooplancton y los invertebrados de los que se alimentan las

larvas de *A. mexicanum* originando efectos indirectos en las poblaciones de los ajolotes (Fischer et al., 2001), siendo estos principal fuente de alimento en las primeras semanas de vida de las larvas, los pesticidas e insecticidas tiene efectos directos sobre el perifiton y el fitoplancton fuente de nutrientes del zooplancton (Cottingham et al., 2004), por lo que indirectamente afecta la cadena trófica del ajolote influyendo en un efecto cascada.

La destrucción y alteración del hábitat causada por la actividad turística en el lago limita las áreas de refugio y oviposición para las larvas de *A. mexicanum* (Stuart et al., 2004). El problema se ha acentuado debido al cierre de canales y zanjas. La circulación del agua, también está siendo afectada por el crecimiento excesivo de vegetación acuática y por la acumulación de azolves. En general, los canales de Xochimilco presentan eutrofización, con alto contenido de sales y baja proporción de sodio. En cuanto a la contaminación biológica se han obtenido registros altos de coliformes fecales, rebasando los niveles permisibles (Coutiño, 1981). Por estas acciones se han presentado nuevas enfermedades llamadas emergentes (Daszak et al., 1999), ya que se proporcionan los medios para la proliferación de algunos parásitos como los trematodos (Daszak et al., 2003). Un ejemplo es el trematodo *Ribeiroia ondatrae* asociado con alteraciones de las extremidades en algunos anfibios, evitando su movilidad y la captura de sus presas (Johnson et al., 2007). Un sinnúmero de enfermedades por esta causa están afectando a los ajolotes, por mencionar a algunas esta, el hongo conocido como “el hongo asesino” (*Batrachochytrium dendrobatidis*) causante de la quitridiomycosis que es la principal enfermedad de la disminución del casi 80% de las poblaciones de anfibios a nivel mundial (Ron, 2005).

**Turbidez del agua ¿Influye en la ecología alimentaria de *Ambystoma mexicanum*?**

Nunca se terminaría de mencionar y enumerar los efectos de los contaminantes en los organismos de *A. mexicanum*, por mencionar los últimos más importantes tenemos: el estrés que implica sobre los ajolotes el movimiento de las trajineras, resuspendiendo los sustratos, las pequeñas olas debilitan las chinampas aumentando las partículas en el medio (turbidez), esta turbidez disminuye su visibilidad colocándolas en constante desventaja con especies introducidas por el recurso alimento (Valiente, 2006).

Los efectos de la turbidez sobre la alimentación de *A. mexicanum* es reducirla, en los experimentos se observó consumos de presas más bajos en comparación con los consumos de las larvas de *O. niloticus* (Vinyard & O'Brien, 1976; Bruton, 1985). Esto se debe a que las larvas de *A. mexicanum* depende de su visión en la detección de presas, y el aumento de turbidez disminuye su distancia reactiva. Sin embargo, la eficiencia de la alimentación de los peces no siempre disminuye constantemente con el aumento de la turbidez, es por lo cual sus consumos de presas fueron mayores. Turbidez superior a 30 NTU suelen dar lugar a una reducción de la eficiencia de alimentación en comparación con agua limpia (Vinyard & O'Brien 1976; Utne-Palma, 1999), que es lo que ocurre en el Lago de Xochimilco.

La explicación más cercana a este fenómeno en la competencia por el alimento entre *A. mexicanum* y *O. niloticus* es que durante la búsqueda de presas planctónicas, el pez *O. niloticus* observa de forma tridimensional en el agua para capturar a las presas, mientras que en el caso de *A. mexicanum* observa a sus presas de forma bidimensional. El efecto de la turbidez en la alimentación de *A. mexicanum* es debido a la disminución de la intensidad de la luz y el aumento de la dispersión de la luz, teniendo este último efectos más pronunciados. Contraste entre la presa

---



y su fondo es más importante que el nivel absoluto de la capacidad de detectar a sus presas (Hemmings, 1966). La dispersión de luz por partículas en suspensión es perjudicial, ya que interfiere con el nivel de luz de fondo reduciendo el contraste.

Los resultados de los experimentos del efecto de la turbidez en la alimentación fueron coherentes con la hipótesis de que cuando *A. mexicanum* se alimenta en un ambiente con alta turbidez, su eficiencia de alimentación disminuye constantemente con el aumento de la turbidez. Como era de esperar, la reducción en la tasa de alimentación siguió el incremento del coeficiente de atenuación. Los resultados fueron diferentes en comparación con *O. niloticus* donde aunque fueron menores los consumos en agua turbia no fueron tan limitados como los de *A. mexicanum*. Posiblemente los efectos menores de turbidez se debieron a un aumento de contraste.

En conclusión, los resultados sugieren que cuando la turbidez es mayor a 30 NTU los organismos acuáticos en especial *A. mexicanum* que se alimenta de zooplancton, su eficiencia de alimentación disminuye constantemente a lo largo de un gradiente de aumento de la turbidez. El efecto de la turbidez es muy fuerte, ya que se ve confundido los movimientos de la presa o tienen una limitante para moverse y su detección es baja o nula.

Como un comentario final, al recapitular todos los factores que afectan a las larvas de *A. mexicanum*, se requiere urgentemente un plan de manejo donde se tome en cuenta para la reintroducción de esta especie el eliminar todos estos factores en el Lago de Xochimilco. Uno de los principales estudios es detectar el efecto que tienen cada toxico presente en la biología y ecología de las larvas de *A. mexicanum*. El efecto de algunos tóxicos se incrementa con el aumento de los rayos UV, por lo que se sugiere seguir investigando el efecto de los tóxicos presentes en Xochimilco pero con el factor UV. Se comenta mucho que en los últimos años se ha incrementado

---

el calentamiento global, recordemos que *A. mexicanum* es una especie que habita en climas de alrededor de 15 a 20 grados por lo que observar el efecto del calentamiento en el desarrollo y ecología alimentaria es un trabajo que se debe completar para una futura reintroducción en su ambiente natural el Lago de Xochimilco.



## *Anexos*

---

/ Capitulo 1: Índice de Shannon-Wiener /Capitulo 2: Índice de Alfa de Manly / Capitulo 3: Ecuación Michaelis-Menten / Capitulo 4:/artículos

## Anexo 1: Índice de Shannon-Wiener (capítulo 1)

El índice de Shannon o índice de Shannon-Wiener se usa en ecología u otras ciencias similares para medir la biodiversidad. Este índice se representa normalmente como  $H'$  y se expresa con un número positivo, que en la mayoría de los ecosistemas naturales varía entre 0 y No tiene límite superior o en todo caso lo da la base del logaritmo que se utilice. Los ecosistemas con mayores valores son los bosques tropicales y arrecifes de coral, y los menores las zonas desérticas. Las mayores limitaciones de este índice es que no tiene en cuenta la distribución de las especies en el espacio y No discrimina por abundancia, por lo que está en desuso.

La fórmula del índice de Shannon es la siguiente:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

Dónde:

$S$  – número de especies (la riqueza de especies)

$p_i$  – proporción de individuos de la especie  $i$  respecto al total de individuos (es decir la abundancia relativa de la especie  $i$ ):  $\frac{n_i}{N}$

$n_i$  – número de individuos de la especie  $i$

$N$  – número de todos los individuos de todas las especies

De esta forma, el índice contempla la cantidad de especies presentes en el área de estudio (riqueza de especies), y la cantidad relativa de individuos de cada una de esas especies (abundancia)

(Krebs, 1999)

## Anexo 2: Índice de Alfa de Manly (capítulo 2 y 3)

$$\alpha_i = (r_i / n_i) * 1 / \sum (r_j / n_j), \text{ donde } \sum \alpha_i = 1.0.$$

Dónde:

$\alpha_i$  = Índice de preferencia de Alfa de Manly para el tipo de presa i

$r_i$   $r_j$  = proporción de la especie de presa i o j en la dieta.

$n_i$ ,  $n_j$  = proporción de la especie de presa i o j en el medio.

$i$  y  $j$  = 1, 2, 3 .....m

$m$  = número de especies de presas posibles.

Si  $\alpha > 1/m$ , entonces la especie de presa i es preferida en la dieta y

si,  $\alpha < 1/m$  la especie de presa i es evitada en la dieta.

(Nandini & Sarma, 2000)

### Anexo 3: Ecuación Michaelis-Menten (Capítulo 3)

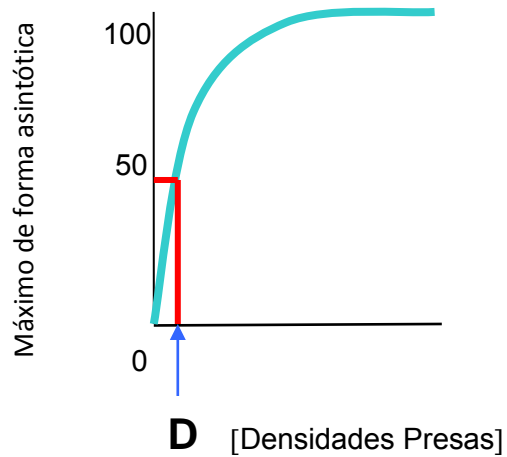
$$f(V) = \frac{kV}{D + V}$$

$f(V)$  máximo de forma asintótica.

$k$  es el máximo número de presas que puede llegar a procesar un depredador .

$D$  el número de presas necesario para que  $f(V)$  valga  $k/2$ .

$V$  densidad de la presa ofrecida



**Localización de la constante de Michaelis (D)**

(Chaparro-Herrera et al., 2011)

## Feeding behaviour of larval *Ambystoma mexicanum*

Diego de Jesus Chaparro-Herrera<sup>1</sup>, S. Nandini<sup>2,\*</sup>, S.S.S. Sarma<sup>2</sup>, Luis Zambrano<sup>3</sup>

**Abstract.** The Axolotl, *Ambystoma mexicanum*, endemic to the freshwater lakes, Xochimilco and Chalco in Mexico City, feeds on zooplankton during its larval stages. We evaluated the functional response over eight weeks of *A. mexicanum* fed different prey items found in its natural habitat (rotifers: *Brachionus havanaensis*, *B. calyciflorus*, *B. rubens* and *Plationus patulus*; cladocerans: *Moina macrocopa*, *Macrothrix triserialis*, *Alona glabra* and *Simocephalus vetulus*; and ostracods: *Heterocypris incongruens*). Zooplankton consumption by *A. mexicanum* varied in relation to the prey species and age of the larvae. Unlike oviparous fish larvae which often feed preferentially on rotifers in the first few weeks, *A. mexicanum* larvae fed more on cladocerans and ostracods. Among the cladocerans offered, larval *A. mexicanum* consumed higher numbers of *M. triserialis* and *M. macrocopa*. Feeding on the largest cladoceran tested, *S. vetulus*, increased after the fifth week. There was a consistent increase in the number of ostracods *Heterocypris incongruens*, consumed with age, from 4 to 169 prey per larva over eight weeks. The results are discussed with relation to the importance of zooplankton diet in conservation effort of this endangered species in Lake Xochimilco.

**Keywords:** Axolotl, cladocerans, feeding ecology, functional response, rotifers.

### Introduction

The Axolotl, *Ambystoma mexicanum*, is native to Mexico, with a distribution restricted to just two freshwater lakes (Xochimilco and Chalco) in the southern part of Mexico City (Armstrong and Malacinski, 1989). It is the largest member of the family Ambystomatidae reaching up to 40 cm as adults. Unlike other paedomorphic amphibians, including those of the genus *Ambystoma*, *A. mexicanum* is incapable of reproduction after metamorphosis (Smith and Smith, 1971; Voss and Shaffer, 2000). Due to degradation of its natural lake environment, *A. mexicanum* is nearly on the brink of extinction (Zambrano et al., 2006) despite the advantages of paedomorphosis (Hanken, 1999; Stephan-Otto

and Ensástigue, 2001; Denoël et al., 2005). One of the reasons is that the physical, chemical and hydrological characteristics of its habitat, Lake Xochimilco, has changed with a 90% reduction in the lake area (Valiente et al., 2010). In order to maintain the water level in the lake, partly-treated domestic waste water is being added. Agricultural fertilizers and pesticides from the neighbouring floricultural fields also find their way into the lake (Contreras et al., 2009). The exotic fish *Oreochromis niloticus*, which also feeds on zooplankton, is abundant in this water body (Valiente et al., 2010). All these factors reduce the availability of zooplankton, which is the natural diet for larval *A. mexicanum* during the first few weeks after hatching (Voss and Shaffer, 2000).

Rotifers (about 70 species), cladocerans (10 species), and ostracods, are among the main components of the zooplankton communities of Lake Xochimilco (Nandini, Ramírez-García and Sarma, 2005). The most common genera among the rotifers are *Brachionus*, *Keratella*, *Polyarthra*, *Trichocerca*, *Filinia* and *Aplanchna*. Among the microcrustaceans, *Alona glabra*, *Ceriodaphnia dubia*, *Moina macrocopa* and ostracods are the most common taxa in the canals of Xochimilco. *Ambystoma mexicanum*

1 - Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México D.F. 04510, Mexico

2 - Laboratorio de Zoología Acuática, División de Investigación y Posgrado, Edificio UMF, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, Tlalnepantla 54090, Edo. de México, México

3 - Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, México D.F. 04510, Mexico

\*Corresponding author; e-mail: nandini@servidor.unam.mx



feeds mainly by suction; it has a large buccal cavity with tiny teeth arranged in rows at the entrance of the oral cavity and a retractable tongue (Shaffer, 1989). Rotifers and cladocerans are better suited as prey for larval *Ambystoma mexicanum* in the first weeks of development, primarily due to their wide variety of shapes and sizes that easily fit the gape of the young larvae, as well as their slow swimming speed (<2 mm per second as compared to the 80 mm per second of copepods) which facilitates capture (Negrea, Botnariuc and Dumont, 1999; Nogrady, Wallace and Snell, 2005).

Information on the feeding behavior of a species, particularly during the larval stages where mortality is often the highest (Gerking, 1994; Zambrano et al., 2006), is important for both culture and conservation efforts. It has been shown that resource partitioning across larval stages favours the maintenance of facultative paedomorphosis (Denoël and Joly, 2001). Larval *A. mexicanum* in Xochimilco competes with larval *O. niloticus* for zooplankton but due to its poor eyesight (Hassinger, Anderson and Dalrymple, 1970) larval *A. mexicanum* could often be the weaker competitor.

Laboratory studies quantifying the number of zooplanktonic prey items consumed by larval axolotls in relation to the available food density reveal information which is helpful for its management and conservation (Dominguez-Dominguez, Nandini and Sarma, 2002). We tested the hypothesis that the feeding rates of larval *A. mexicanum* increase with age and that it is higher on larger sized microcrustacean prey than on rotifers as it has a large gape size since birth. The objective of this study was, to determine the rate of consumption of zooplanktonic prey (*Brachionus calyciflorus*, *B. havanaensis*, *B. rubens* and *Plationus patulus*), cladocerans (*Macrothrix triserialis*, *Simocephalus vetulus*, *Alona glabra* and *Moina macrocopa*) and the ostracod (*Heterocypris incongruens*) by the larval *A. mexicanum* during the first eight weeks following hatching. We also analyzed the gape

size-body size relationship in relation to different ages of *A. mexicanum*.

## Materials and methods

### Maintenance of *Ambystoma mexicanum*

Fertilized eggs (about 400 from one breeding pair) of *Ambystoma mexicanum*, obtained from the Laboratory of Restoration Biology at the Institute of Biology of the National Autonomous University of Mexico were incubated at 15 to 18°C at a light: dark regime of 12:12 h. These individuals have been maintained under laboratory conditions for the past ten years. It was impossible to get breeding pairs from the wild because of two reasons: i) *A. mexicanum* is a protected species, therefore it is not permitted to capture animals from Lake Xochimilco and, ii) the population density in the wild is less than 0.01 ind. m<sup>-2</sup>. About 3% of the eggs failed to hatch during the first week and nearly 40% of the hatched larvae died during the second week. All those that survived beyond this period were able to survive until the end the study period. We maintained the larvae using moderately hard water as the medium (EPA medium) which was prepared by dissolving 0.095 g NaHCO<sub>3</sub>, 0.06 g CaSO<sub>4</sub>, 0.06 g MgSO<sub>4</sub>, and 0.002 g KCl in one litre of distilled water (Anon., 1985). Our personal observations indicate that hard water prevents the growth of fungus on the skin of the axolotl. The use of the same culture medium for the predator and the prey also helped avoid stress during the experiments. The larvae were placed in shallow transparent trays and were fed *ad libitum* on a mixture of rotifers and cladocerans.

### Maintenance of zooplankton

The prey taxa, their sizes and the localities from where they were isolated are shown in table 1. All the zooplanktonic prey used in this study were cultured using EPA medium and the algal food *Scenedesmus acutus* or *Chlorella vulgaris* at a density of 0.5 × 10<sup>6</sup> to 1.0 × 10<sup>6</sup> cells ml<sup>-1</sup>, respectively. The algal species were separately batch cultured using Bold's basal medium implemented by sodium bicarbonate (Borowitzka and Borowitzka, 1988). Log phase algae were harvested, centrifuged at 3000 rpm for 5 minutes, rinsed and resuspended in a small quantity of distilled water. The density of the algal stock culture was estimated using a Neubauer haemocytometer.

### Functional response experiments

Functional response experiments were conducted at five food densities for each of the four species of rotifers (*B. calyciflorus*, *B. havanaensis*, *B. rubens* and *Plationus patulus*) and five species of microcrustaceans (cladocerans: *Alona glabra*, *Macrothrix triserialis*, *Moina macrocopa* and *Simocephalus vetulus*; ostracod: *Heterocypris incongruens*) with 4 replicates for each treatment (rotifer prey: 1, 2, 4, 6 and 8 ind. ml<sup>-1</sup>, cladocerans and ostracods. 0.2, 0.4, 0.8, 1.6 and



**Table 1.** Length of the rotifers and microcrustaceans used in the experiments and the localities from which they were obtained.

Species	Length ( $\mu\text{m}$ ) (mean $\pm$ SE)	Localities
<i>Brachionus calyciflorus</i>	185 $\pm$ 12	Lake Xochimilco, Mexico City
<i>B. havanaensis</i>	120 $\pm$ 10	Lake Xochimilco, Mexico City
<i>B. rubens</i>	108 $\pm$ 2	Lake Xochimilco, Mexico City
<i>Plationus patulus</i>	150 $\pm$ 20	Lake Xochimilco, Mexico City
<i>Alona glabra</i>	430 $\pm$ 2	Lake Chapultepec, Mexico City
<i>Macrothrix triserialis</i>	770 $\pm$ 15	Pond in Veracruz, Veracruz
<i>Moina macrocopa</i>	1310 $\pm$ 20	Manuel Avila Camacho Reservoir, Puebla
<i>Simocephalus vetulus</i>	2100 $\pm$ 15	Pond in Veracruz, Veracruz
<i>Heterocypris incongruens</i>	930 $\pm$ 13	Pond in Guanajuato, Guanajuato

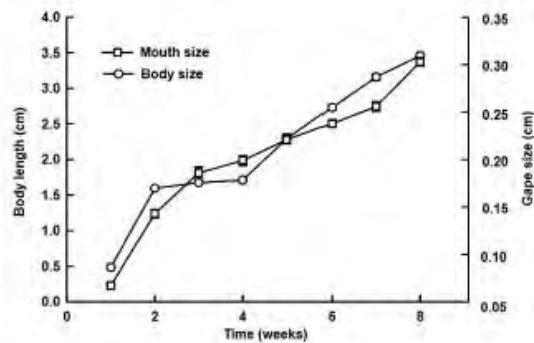
3.2 ind. ml<sup>-1</sup>). Adult zooplankton were used in the experiments. We used different densities of rotifers and microcrustaceans in the experiments since the former are more abundant in Lake Xochimilco than the latter. The functional response experiments were conducted weekly once for eight weeks, in 100 ml transparent jars containing 50 ml of EPA medium and for each prey species separately and at chosen concentrations. Larvae of *Ambystoma mexicanum* were separated from the culture tanks and starved for two hours before the experiments. We added two larvae per container in order to ensure prey consumption (Gliwicz and Wrzosek, 2008) and at the end of the experiment the prey consumption was expressed per larva. The larvae were allowed to feed for 60 minutes after which they were separated and un-consumed zooplanktonic items were enumerated. The difference between the initial and final densities of zooplankton was considered as the prey consumed by two individuals of *A. mexicanum*.

Although resource depletion during functional response tests is undesirable, we could not avoid it in this study because we did not observe the capture rate of the predator. We did observe less than 10% depletion in prey during the course of the experiment with rotifers in more than 85% of the trials; with the cladocerans and the ostracods there was 30% depletion in prey during the course of the experiment. Nevertheless, we did conduct the experiments over a period of only 60 minutes, just enough to observe consumer-dependent behaviour (Fussmann, 2008).

The differences between the values obtained in the consumption of the prey was analyzed using one way ANOVA (Sigma Plot 11).

#### Relationship between body size and gape width of *A. mexicanum*

To derive the relation between the body size of *A. mexicanum* with its gape size and to relate this to the prey items consumed, the following procedure was followed. We measured weekly the body size and mouth size of larval *A. mexicanum* during the first eight weeks using Nikon stereomicroscope (SMZ, 645) fitted with camera and later the data from the images were transformed to nearest  $\mu\text{m}$  using Helicon filter 4.26 image analyzer. Subsequently a linear regression was applied to analyze the relationship between body size and mouth size.



**Figure 1.** Body size and gape size in relation to age of *Ambystoma mexicanum* during the first eight weeks under an *ad libitum* feeding regime.

## Results

The increase in body length and gape size during the experimental period of eight weeks in larval *Ambystoma mexicanum* is shown in fig. 1. The relationship between mouth size and body size of *A. mexicanum* was linear. There was a significant relationship between body length and gape size (fig. 2). In the first eight weeks following hatching, the larvae showed an increase in the gape size. There was a significant variation in the gape size among the individuals in a size range of 1.5 to 2.0 cm; thereafter this variability decreased considerably. However, the body length of *A. mexicanum* increased more notably during the fourth to fifth week (fig. 2).

*Ambystoma mexicanum* showed variations in feeding rates depending on the prey species and age of the larvae. Among the offered diets, rotifers were consumed in lower numbers

during the first week of the experiment, but were consumed more often at a density of 8 ind. ml<sup>-1</sup> in the fourth week. *Platyonus patulus* was consumed in very low numbers during the first week but consumption increased over the eight-week observational period (fig. 3). Among the rotifer prey, and *P. patulus* were the least consumed (<10 individuals per larva) while *B. rubens*, *B. havanaensis* and *B. calyciflorus*

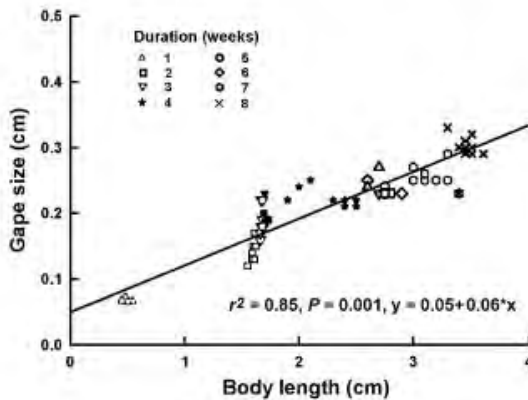


Figure 2. Relationship between body length and gape size of *Ambystoma mexicanum* cultured for eight weeks under laboratory conditions.

were consumed in higher numbers ( $P < 0.001$ , three-way ANOVA, table 2).

Compared to rotifers, cladocerans were consumed in greater numbers by the larval *A. mexicanum* (fig. 4). They fed mostly on *M. triserialis* and *M. macrocopa* (consumption >70 individuals per larva). In the diet with *S. vetulus* consumption increased from 7 to 86 individuals during the eight weeks. More than 80% of the offered *M. triserialis* and *M. macrocopa* were consumed by *A. mexicanum*. On diets of either rotifers or cladocerans, we observed significant differences in prey consumption in relation to the prey type, prey density and age of the predator ( $P < 0.001$ , three-way ANOVA, table 2).

Among the prey species offered, *A. mexicanum* consumed consistently higher numbers of the ostracod *Heterocypris incongruens*, particularly during the last few weeks of experimental period (fig. 4). With increasing age, the asymptote of ostracod consumption was also shifted to higher values i.e., from 4 to 169 prey items during the eight weeks.

We observed, in general, a greater consumption of larger zooplankton (>400  $\mu\text{m}$ ) but lower

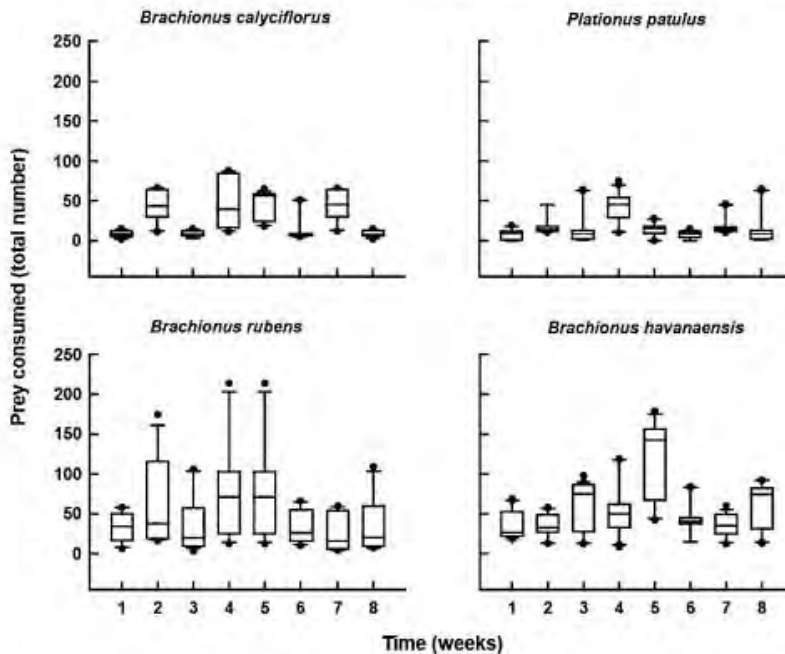


Figure 3. Functional response of *A. mexicanum* on rotifer diets during the first eight weeks. The prey species offered were a) *Brachionus calyciflorus*, b) *Platyonus patulus*, c) *Brachionus rubens* and d) *Brachionus havanaensis*.



**Table 2.** Three way ANOVA on the prey consumption by *A. mexicanum* offered rotifers and microcrustaceans, during the first eight weeks of larval development. *DF* = degrees of freedom, *SS* = sum of squares, *MS* = mean square, *F* = *F*-ratio.

Effect	Rotifers					Cladocerans				
	<i>SS</i>	<i>DF</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>SS</i>	<i>DF</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Prey species	152 961	3	50 987	4456	<0.001	10 266	4	2567	3305	<0.001
Age	131 511	7	18 787	1642	<0.001	56 214	7	8031	10 340	<0.001
Concentration	222 850	4	55 712	4869	<0.001	791 888	4	197 972	254 900	<0.001
Species*Age	113 561	21	5408	472	<0.001	55 045	28	1966	2531	<0.001
Species*Concentration	90 863	12	7571	661	<0.001	6713	16	420	540	<0.001
Age*Concentration	105 209	28	3758	328	<0.001	75 510	28	2697	3472	<0.001
Species*Age*Concentration	117 885	84	1403	122	<0.001	58 101	112	519	668	<0.001
Error	5491	480	11.46			466	600	0.78		

rates for smaller prey such as rotifers. Smaller cladocerans such as *Alona glabra* ( $409 \pm 5 \mu\text{m}$ ) were consumed during the first week but later feeding shifted towards larger cladocerans.

The maximum prey consumption by larval *A. mexicanum* during the experimental period varied depending on the prey taxa (fig. 5). Among the rotifers *B. havanaensis* was consumed in highest numbers ( $P < 0.001$ , three-way ANOVA, table 2). However, as compared to crustacean diets, rotifers were consumed in much lower numbers. *Ambystoma mexicanum* showed in decreased order of maximal cladoceran prey: *M. triserialis* > *M. macrocopa* > *A. glabra* > *S. vetulus*. Among all the prey items offered *A. mexicanum* fed most on *H. incongruens*.

## Discussion

*Ambystoma mexicanum* showed distinct changes in its feeding behavior with increasing larval age. It was quite evident that this predator did not consume high densities of rotifers during their larval stages. It consumed more cladocerans and ostracods from the first week onwards. Studies on other ambystomids, (i.e. *A. tigrinum*) also show that they prefer cladocerans (Gillis and Lauder, 1994). Larvae of fish or axolotl that have a large gape size generally prefer larger prey, particularly cladocerans (Caiola, Vargas and Sostoa, 2001). The gape size at hatching in the viviparous goodeidids, *Allotoca dugesi*

and *Ameca splendens*, as in *A. mexicanum*, were in the range of 400 to 800  $\mu\text{m}$ ; all of them showed a preference for cladocerans from birth (Dominguez-Dominguez, Nandini and Sarma, 2002; Peña-Aguado, Nandini and Sarma, 2009). It has been shown that while small individuals of the Alpine newt, *Mesotriton alpestris* and *Ambystoma tigrinum* feed on small sized prey, larger individuals can feed on both large and small prey (Denoël and Joly, 2001; Denoël, Whiteman and Wissinger, 2006). In this study we observed similar trends on a rotifer diet; when the axolotls were less than a month old they fed on rotifers but as they grew older they fed less on this prey type, although they never gave it up completely at any time during the study. The axolotls fed more on cladocerans from the first week onwards. It is quite possible that the predator did not invest in capturing the small (<200  $\mu\text{m}$ ) prey due to the low energetic returns from capturing rotifers in relation to cladocerans or ostracods (Juanes, 1994).

Among the four species of rotifers tested, *A. mexicanum* consumed *Brachionus havanaensis* in higher numbers. This suggests that the rotifer body size did not affect their capturability by larval *A. mexicanum*. *B. calyciflorus* was the largest rotifer tested compared to *B. havanaensis*. *Brachionus havanaensis* swims faster than *B. calyciflorus*, which probably increases the encounter rates and consequently the capture success. In blind invertebrate predators the velocities of prey movement increases encounter

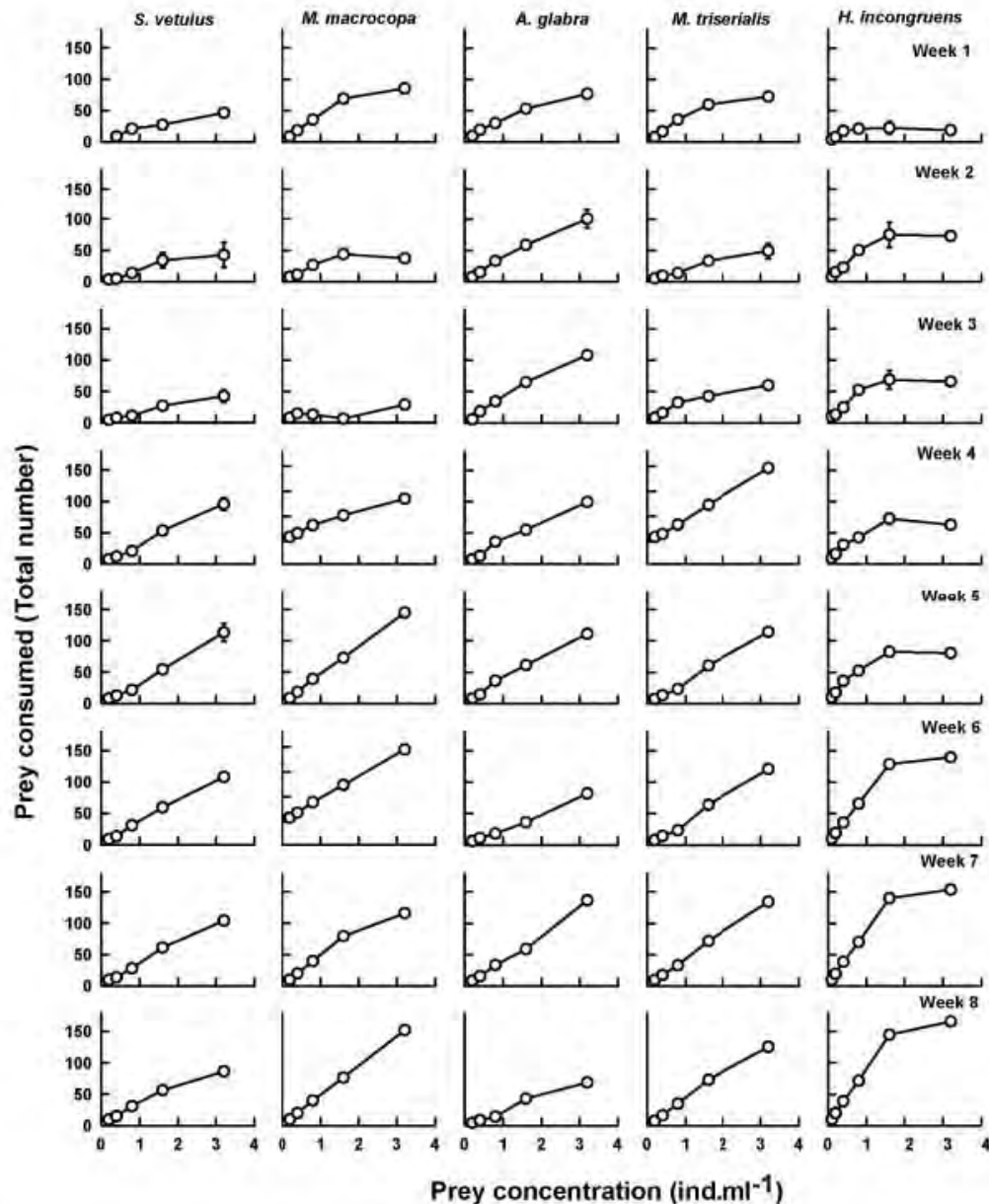


Figure 4. Functional response of *A. mexicanum* on microcrustacean diets during the first eight weeks (means  $\pm$  SE based on four replicates).

rates significantly (Sarma, 1993; Iyer and Rao, 1996). This has also been observed in visual predators (Zaret, 1980), including *Ambystoma mexicanum*. *Brachionus havanaensis* is also one of the most common species of rotifers in the canals of Xochimilco where *A. mexicanum* is endemic (Nandini, Ramírez-García and Sarma, 2005).

Although large prey imply higher energy costs in capture by *A. mexicanum* compared to lower swimming rates of rotifers, capturing cladocerans such as *Moina macrocopa* is more profitable energetically. Larvae of several fish species, particularly the large ones of viviparous taxa such as *Ameioba splendens* (Peña-Aguado, Nandini and Sarma, 2009) and *Allo-*



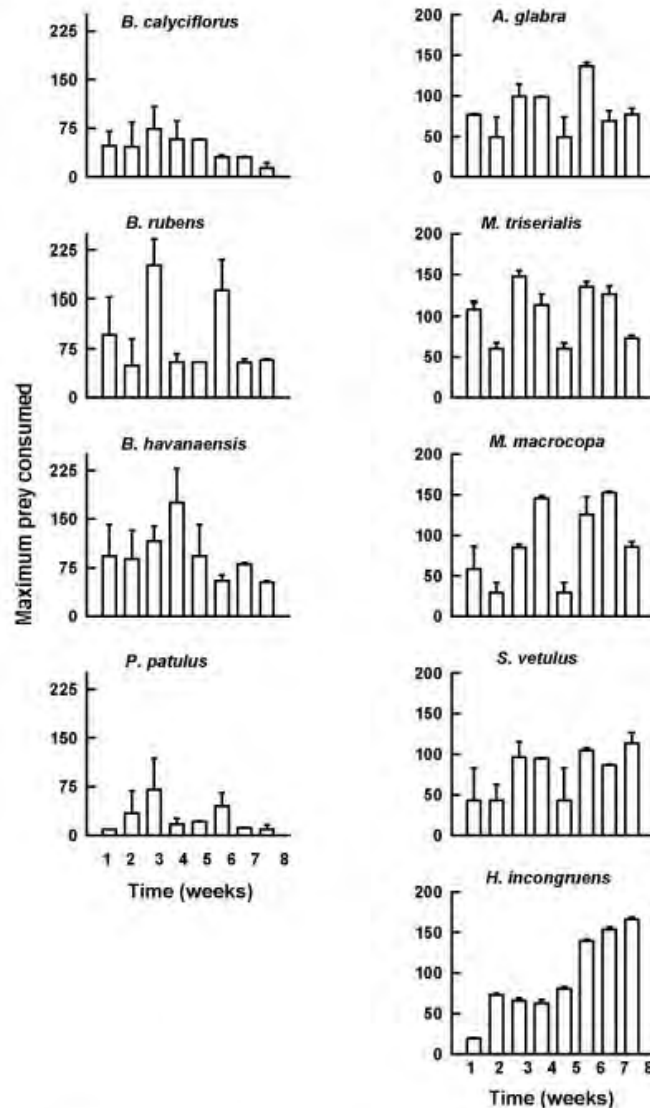


Figure 5. Maximal weekly prey consumption of *A. mexicanum* on different zooplankton diets (means  $\pm$  SE based on four replicates).

*toca dugesi* (Dominguez, Nandini and Sarma, 2002) show a highly preferential consumption of *Moina macrocopa* compared to other cladocerans such as *Alona glabra*, *Ceriodaphnia dubia* or *Daphnia pulex*. The movement of *Moina*, in particular, renders it more visible, making it one of the most highly consumed taxa by several tropical fish species (Zaret, 1980).

Among the cladocerans, the most consumed prey was *Macrothrix triserialis*, which has spines on its carapace that serves as protection

against invertebrate predation (Smirnov, 1992; Nandini and Sarma, 2005). It is possible that the consumption of *M. triserialis* was high due to the shared benthic habitat of the predator and the prey. It has been shown that *Ambystoma mabeei* also prefers large littoral cladocerans such as *Simocephalus* (McCoy and Savitsky, 2004). This observation was also supported by the fact that *A. mexicanum* consumed the littoral ostracod *Heterocypris incongruens* in highest numbers from the first week onwards. There

are very few studies on the use of ostracods as prey for fish or amphibian larvae, but our study clearly showed that these microcrustaceans are important components of the axolotls' diet.

*Ambystoma mexicanum* has rudimentary teeth, which are only designed to capture food but not to tear or chew it (Fenske, Köhler and Kretzschmar, 1995). The size range of microcrustaceans, from 500 to 4000  $\mu\text{m}$ , is well adapted to the gape size of axolotls in the first weeks because they swallow their food whole. The axolotl is not an active hunter; its feeding behaviour is more like that of a sit-and-wait predator. Larvae of *A. mexicanum* are also mostly benthic; they rarely swim up the water column for feeding (Duhon, 1989). These traits are disadvantageous to *A. mexicanum* as compared to the active and voracious fish larvae. Previous studies indicate that the young of viviparous fish often prefer cladocerans from the first week of birth as compared to those of oviparous fish, (Nandini and Sarma, 2000; Peña-Aguado, Nandini and Sarma, 2009).

Several studies on the zooplankton community of ponds inhabited by salamanders (*Ambystoma tigrinum*, Dodson and Dodson, 1971) show that these often have a very low density and diversity of microcrustaceans. Feeding studies on the alpine newts (*Mesotriton alpestris*) do not indicate they are capable of feeding so efficiently on copepods so as to reduce their population densities to nearly negligible levels (Schabetsberger and Jersabek, 2004). A later study by Schabetsberger et al. (2006) indicates that fish rather than amphibians are often responsible for a dramatic shift in the zooplankton community structure. The former feed selectively on large copepods and cladocerans, thereby reducing the interference and exploitative competition faced by small cladocerans and rotifers (Hurtado-Bocanegra, Nandini and Sarma, 2002) which increase in density and diversity. Our study clearly indicates that *A. mexicanum* is threatened by the introduction of Tilapia in the canals of Xochimilco, directly since the fish are capable of damaging the

eggs and larvae of the axolotls and indirectly by tilting the community structure in favor of rotifers (Gill, 2003; Nandini, Ramírez-García and Sarma, 2005), the least preferred prey of *A. mexicanum*.

**Acknowledgements.** Felipe Sánchez Correa (Laboratory of Herpetology of the FES Iztacala) offered advice on the maintenance of *Ambystoma* for the experiments. DJCH thanks CONACYT for a scholarship (CVU168672). SN and SSSS thank PASPA and PAPIIT-IN221111 for support.

## References

- Anonymous (1985): Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms. US Environment Protection Agency EPA/600/4-85/0 13.
- Armstrong, J.B., Malacinski, G.M. (1989): Developmental Biology of the Axolotl. Oxford University Press, London, p. 320
- Borowitzka, M.A., Borowitzka, L.J. (1988): Micro algal Biotechnology. Cambridge University, London, p. 477
- Caiola, N., Vargas, M.J., Sostoa, A. (2001): Feeding ecology of the endangered Valencia toothcarp, *Valencia hispanica* (Actinopterygii: Valenciidae). *Hydrobiologia* **448**: 97-105.
- Contreras, V., Martínez-Meyer, E., Valiente, E., Zambrano, L. (2009): Recent decline and potential distribution in the last remnant area of the microendemic Mexican Axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Biol. Conserv.* **142**: 2881-2885.
- Denoël, M. (2004): Feeding performance in heterochronic Alpine newts is consistent with trophic niche and maintenance of polymorphism. *Ethology* **110**: 127-136.
- Denoël, M., Joly, P. (2001): Size-related predation reduces intramorph competition in paedomorphic Alpine newts. *Can. J. Zool.* **79**: 943-948.
- Denoël, M., Joly, P., Whiteman, H.H. (2005): Evolutionary ecology of facultative paedomorphosis in newts and salamanders. *Biol. Rev.* **80**: 663-671.
- Denoël, M., Whiteman, H.H., Wissinger, S.A. (2006): Temporal shift of diet in alternative cannibalistic morphs of the tiger salamander. *Biol. J. Linn. Soc.* **89**: 373-382.
- Dodson, S.I., Dodson, V.E. (1971): The diet of *Ambystoma tigrinum* larvae from western Colorado. *Copeia* **4**: 614-624.
- Dominguez-Dominguez, O., Nandini, S., Sarma, S.S.S. (2002): Larval feeding behaviour of the endangered fish golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi*, implications for conservation of an endangered species. *Fisheries Manag. Ecol.* **9**: 285-291.
- Duhon, S.T. (1989): Disease control in a large colony of axolotls. *Herpetopathologia* **1**: 105-108.
- Fenske, R., Köhler, U., Kretzschmar, K. (1995): Haltung und aufzucht des Axolotls *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1798) (Husbandry and breeding of the Axolotl *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1798)). *Sauria* **17**: 21-25.



- Fussmann, G.F. (2008): Experimental measurements of functional response: What is the relevance for food web theory? *Proceedings International Association of Theoretical and Applied Limnology* **30**: 255-258.
- Gerking, S.D. (1994): *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, London, p. 416.
- Gill, A.B. (2003): The dynamics of prey choice in fish: the importance of prey size and satiation. *J. Fish Biol.* **63** (Suppl. A): 105-116.
- Gillis, G.B., Lauder, G.V. (1994): Aquatic prey transport and the comparative kinematics of *Ambystoma tigrinum* feeding behaviors. *J. Exp. Biol.* **187**: 159-179.
- Gliwicz, Z.M., Wrzosek, D. (2008): Predation-mediated coexistence of large- and small-bodied *Daphnia* at different food levels. *Am. Nat.* **172**: 358-374.
- Hanken, J. (1999): Larvae in amphibian development and evolution. In: *The Origin and Evolution of Larval Forms*, p. 61-108. Hall, B.K., Wake, M.H., Eds, Academic Press, San Diego.
- Hassinger, D.D., Anderson, J.D., Dalrymple, G.H. (1970): The early life history and ecology of *Ambystoma tigrinum* and *Ambystoma opacum* in New Jersey. *Am. Midland Nat.* **84**: 474-495.
- Hurtado-Bocanegra, M.D., Nandini, S., Sarma, S.S.S. (2002): Combined effects of food level and inoculation density on competition between *Brachionus patulus* (Rotifera) and the cladocerans *Ceriodaphnia dubia* and *Moina macrocopa*. *Hydrobiologia* **468**: 13-22.
- Iyer, N., Rao, T.R. (1996): Responses of the predatory rotifer *Asplanchna intermedia* to prey species differing in vulnerability: Laboratory and field studies. *Freshwater Biol.* **36**: 521-533.
- Juanes, F. (1994): What determines prey size selectivity in piscivorous fishes? In: *Theory and Application in Fish Feeding Ecology*, p. 79-100. Stouder, D.J., Fresh, K.L., Feller, R.J., Eds, The Belle W. Baruch library in marine science, University of South Carolina Press.
- McCoy, M.W., Savitzky, A.H. (2004): Feeding ecology of larval *Ambystoma mabeei* (Urodela: Ambystomatidae). *Southeastern Nat.* **3**: 409-416.
- Nandini, S., Sarma, S.S.S. (2000): Zooplankton preference of two species of freshwater ornamental fish larvae. *J. Appl. Ichthyol.* **16**: 282-284.
- Nandini, S., Sarma, S.S.S. (2005): Life history characteristics of *Asplanchnopus multiceps* (Rotifera) fed rotifer and cladoceran prey. *Hydrobiologia* **546**: 491-501.
- Nandini, S., Ramírez-García, P., Sarma, S.S.S. (2005): Seasonal variation in the species diversity of planktonic rotifers, in Lake Xochimilco, Mexico. *J. Freshwater Ecol.* **20**: 405-406.
- Negrea, S., Botnariuc, N., Dumont, H.J. (1999): Phylogeny, evolution and classification of the Branchiopoda (Crustacea). *Hydrobiologia* **412**: 191-212.
- Nogrady, T., Wallace, R.L., Snell, T.W. (2005): *Rotifera: Biology, ecology and systematics*. SPB, Academic Publishing.
- Peña-Aguado, F., Nandini, S., Sarma, S.S.S. (2009): Functional response of *Ameba splendens* (Family Goodeidae) fed cladocerans during the early larval stage. *Aquaculture Res.* **40**: 1594-1604.
- Sarma, S.S.S. (1993): Feeding responses of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera): laboratory and field studies. *Hydrobiologia* **255/256**: 275-282.
- Schabetsberger, R., Jersabek, C.D. (2004): Shallow males, deep females: sex biased differences in habitat distribution of the freshwater calanoid copepod *Arctodiaptomus alpinus*. *Ecography* **27**: 1-15.
- Schabetsberger, R., Grill, S., Hauser, G., Wukits, P. (2006): Zooplankton successions in neighboring lakes with contrasting impacts of amphibians and fish predators. *Int. Rev. Hydrobiol.* **91**: 197-221.
- Shaffer, H. (1989): *Natural history, ecology and evolution of the Mexican Axolotls*. Axolotl Newsletter, Indiana University.
- Smirnov, N.N. (1992): *The Macrothricidae of the world. Guides to the identification of the macroinvertebrates of the Continental Waters of the World*. SPB Academic Publishing.
- Smith H.M., Smith, R.B. (1971): *Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Volume I. Analysis of the literature on the Mexican axolotl*. John Johnson Natural History Books, Bennington, VT, USA, p. 245.
- Stephan-Otto, E., Ensástigue, L.J. (2001): El ajolote, otro regalo de México al mundo. *CONABIO, Biodiversitas* **35**: 7-11.
- Valiente, R.E.L., Tovar, A., Gonzalez, H., Eslava-Sandoval, D., Zambrano, L. (2010): Creating refuges for the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Ecol. Restoration* **28**: 257-259.
- Voss, S.R., Shaffer, H.B. (2000): Evolutionary genetics of metamorphic failure using wild-caught versus laboratory axolotls (*Ambystoma mexicanum*). *Mol. Ecol.* **9**: 1401-1408.
- Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Menezes, N., Peterson, A.T. (2006): Invasive potential of exotic aquaculture fish in American freshwater systems. *Canadian J. Fish. Aquat. Sci.* **63**: 1903-1910.
- Zaret, T.M. (1980): *Predation and freshwater communities*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 328 pp.

Received: March 3, 2011. Accepted: October 19, 2011.



## Effect of water quality on the feeding ecology of axolotl *Ambystoma mexicanum*

Diego de Jesus CHAPARRO-HERRERA,<sup>2</sup> Sarma NANDINI,<sup>1\*</sup> S.S.S. SARMA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Zoología Acuática, División de Investigación y Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, Avenida de los Barrios S/N, 54090 Tlalnepantla; <sup>2</sup>Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510 Mexico City, Mexico

\*Corresponding author: nandini@unam.mx

### ABSTRACT

*Ambystoma mexicanum*, a highly endangered species, is endemic to lake Xochimilco (Mexico City, Mexico) which currently is being negatively affected by the introduction of *Oreochromis niloticus* (Tilapia) and water pollution. During the first weeks of development, when mortality is the highest, *Ambystoma mexicanum* depends on a diet of zooplankton. The aim of this study was to check whether contamination levels in lake Xochimilco influence zooplankton consumption by similar size classes of *A. mexicanum* and *Oreochromis niloticus*. In this study, we analysed changes in the functional responses and prey preference of *A. mexicanum* and larval Tilapia in two media, one with filtered lake Xochimilco water and another one with reconstituted water. As prey we used cladocerans (*Moina macrocopa*, *Alona glabra*, *Macrothrix triserialis* and *Simocephalus vetulus*) and ostracods (*Heterocypris incongruens*). Zooplankton was offered in 5 different densities, 10, 20, 40, 80, 160 ind./mL. Prey consumption by *A. mexicanum* varied in relation to the species offered and age of the larvae. From the first week to the eighth week prey consumption by *A. mexicanum* increased by 57%. Our functional response tests showed that regardless of the prey type, prey consumption by *A. mexicanum* was lower in the contaminated water from lake Xochimilco. Among the zooplankton offered in the contaminated environment predators preferred smaller and slower moving microcrustaceans such as *Alona glabra* and *Heterocypris incongruens*. Furthermore, *O. niloticus* preferred prey such as *Moina macrocopa* and *Macrothrix triserialis* in the contaminated medium and was more voracious than the axolotl. Our results indicate that both water quality of the lake and the presence of the more resistant exotic fish adversely impact the survival of this endangered amphibian.

**Key words:** *Ambystoma mexicanum*, *Oreochromis niloticus*, invasive species, zooplankton, water pollution.

Received: January 2013. Accepted: April 2013.

### INTRODUCTION

Amphibians including axolotls are usually adversely affected by anthropogenic influences (Alford and Richards, 1999; Blaustein and Bancroft, 2007). Pollution and climate change are among the main factors that contribute to the loss of amphibian taxa globally (Rahel and Olden, 2008; Sinervo *et al.*, 2010). The consequences of pollution in ecological processes of amphibians are almost never evident. While the direct effects of pollution on growth and reproduction are easily measured, the more subtle effects on behaviour often are undocumented. For example, concentrations of nitrate-nitrogen at 3 mg L<sup>-1</sup> for 96 h affect food consumption and mobility, resulting in severe weight loss and high mortality of amphibians (Rouse *et al.*, 1999). Raimondo *et al.* (1998) have found that the predatory activity decreases in larval amphibians (*Rana catesbeiana*) exposed to heavy metals. Currently, underwater aquatic ecosystems are strongly affected by pollution (Mahaney, 1994; Lefcort *et al.*, 1997), anthropogenically caused as a result of industry, agriculture and the introduction of alien species.

There are 31 species in the genus *Ambystoma*, of which 21 species are distributed in different habitats in Mexico.

*Ambystoma mexicanum* is critically endangered, with very sparse populations in its native habitat, lake Xochimilco in Mexico City (www.iucnredlist.org) (Fig. 1). *Ambystoma mexicanum* is a neotenic amphibian measuring 25-30 cm when adult. These amphibians are mostly detritivores but adults can also feed on fish. Cannibalism has been observed in crowded colonies but is not often seen in nature (Wells, 2007). Since eggs are often deposited on the substrate, they suffer the adverse effects of exposure to pollutants from an early stage. In the developing embryonic stages *A. mexicanum* can be altered when embryos are exposed to contaminants through their uptake from the environment (Werner, 1986; Higginson and Ruxton, 2010).

Changes in feeding behaviour can be attributed to several aspects, such as changes in sensory abilities since it is known that contaminants (heavy metals) may interfere with the smell of aquatic organisms (Hara, 1982). Indirect effects are often more influential in the feeding ecology of species, even when direct effects are quantified indirect effects may result in unforeseen competitive interactions (Miller and Kerfoot, 1987). The contaminants or toxic substances may have important indirect effects on organisms with relation to their ecological settings, even if the direct effects are weak or undetectable (Lefcort *et al.*,



1997; Pratt *et al.*, 1997; Bridges and Semlitsch, 2000). One of the potentially important effects of pollution is its influence on habitat changes (Treherne and Foster, 1981; Petranka *et al.*, 1987). Small amounts of contaminants that do not cause serious physiological effects may interfere with the food chain and thereby alter predator-prey and competitive interactions between prey species (Johnson *et al.*, 2012). Therefore, sub-lethal direct effects may be important in a cascade of indirect consequences.

Many lakes of central Mexico are contaminated as is the case of lake Xochimilco, the endemic habitat of the amphibian *A. mexicanum* (Smith and Smith, 1971). Water quality in the canals of the lake system is of poor quality because they are fed by partly treated wastewater, containing a large amount of inorganic and organic chemicals such as salts, heavy metals, essential-oil, fats, oils and industrial solvents (Carey and Bryant, 1995; Thomson *et al.*, 1999; Karraker *et al.*, 2008). Although contaminated, this system contains a few populations of amphibians (*Ambystoma mexicanum*), insects and fish (predators), mainly zooplankton and insect prey (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011).

The replacement of a native predator by an exotic species may lead to changes in the structure of the community as a result of predation (Townsend, 2003), indirectly through the food interactions between prey (Hobbs and Huenneke, 1992; Kiesecker and Blaustein, 1998) or both (Beisner *et al.*, 2003). In recent years several invasive taxa have been recorded in Mexico. Tilapia (*Oreochromis* sp.) is among the most pernicious predators in aquatic systems and is now found commonly in a large majority of water bodies in Mexico (Zambrano *et al.*, 2010). Our previous observations indicate that *A. mexicanum* is a slow feeding species and thus could suffer in the presence of active predators such as Tilapia (Zambrano *et al.*, 2010).



Fig. 1. Larva of *Ambystoma mexicanum* in the 4<sup>th</sup> week of development.

While there is extensive literature on the toxic effects of pollutants on amphibian larvae, data to determine long-term effects on the dynamics of amphibian populations are fragmentary (Alford and Richards, 1999). Therefore, in this study we determined the effects of the (polluted) water present in the canals of Xochimilco through *ex-situ* experiments on food preference and functional response of larvae of *A. mexicanum*. We also conducted prey preference experiments on the invasive *Oreochromis niloticus* in order to compare its sensitivity under conditions similar to those for the endemic amphibian *A. mexicanum* in lake Xochimilco (Dominguez-Dominguez *et al.*, 2002, Chaparro-Herrera *et al.*, 2011; ).

## METHODS

### Maintenance of *Ambystoma mexicanum*

Fertilised eggs (about 400 per breeding pair) of *A. mexicanum* were obtained from the Laboratory of Herpetology of the Faculty of Higher Studies Iztacala (National Autonomous University of Mexico), and were incubated at 15 to 18°C one photoperiod 12:12h L:D. The parents of the offspring of *A. mexicanum* had been kept under laboratory conditions for the previous ten years. It was impossible to get breeding pairs in the wild for two reasons: i) *A. mexicanum* is a protected species, and therefore it is not allowed to capture animals from lake Xochimilco; and ii) the density of population in the wild is less than 0.01 ind. m<sup>-2</sup> (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011).

Of the approximately 400 eggs oviposited, around 75% hatched, but 40% of the hatched larvae died during the second week. The remaining individuals survived until the end of study period. Larvae were maintained in moderately hard water [Environmental Protection Agency (EPA) medium], which was prepared by dissolving 0.095 g of NaHCO<sub>3</sub>, 0.06 g of CaSO<sub>4</sub>, 0.06 g of MgSO<sub>4</sub>, and 0.002 g KCl in 1 L of distilled water (EPA, 1985). Our observations indicate that hard water prevents the growth of fungus on the skin of the larvae of *A. mexicanum*. The use of culture medium for the predator and prey also helped to avoid stress during the experiments. The larvae were maintained in shallow transparent trays, and were fed *ad libitum* with a mixture of rotifers and cladocerans, before and after the experiments.

### Maintenance of the larval fish *Oreochromis niloticus*

We obtained 400 newly hatched larvae from the laboratory of Aquaculture Environmental Education Center Acuexcomat, Mexico City. The larvae were maintained at room temperature of 18-22°C over a photoperiod of 12:12 h L:D. These organisms had been maintained in laboratory conditions for the previous 5 years but 10% of the larvae died during the first week. The remaining individuals survived until the study period ended. Larvae were



maintained in the EPA medium. The other test conditions were similar to those described above.

#### Maintenance of zooplankton for food and experiments

The size of the prey and the locations where they were isolated are shown in Tab. 1. All zooplankton prey used in this study were grown using EPA medium and microalgae *Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus acutus* (at a density of  $0.5$  to  $1.0 \times 10^6$  cells  $\text{mL}^{-1}$ , respectively) as food. Micro-algal species were grown separately in batches using Bold Basal medium supplemented with sodium bicarbonate (Borowitzka and Borowitzka, 1988). The microalgae were harvested in the exponential phase of their growth, centrifuging at 3000 rpm for 5 min; later they were rinsed and re-suspended in a small amount of distilled water. The micro-algal density was enumerated using a Neubauer hemocytometer.

#### Prey preference experiments

Experiments on prey preference were conducted in the laboratory every week for the first eight weeks. Experiments were carried out weekly to analyse the impact of water quality of lake Xochimilco on the preference and consumption of zooplankton by *A. mexicanum* and *O. niloticus*. We used freshly collected water from the lake which was to observe the effects of food quality on the ecology, and the water was filtered through a mesh of 20  $\mu\text{m}$ . *A. mexicanum* or fish larvae were placed in clean water without food for 2 h prior to the experiments. The number of prey ingested was determined based on differences between the density of initial and final prey (Dominguez-Dominguez *et al.*, 2002). Zooplankton offered in preference experiments were cladocerans (*Moina macrocopa*, *Alona glabra*, *Macrothrix triserialis* and *Simocephalus vetulus*) and ostracods (*Heterocypris incongruens*). Consumption was estimated for each species based on the zooplankton left in the experimental vessels. Experiments were conducted in containers of 300 mL capacity, with the EPA medium as a control and with the filtered lake water. Three treatments were set up: i) food preference of *A. mexicanum* alone: two larvae were placed in 100 mL with 50 individuals of each prey; ii)

food preference of *O. niloticus*: two larvae were placed in 100 mL of medium with 50 individuals of each prey; and iii) food preference of *A. mexicanum* and *O. niloticus* together: two larvae of each predator were placed together in 200 mL of medium with 100 individuals of each prey. We added two larvae per container in order to ensure adequate consumption of prey (Gliwicz and Wrzosek, 2008), and at the end of the experiment, prey consumption was expressed per larva. For each treatment, four replicates were set up. Manly's  $\alpha$  was calculated for all the experiments. This index is derived on the basis of number of prey consumed in relation to that offered. Values of  $\alpha$  greater than  $1/m$  – where  $m$  is the number of prey species offered – indicates preference, less than  $1/m$  indicates avoidance, and values same as  $1/m$  indicate neither selection nor avoidance (Krebs, 1999).

#### Functional response experiments

Functional response behaviour on two different prey (*M. macrocopa* and *H. incongruens*) of *A. mexicanum* was compared in EPA medium and water from lake Xochimilco. The functional response experiments were performed every week for the first eight weeks after hatching, at five prey densities for the two diets (*M. macrocopa* and *H. incongruens*: 10, 20, 40, 80 and 160 ind  $\text{mL}^{-1}$ ) with four replicates (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011). Adult zooplankton was used in the experiments. The media were placed in containers of 200 mL with 50 mL medium. We added the prey at the desired density to each container. Pre-starved larvae were added to the vessel. Experiments were conducted in diffuse fluorescent illumination at a temperature of  $18 \pm 2^\circ\text{C}$ . Axolotls were fed for a period of 1 h. Prey consumption was estimated based on the difference in initial and final prey density. The data were transformed using Michaelis-Menten constant where the line is a hyperbola similar to the consumption of *A. mexicanum*. We tested statistical differences in prey consumption using 3-way ANOVA.

## RESULTS

In the analysis of preferences, microcrustaceans were used as prey. All these prey taxa coexist in lake Xochi-

Tab. 1. Microcrustaceans used in the experiments and location where taxa were obtained.

Species	Length ( $\mu\text{m}$ ) (mean $\pm$ SE)	Localities
<i>Alona glabra</i>	430 $\pm$ 2	Lake Chapultepec, Mexico City
<i>Macrothrix triserialis</i>	770 $\pm$ 15	Pond in Veracruz, Veracruz
<i>Moina macrocopa</i>	1310 $\pm$ 20	Manuel Avila Camacho reservoir, Puebla
<i>Simocephalus vetulus</i>	2100 $\pm$ 15	Pond in Veracruz, Veracruz
<i>Heterocypris incongruens</i>	930 $\pm$ 13	Pond in Guanajuato, Guanajuato

SE, standard error.



milco with *A. mexicanum*. The prey sizes ranged from 430 to 2100  $\mu\text{m}$  (Tab. 1).

The behaviour of *A. mexicanum* and *O. niloticus* in terms of preference for microcrustacean diet offered over eight weeks showed distinct differences depending on the two different media, contaminated water (lake Xochimilco), or EPA medium (Fig. 2). In the first week, *A. mexicanum* manifested a low preference for microcrustaceans, consuming only two species: *A. glabra* and *M. macrocopa* having a size of 430 and 1310  $\mu\text{m}$  (Tab. 1), respectively, in the polluted environment. By comparison, Tilapia showed a preference for four of the five prey offered (*S. vetulus*, *M. macrocopa*, *M. triserialis* and *A. glabra*). In the eighth week, the final preference analysis of *A. mexicanum* in the contaminated environment indicated that it preferred two species: *M. macrocopa* and *M. triserialis*. Tilapia displayed a preference for *M. macrocopa*, *M. triserialis*, *S. vetulus* and *H. incongruens* at the end of the study.

In the controls (Fig. 2), an increase in the preferred types of prey was generally observed in the studied species, as was the case in the seventh-week behaviour of *A. mexicanum* control, which manifested a preference for four types (*M. macrocopa*, *S. vetulus*, *H. incongruens* and *M. triserialis*) of the five prey offered. Its counterpart in the contaminated environment showed a preference for two (*M. macrocopa* and *M. triserialis*) of the offered prey species. Regarding the preferences of the fish introduced into the environment, the control showed no preference for any of the five species (*M. macrocopa*, *M. triserialis*, *A. glabra*, *H. incongruens* and *S. vetulus*), compared to the contaminated environment, where it preferred *A. glabra* and *S. vetulus*.

Prey consumption was higher in the control EPA medium than the contaminated lake water on either prey type, *M. macrocopa* or *H. incongruens* (Fig. 3). *A. mexicanum* showed a decrease of 73 and 74% in the consumption of *H. incongruens* (Fig. 3) and *M. macrocopa* (Fig. 3) respectively in the contaminated medium compared to control

(EPA). In the diet of *H. incongruens* (Fig. 3) consumption increased from 25 to 78 individuals during the eight weeks. The axolotl showed significant differences in prey consumption in relation to prey type, prey density and age of the predator ( $P < 0.001$ , three-way ANOVA) (Tab. 2) on both microcrustaceans *M. macrocopa* and *H. incongruens* and in both test media, contaminated and control. Among the prey species offered, *A. mexicanum* consumed consistently higher numbers of *M. macrocopa*, particularly during the last weeks of the experimental period (Fig. 3). With age, the asymptote of consumption was also shifted to higher values, i.e. 9 to 78 during eight weeks. We observed, in general, greater consumption of microcrustaceans in controls (EPA). The maximum prey consumption of larvae *A. mexicanum* during the experimental period varied depending on prey taxa and test media (Fig. 3).

## DISCUSSION

In the present study we observed that the feeding behaviour of *A. mexicanum* was influenced by water quality to a greater extent than that of Tilapia. Water quality in the canals of the lake system is poor since wastewater is used to fill it (Carey and Bryant, 1995; Thomson *et al.*, 1999; Karraker *et al.*, 2008). The adverse effects of this water quality was evident in the functional response tests where prey consumption was about 70% lower in lake water of lake Xochimilco as compared to the controls. These changes in consumption behaviour may be due to changes in sensory abilities since it is known that pollutants interfere with the smell, and probably therefore with how the feeding behaviour of aquatic organisms (Hara, 1982) *A. mexicanum* larvae respond to chemical signals. In the prey preference studies we observed that one week old *A. mexicanum* preferred only *A. glabra* in contaminated lake water but *A. glabra*, *M. macrocopa* and *H. incongruens* in the controls. *A. glabra* is preferred mainly because of its small size and slow movements that make

**Tab. 2.** Three-way ANOVA test on the prey consumption by *A. mexicanum* offered micro-crustaceans in two media (pollution and control), during the first eight weeks of larval development.

Source of variation	Prey species									
	<i>Heterocypris incongruens</i>					<i>Moina macrocopa</i>				
	DF	SS	MS	F	P	DF	SS	MS	F	P
A	1	64638	64638	2662	<0.001	1	64638	64638	2662	<0.001
B	7	142909	20415	840	<0.001	7	142909	20415	840	<0.001
C	4	883433	220858	9095	<0.001	4	883433	220858	9095	<0.001
Interaction of A $\times$ B	7	33278	4754	195	<0.001	7	33278	4754	195	<0.001
Interaction of A $\times$ C	4	45545	11386	468	<0.001	4	45545	11386	468	<0.001
Interaction of B $\times$ C	28	131006	4678	192	<0.001	28	131006	4678	192	<0.001
Interaction of A $\times$ B $\times$ C	28	27701	989	40	<0.001	28	27701	989	40	<0.001
Error	240	5827	24			240	5827	24		

SS, sum of squares; DF, degrees of freedom; MS, mean square; F, F-ratio; A, media; B, larval age; C, prey concentration.

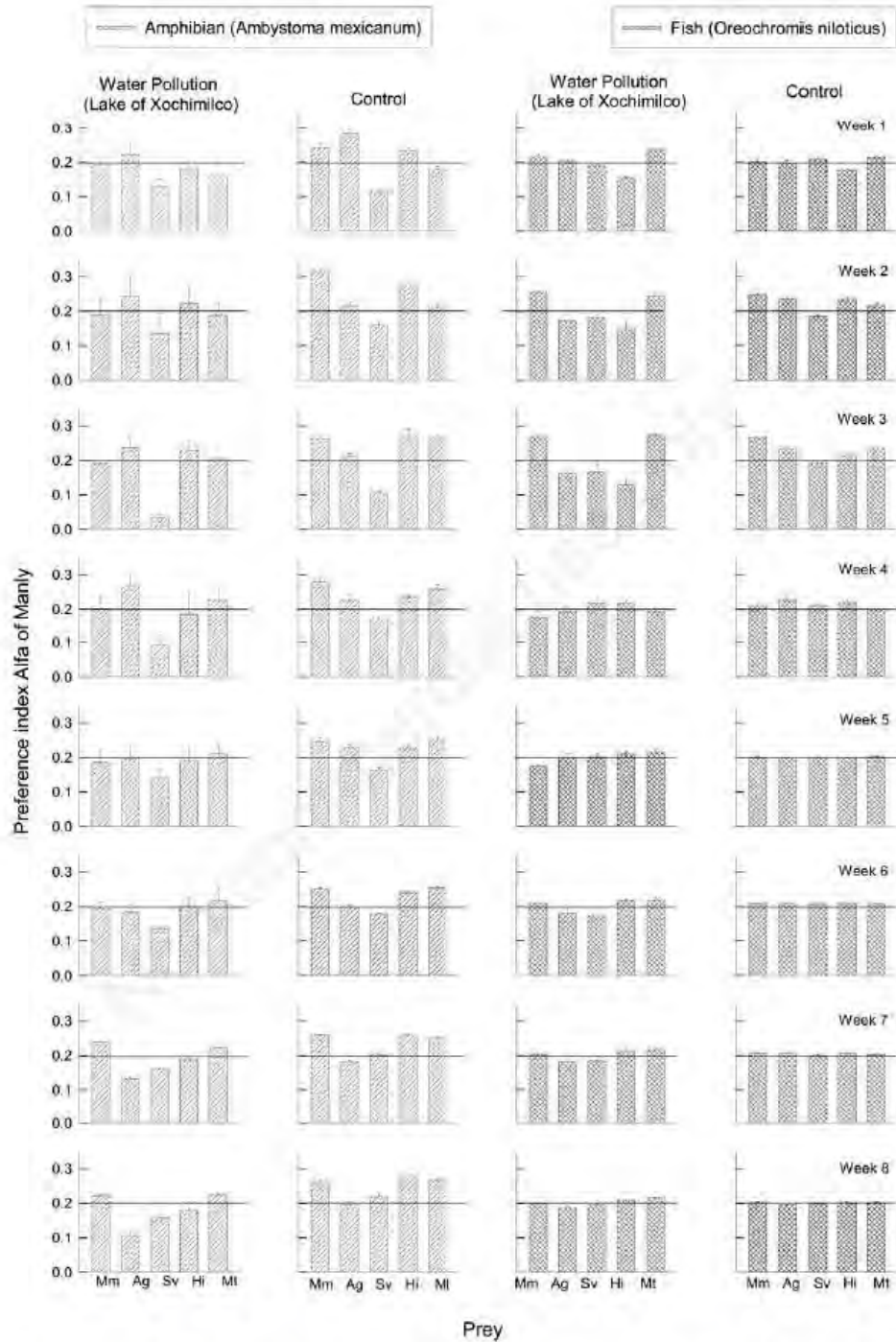


Fig. 2. Food preference (<math><0.2</math> Alpha Manly) of *Ambystoma mexicanum* compared to its competitor – *Oreochromis niloticus* (Tilapia) – introduced into contaminated media (water of lake Xochimilco) and moderately hard water control in the first eight weeks with five species of prey. Mm=*Moina macrocopa*; Ag=*Alona glabra*; Sv=*Simocephalus vetulus*; Hi=*Heterocypris incongruens*; Mt=*Macrothrix triseriatis*. Values are expressed as means±standard error based on four replicates.



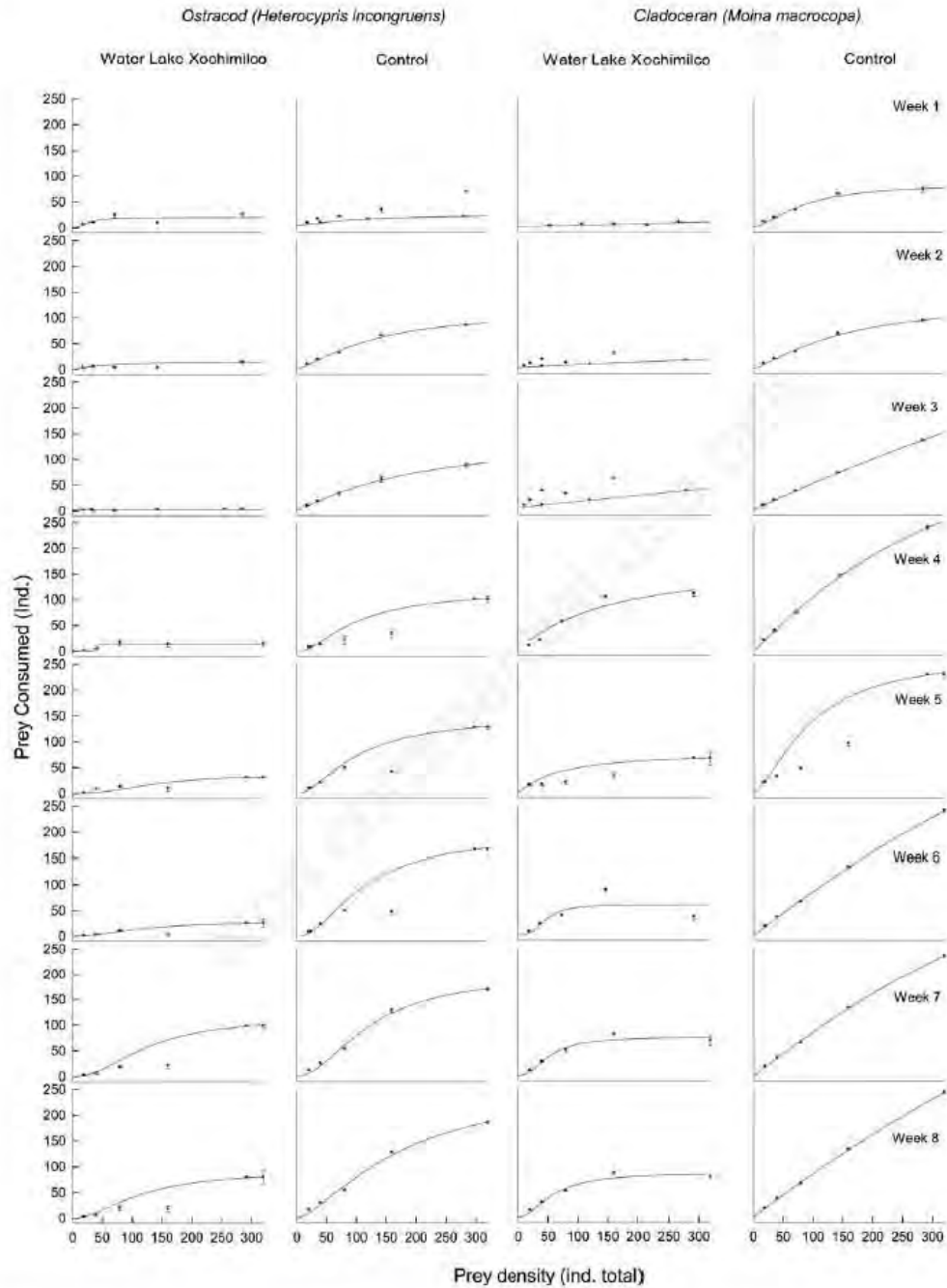


Fig. 3. Functional response of *A. mexicanum* with diet microcrustaceans *Heterocypris incongruens* (ostracod) and *Moina macrocopa* (cladoceran) in a polluted environment (water of lake Xochimilco) and moderately hard water control in the first eight weeks. Values are expressed as means  $\pm$  standard error based on four replicates.

it an easy prey. Raimondo *et al.* (1998) found impaired antipredatory behaviour in bullfrog tadpoles exposed to heavy metals.

The presence of a more resistant invasive species is another major problem in conservation efforts for *A. mexicanum*. The prey preference patterns for *O. niloticus* in lake Xochimilco water was not markedly different than in controls; on the other hand, *A. mexicanum* showed a preference for a greater variety of prey in uncontaminated water. In preference experiments we found that small amounts of contaminants that do not cause physiological effects may interfere with the behaviour and thereby alter predator-prey and competitive interactions between species (Peterson *et al.*, 2011). Contaminants, especially heavy metals, can change the outcome of competitive interactions (Clements *et al.*, 1992; Landis *et al.*, 1997; Pratt *et al.*, 1997). Our results clearly show that the adverse effects of contaminants on feeding behaviour are greater on the endemic amphibian than on the exotic fish species.

Contaminants also interfere with development. *A. mexicanum* over eight weeks showed a decrease in consumption both in food preference tests and the functional response experiments. Several studies indicate that consumption rates of predators are significantly lower in contaminated media (Lefcort *et al.*, 1999). Since pollutants also cause increased metabolic costs (Rowe *et al.*, 1998), this combination can be more detrimental for *A. mexicanum* as it would result in lower growth rates and a lack of nutrients for the necessary metabolism.

There are reports of developmental abnormalities in amphibians when cultured on contaminated waters. For example, Rowe *et al.* (1998) mentions that bullfrog tadpoles living in contaminated areas have oral deformities resulting in lower grazing capacity. Although we did not observe such deformities, we found the feeding rates to be lower. Nitrate levels in Xochimilco can be expected to be higher as the lake receives partly treated wastewaters. Newly hatched larvae of the salamanders are more susceptible to nitrate (Rouse *et al.*, 1999). It is possible that the reduced feeding rates we observed were due to the development of methemoglobinemia (Hecnar, 1995). Indeed, methemoglobin reduces activity in amphibians, including feeding activity.

Zooplankton populations, the main food of the larvae of *A. mexicanum* in the early weeks of development, have been strongly affected by the presence of the exotic, introduced fish *Oreochromis niloticus* because they are susceptible to fish predation. Our observations of high densities of small (<300 µm) zooplankton, principally rotifers and a paucity of large (>1000 µm) zooplankton such as cladocerans in lake Xochimilco (Nandini *et al.*, 2005) are in accordance with the published literature on fish predation effects on plankton communities (Gliwicz, 2003). While rotifer populations are more re-

sistant to these changes (Sarma *et al.*, 2001; Ramirez-Perez *et al.*, 2004), they are not the preferred prey of axolotls (Chaparro-Herrera *et al.*, 2011). The above is just a small part of all the problems that exist for future reintroduction in lake Xochimilco. Many factors have to be taken into account, such as the effect of each pollutant, turbidity, field studies at the site of the lake, direct effect of the species introduced, *etc.* Having summed up all the factors affecting larval *A. mexicanum*, it is evident that a management plan is urgently required which has to deal with these factors prior to the reintroduction of this species into lake Xochimilco.

Introduced fish are known for their ability to proliferate rapidly (Denöel *et al.*, 2005; Capps *et al.*, 2009; Purcell *et al.*, 2012), and to reduce zooplankton abundance in lakes and ponds (Sullivan, 2010). As *Tilapia* grow, their foraging strategies change from visual feeding, focusing almost exclusively on zooplankton (Lu *et al.*, 2009; Linsney and Hawryshyn, 2010; Sabbah *et al.*, 2012). The results obtained in this study indicate that consumption rates of *Tilapia* are higher than *Ambystoma*. Shepherd and Mills (1996) estimated that during times of high zooplankton biomass [>100 mg/L dry mass (DM)], introduced fish at age 0 consumed more cladocerans. Corroborating the above, our results show higher consumption of large cladocerans such as *M. macrocopa* and *M. triserialis*, regardless of water quality. It has been well documented that the overall size structure of zooplankton is smaller in lakes dominated by fish populations (Iglesias *et al.*, 2011). The same is true for lake Xochimilco where small zooplankton dominate in terms of numbers and biomass (Enriquez-García *et al.*, 2009). In the case of *A. mexicanum*, on the other hand, the same results show a disadvantage in consumption in the contaminated medium, a medium originally inhabited by amphibians.

## CONCLUSIONS

There have been many studies on the conservation and reintroduction of endangered species but few have taken into account their ecology or provided in-depth analyses of their habitat. Our work clearly indicates that contamination levels and the presence of high densities of the exotic *O. niloticus* in lake Xochimilco are among the important factors that can adversely affect *A. mexicanum* populations. Both factors need to be controlled for with the aim of conserving this endemic and endangered amphibian.

## ACKNOWLEDGMENTS

Chaparro-Herrera thanks *Posgrado en Ciencias Biológicas (PCBIOL) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)* for its support in carrying out this project and *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología*



(CONACyT) for a doctoral fellowship (CVU 168,672) and UNAM Canada for improving the language of this article. We also thank DGAPA-PAPIIT (IN213413 and IN213513) for financial assistance.

## REFERENCES

- Alford AR, Richards JS, 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30:133-165.
- Beisner BE, Haydon DT, Cuddington K, 2003. Alternative stable states in ecology. *Front. Ecol. Environ.* 1:376-382.
- Blaustein RA, Bancroft AB, 2007. Amphibian population declines: evolutionary considerations. *BioScience* 57:437-444.
- Borowitzka MA, Borowitzka LJ, 1988. Micro algal biotechnology. Cambridge University Press, London: 477 pp.
- Bridges CM, Semlitsch RD, 2000. Variation in pesticide tolerance of Tadpoles among and within species of Ranidae and patterns of amphibian decline. *Conserv. Biol. Ser.* 14:1490-1499.
- Capps KA, Turner CB, Booth MT, Lombardozi DL, McArt SH, Chai D, Hairton Jr NG, 2009. Behavioural responses of the endemic shrimp *Halocaridina rubra* (Malacostraca: Atyidae) to an introduced fish, *Gambusia affinis* (Actinopterygii: Poeciliidae) and implications for the trophic structure of Hawaiian anichaline ponds. *Pac. Sci.* 63:27-37.
- Carey C, Bryant CJ, 1995. Possible interrelations among environmental toxicants, amphibian development, and decline of amphibian populations. *Environ. Health Persp.* 103(Suppl.4):13-17.
- Chaparro-Herrera DJ, Nandini S, Sarma SSS, Zambrano L, 2011. Feeding behaviour of larval *Ambystoma mexicanum*. *Amphibia-Reptilia* 32:509-517.
- Clements WH, Cherry DS, Van Hassel JH, 1992. Assessment of the impact of heavy metals on benthic communities at the Clinch river (Virginia): evaluation of an index of community sensitivity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49:1686-1694.
- Denöel M, Dzurick G, Kalezic G, Kalezic ML, 2005. Effects of widespread fish introductions on paedomorphic newts in Europe. *Conserv. Biol. Ser.* 19:162-170.
- Dominguez-Dominguez O, Nandini S, Sarma SSS, 2002. Larval feeding behaviour of the endangered fish golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi*, implications for conservation of an endangered species. *Fisheries Manag. Ecol.* 9:285-291.
- Enriquez-García C, Nandini S, Sarma SSS, 2009. Seasonal dynamics of zooplankton in Lake Huetzalin, Xochimilco (Mexico City, Mexico). *Limnologia* 39:283-291.
- EPA, 1985. Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms. US Environment Protection Agency ed, Washington: 266 pp. Available from: [http://water.epa.gov/scitech/methods/cwa/wet/disk2\\_index.cfm](http://water.epa.gov/scitech/methods/cwa/wet/disk2_index.cfm)
- Gliwicz ZM, 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals. University of Warsaw ed., Warsaw: 375 pp.
- Gliwicz ZM, Wrzosek D, 2008. Predation-mediated coexistence of large- and small-bodied *Daphnia* at different food levels. *Am. Nat.* 172:358-374.
- Hara TJ, 1982. Chemoreception in fishes. Elsevier, Amsterdam: 433 pp.
- Hecnar SJ, 1995. Acute and chronic toxicity of ammonium nitrate fertilizer to amphibians from southern Ontario. *Environ. Toxicol. Chem.* 14:2131-2137.
- Higginson AD, Ruxton GD, 2010. Adaptive changes in size and age at metamorphosis can qualitatively vary with predator type and available defenses. *Ecology* 91:2756-2768.
- Hobbs RJ, Huenneke LF, 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv. Biol. Ser.* 6:324-337.
- Iglesias C, Mazzeo N, Meerhoff M, Lacerot G, Clemente JM, Scasso F, Kruk C, Goyenola G, Garcia-Alonso J, Amsinck SL, Paggi JC, Paggi SJ, Jeppesen E, 2011. High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia* 667:133-147.
- Johnson AF, Valls M, Moranta J, Jenkins SR, Hiddink JG, Hinz H, 2012. Effect of prey abundance and size on the distribution of demersal fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 69:191-200.
- Karraker NE, Gibbs JP, Vonesh JR, 2008. Impacts of road deicing salt on the demography of vernal pool-breeding amphibians. *Ecol. Appl.* 18:724-734.
- Kiesecker JP, Blaustein AR, 1998. Effects of introduced bullfrogs and smallmouth bass microhabitat use, growth, and survival of native red-legged frogs (*Rana aurora*). *Conserv. Biol. Ser.* 12:776-787.
- Krebs CJ, 1999. Ecological methodology. Addison Wesley Educational Publ., New York: 620 pp.
- Landis WG, Matthews RA, Matthews GB, 1997. Design and analysis of multispecies toxicity tests for pesticide registration. *Ecol. Appl.* 7:1111-1116.
- Lefcort H, Hancock K, Maur K, Rostal D, 1997. The effects of used motor oil and silt on the growth, survival, and the ability to detect predators by tiger salamanders, *Ambystoma tigrinum*. *Arch. Environ. Con. Tox.* 32:383-388.
- Lefcort H, Thomson SM, Cowles EE, Harowicz HL, Livaudais BM, Roberts W, Ettinger WFE, 1999. Ramifications of predator avoidance: predator and heavy-metal-mediated competition between tadpoles and snails. *Ecol. Appl.* 9:1477-1489.
- Lisney TJ, Hawryshyn CW, 2010. Ocular dimensions and cone photoreceptor topography in adult Nile Tilapia *Oreochromis niloticus*. *Environ. Biol. Fish.* 88:369-376.
- Lu J, Li J, Furuya Y, Yoshizaki G, Sun H, Endo M, Haga Y, Satoh S, Takeuchi T, 2009. Efficient productivity and lowered nitrogen and phosphorus discharge load from GH-transgenic tilapia (*Oreochromis niloticus*) under visual satiation feeding. *Aquaculture* 293:241-247.
- Mahaney PA, 1994. Effects of freshwater petroleum contamination on amphibian hatching and metamorphosis. *Environ. Toxicol.* 13:259-265.
- Miller TE, Kerfoot WC, 1987. Redefining indirect effects, p. 33-37. In: W.C. Kerfoot and A. Sih (eds.), Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University of New England Press.
- Nandini S, Ramirez-Garcia P, Sarma SSS, 2005. Seasonal variation in the species diversity of planktonic rotifers, in Lake Xochimilco, Mexico. *J. Freshwater Ecol.* 20:287-294.
- Peterson BC, Sellers BW, Fryda NJ, Koupal KD, 2011. Assessment of water quality and response rate of zooplankton in a Nebraska "barrow pit" after rotenone application. *Trans. Nebr. Acad. Sci. Affil. Soc.* 32:69-74. Available from:

- <http://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1004&context=tnas>
- Petranka JW, Kats LB, Sih A, 1987. Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish. *Anim. Behav.* 35:420-425.
- Pratt JR, Melendez AE, Barreiro R, Bowers NJ, 1997. Predicting the ecological effects of herbicides. *Ecol. Appl.* 7:1117-1124.
- Purcell KM, Ling N, Stockwell CA, 2012. Evaluation of the introduction history and genetic diversity of a serially introduced fish population in New Zealand. *Biol. Invasions* 14:2057-2065.
- Rahel FJ, Olden JD, 2008. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conserv. Biol. Ser.* 22:521-533.
- Raimondo SM, Rowe CL, Congdon JD, 1998. Exposure to coal ash impacts swimming performance and predator avoidance in larval bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *J. Herpetol.* 32:289-292.
- Ramirez-Perez T, Sarma SSS, Nandini S, 2004. Effects of mercury on the life table demography of the rotifer *Brachionus calyciflorus pallas* (Rotifera). *Ecotoxicology* 13:535-544.
- Rouse JD, Bishop CA, Struger J, 1999. Nitrogen pollution: an assessment of its threat to amphibian survival. *Environ. Health Persp.* 107:799-803.
- Rowe CL, Kinney OM, Nagle RD, Congdon JD, 1998. Elevated maintenance cost in an anuran (*Rana catesbeiana*) exposed to a mixture of trace elements during the embryonic and early larval periods. *Physiol. Zool.* 71:27-35.
- Sabbah S, Hui J, Hauser FE, Nelson WA, Hawryshyn CW, 2012. Ontogeny in the visual system of *Nile tilapia*. *J. Exp. Biol.* 215:2684-2695.
- Sarma SSS, Nandini S, Flores JLG, 2001. Effect of methyl parathion on the population growth of the rotifer *Brachionus patulus* (O. F. Muller) under different algal food (*Chlorella vulgaris*) densities. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 48:190-195.
- Shepherd WC, Mills EL, 1996. Diel feeding, daily food intake, and *Daphnia* consumption by age-0 gizzard shad in Oneida Lake, New York. *T. Am. Fish. Soc.* 125:411-421.
- Sinervo BF, Méndez-de-la-Cruz FR, Miles BD, Heulin B, Bastiaans E, Villagrán-Santa Cruz M, Lara-Resendiz RA, Martínez-Méndez N, Calderón-Espinosa ML, Meza-Lázaro RN, Gadsden H, Avila LJ, Morando M, De la Riva IJ, Victoriano SP, Duarte RCF, Ibargüengoytia N, Aguilar PC, Massot M, Lepetz V, Oksanen TA, Chapple DG, Bauer AM, Branch WR, Clobert J, Sites Jr JW, 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.
- Smith HM, Smith RB, 1971. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. I. Analysis of the literature on the Mexican Axolotl. John Johnson Natural History Books ed., Bennington: 245 pp.
- Sullivan LJ, 2010. Prey selection of larval and juvenile planktivorous fish in the San Francisco estuary. San Francisco State University ed., San Francisco. Available from: <http://www-csge.ucsd.edu/BOOKSTORE/Resources/PP2010/RSF-15-Sullivan.pdf>
- Thomson SM, Cowles EE, Harowicz HL, Livaudais BM, Roberts WE, Ettinger WF, 1999. Ramifications of predator avoidance: predator and heavy-metal-mediated competition between tadpoles and snails Hugh Lefcort. *Ecol. Appl.* 9:1477-1489.
- Townsend CR, 2003. Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conserv. Biol. Ser.* 17:38-47.
- Treherne JE, Foster WA, 1981. Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the trafalgar effect. *Anim. Behav.* 29:911-917.
- Wells KD, 2007. The ecology and behaviour of Amphibians. The University of Chicago Press, Chicago: 1085 pp.
- Werner EE, 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *Am. Nat.* 128:319-341.
- Zambrano L, Valiente E, Zanden MJV, 2010. Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biol. Invasions* 12:3061-3069.



## Literatura Citada

---

- Abrams PA, Menge BA, Mittelbach GG, Spiller D & Yodzis P. 1996. The role of indirect effects in food webs. In: Polis, G., Winemiller, K. (Eds.), *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman & Hall, New York, pp. 371–395.
- Adrian R & Frost TM. 1993. Omnivory in cyclopoid copepods-comparisons of algae and invertebrates as food for 3, differently sized species. *J Plankton Res*, 15: 643-658.
- Aguilar AG & Ibáñez CD. 1995. Expansión Urbana y Deterioro Ambiental. Áreas de Conservación Ecológica en la Ciudad de México. *Revista Geográfica*, 122: 49-81.
- Aksnes DL & Giske J. 1993. A theoretical model of aquatic visual feeding. *Ecol. Mod*, 67: 233–250.
- Aksnes DL & Utne AC. 1997. A revised model of visual range in fish. *Sarsia*, 82: 137–147.
- Alford AR & Richards JS. 1999. Global Amphibian Declines: A Problem in Applied Ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30: 133-165
- Allan JD, Abell R, Hogan Z, Revenga C, Taylor BW, Welcomme RL & Winemiller K. 2005. Overfishing of Inland Waters. *BioScience*, 55: 1041-1051
- Andersen T, Elser JJ & Hessen DO. 2004. Stoichiometry and population dynamics. *Ecology Letters*, 7: 884–900.
- Anderson JD. 1968. A comparison of the food habits of *Ambystoma macrodactylum sigillatum*, *Ambystoma macrodactylum croceum*, and *Ambystoma tigrinum californiense*. *Herpetologica*, 24: 273-284.
- Andren C, Henrikson L, Olsson M & Nilson G. 1988. Effects of pH and aluminium on embryonic and early larval stages of Swedish brown frogs *Rana arvalis*, *R. temporaria* and *R. dalmatina*. *Holarctic Ecol.* 11:127-35.
- Angeler DG, Chow-Fraser P, Hanson MA, Sánchez-Carillo S & Zimmer KD. 2003. Biomanipulation: a useful tool for freshwater wetland mitigation? *Freshwater Biol*, 48: 2203–2213.
- Anon. 1985. Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms. US Environment Protection Agency, EPA/600/4-85/013.
- Août KD & Aerts P. 1997. Kinematics and Efficiency of Steady Swimming in Adult Axolotls (*Ambystoma mexicanum*). *J Exp Biol* 200: 1863–1871.
- Août KD, Aerts P and Vree F. 1996. The Timing of Muscle Strain and Activation During Steady Swimming in a Salamander, *Ambystoma mexicanum*. *Neth J of Zoo*, 46: 263- 271.

- Attayde JL & Menezes RO. 2008. Effects of fish biomass and planktivore type on plankton communities. *J Plankton Res*, 30: 885–892.
- Auger P, Mchich R, Chowdhury T, Sallet G, Tchuente M, & Chattopadhyay J. 2009. Effects of a disease affecting a predator on the dynamics of a predator-prey system. *J Theo Biol*, 258: 344-351.
- Baldwin DH, Spromberg JA, Collier TK & Scholz NL. 2009. A fish of many scales: extrapolating sublethal pesticide exposures to the productivity of wild salmon populations. *Ecol Applns*, 19: 2004-2015.
- Balsai MJ & Lewbart GA. 1994. Axolotls. *Reptile & Amphibian magazine*. (March/April): 40-51.
- Bardwell JH, Ritzi CM & Parkhurst JA. 2007. Dietary Selection among Different Size Classes of Larval *Ambystoma jeffersonianum* (Jefferson Salamanders). *Northeastern Nat*, 14: 293-299
- Barnes T & Mingolla E. 2012. Representation of motion onset and offset in an augmented Barlow-Levick model of motion detection. *J Comput Neurosci*, 33: 421-434.
- Barney RJ. 2011. Abstracts of Some Papers Presented at the 2010 Annual Meeting of the Kentucky Academy of Science. *J Kentucky Acad Sci*, 72: 115-127
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, Mersey B & Ferrer EA. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51–57.
- Baruš V, Šimková A, Prokeš M, Peňáz M & Vetešník L. 2012. Heavy metals in two host-parasite systems: tapeworm vs. fish. *Acta Vet. Brno*, 81: 313–317
- Baumgartner LJ, Bettanin M, McPherson J, Jones M, Zampatti B & Beyer K. 2012. Influence of turbidity and passage rate on the efficiency of an infrared counter to enumerate and measure riverine fish. *J Appl Ichthyol*, 28: 531–536.
- Beebee TJC. 1996. Ecology and conservation of amphibians. Chapman and Hall, New York. 214pp.
- Begon M, Harper JL & Townsend CR. 1999. ecology. Ediciones omega Barcelona España. pp. 1148.
- Beisner BE, Ives AR & Carpenter SR. 2003. The Effects of an Exotic Fish Invasion on the Prey Communities of Two Lakes. *J Anim Ecol*, 72: 331-342.
- Belmecheri S, Namiotko T, Robert C, von Grafenstein U & Danielopol DL. 2009. Climate controlled ostracod preservation in Lake Ohrid (Albania, Macedonia). *Palaeogeogr Palaeocli*, 277: 236–245.

- Belsky AJ, Matzke A & Uselman S. 1999. Survey of livestock influences in stream and riparian ecosystems in the western USA. *J Soil Water Conserv*, 54: 419–431.
- Bergeron CM, Hopkins WA, Todd BD, Hepner MJ & Unrine JM. 2011. Interactive effects of maternal and dietary mercury exposure have latent and lethal consequences for amphibian larvae. *Environ sci technol*, 45: 3781-3787.
- Birge WJ, Black JA, Westerman AG, Francis PC & Hudson JE. 1977. Embryopathic effects of waterborne and sediment-accumulated cadmium, mercury and zinc on reproduction and survival of fish and amphibian populations in Kentucky. University of Kentucky Water Resources Research Institute, Research Report No. 100, Lexington, KY.
- Blaber SJM & Blaber TG. 1980. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J. Fish Biol*, 17: 143–162.
- Blanc TJ & Margraf FJ. 2002. Effects of nutrient enrichment on channel catfish growth and consumption in Mount Storm Lake, West Virginia. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 7: 109-123.
- Blaustein AR, Romansic JM, Kiesecker JM & Hatch AC. 2003. Ultraviolet radiation, toxic chemicals and amphibian population declines. *Divers distrib*, 9: 123-140.
- Blaustein AR, Wake DB & Sousa WP. 1994. Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Cons. Biol.*, 8: 60-71.
- Blaustein AR, Walls SC, Bancroft BA, Lawler JJ, Searle CL & Gervasi SS. 2010. Direct and indirect effects of climate change on amphibian populations. *Diversity*, 2: 281-313.
- Blaxter JHS. 1970. Light-fishes. In *Marine ecology: environmental factors* (ed. O. Kinne), pp. 213-320. London, UK: Wiley-Interscience.
- Boehlert GW & Morgan JB. 1985. Turbidity enhances feeding abilities of larval Pacific herring, *Clupea harengus pallasi*. *Hydrobiologia*, 123: 161–170.
- Boone MD, Davidson C & Bridges-Britton C. 2009. Evaluating the impact of pesticides in amphibian declines. *Amphibian decline: diseases, parasites, maladies, and pollution*. 8: 3186-3207.
- Bowmaker JK. 1995. The visual pigments of fish. *Prog. Retina Res*, 15: 1-31.
- Bradford DF, Swanson C & Gordon MS. 1992. Effects of low pH and aluminum on two declining species of amphibians in the Sierra Nevada, California. *J. Herpetol*. 26:369-77.
- Breck JE & Gitter MJ. 1983. Effect of fish size on the reactive distance of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Can J Fish Aquat Sci*, 40: 162–167.

- Bridel IG, Griffiths RA, Meléne-Herrada A & McKay JE. 2008. Flying an amphibian flagship: conservation of the Axolotl *Ambystoma mexicanum* through nature tourism at Lake Xochimilco, Mexico. *International Zoo Yearbook*, 42: 116–124.
- Bridges, C. M. 1997. Tadpole swimming performance and activity affected by acute exposure to sublethal levels of carbaryl. *Environmental Toxicology and Chemistry* 16: 1935–1939.
- Brönmark C & Hansson LA. (Eds.). 2012. *Chemical ecology in aquatic systems*. OUP Oxford.
- Brooks JL & Dodson SI. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Brophy TE. 1980. Food habits of sympatric larval *Ambystoma tigrinum* and *Notophthalmus viridescens*. *J Herpetol*, 1-6.
- Bruton MN. 1985. The effects of suspendoids on fish. *Hydrobiologia* 125: 221-241.
- Bunn SE & Arthington AH. 2002. Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environ Manage*, 30:492–507.
- Callaway RM & Ridenour WM. 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front Ecol Environ*, 2: 436–443.
- Capps KA, Turner CB, Booth MT, Lombardozzi DL, McArt SH, Chai D & Hairston Jr NG, 2009. Behavioral Responses of the Endemic Shrimp *Halocaridina rubra* (Malacostraca: Atyidae) to an Introduced Fish, *Gambusia affinis* (Actinopterygii: Poeciliidae) and Implications for the Trophic Structure of Hawaiian Anchialine Ponds. *Pacific Science* 63:27-37.
- Carey C & Bryant CJ. 1995. Possible interrelations among environmental toxicants, amphibian development, and decline of amphibian populations. *Environ Health Persp*, 103: 13.
- Carvalho PSM, Nolte DB & Tillitt DE. 2002. Ontogenetic improvement of visual function in the medaka *Oryzias latipes* based on an optomotor testing system for larval and adult fish. *Anim Behav*, 64: 1–10.
- Casas AG & Aguilar MX. 1997. La polémica sobre la declinación mundial de poblaciones de anfibios, *Ciencia Ergo Sum UAEM*, 4: 97- 102.
- Casas AG, Cruz AR & Aguilar MX. 2004. Un regalo poco conocido de México al mundo: El Ajolote o Axolotl (*Ambystoma*: caudata. amphibia). Con algunas notas sobre la crítica situación de sus poblaciones. *Ciencia Ergo Sum UAEM*, 10: 304-308.
- Casas R. 1988. Potencial de la investigación biotecnológica agrícola en México. *Revista Mexicana de Sociología*, Vol. 50, No. 1 (Jan. - Mar., 1988), pp. 121-146.

- Ceballos G, Rodríguez P & Medellín RA. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecol. Appl.* 8: 8–17
- Chaparro-Herrera DJ, Nandini S, Sarma SSS & Zambrano L. 2011. Feeding behaviour of larval *Ambystoma mexicanum*. *Amphibia-Reptilia*, 32: 509-517.
- Chaparro-Herrera DJ. 2007. Biología de la alimentación de *Ambystoma mexicanum*: implicaciones para su conservación. Tesis para obtener el título de Maestro en ciencias (Ambiental). UNAM, Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
- Chase JM & Leibold MA. 2002. Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*, 416: 427-430.
- Chick JH & Van Den Avyle MJ. 1999. Zooplankton variability and larval striped bass foraging: evaluating potential match/mismatch regulation. *Ecol Appl* 9: 320–334.
- Clancy M. 2001. Mexican Tourism: Export Growth and Structural Change since 1970. *Latin American Research Review*, 36: 128-150.
- Clement PM, Fjälling A, Jaffe JS, Jones EG, Lundgren B, Macaulay GJ, McElderry H, O’Driscoll R, Ryan TE, Shortis MR, Smith SJ & Wakefield WW. 2012. Fishery applications of optical technologies. *ICExpl Sea*. P. 91
- Clements WH, Cherry DS & Van Hassel JH, 1992. Assessment of the impact of heavy metals on benthic communities at the Clinch river (Virginia): evaluation of an index of community sensitivity. *Can J Fish Aquat Sci* 49:1686-1694.
- Collie JS, Hall SJ, Kaiser MJ & Poiner IR. 2000. A quantitative analysis of fishing impacts on shelf-sea benthos. *J Animal Ecol.* 69: 785-798.
- Collier A, Orr L, Morris J & Blank J. 2008. The Effects of 2, 3, 7, 8-Tetrachlorodibenzo-p-dioxin (TCDD) on the Mortality and Growth of Two Amphibian Species (*Xenopus laevis* and *Pseudacris triseriata*). *Int. J. of envir. research and public health*, 5: 368-377.
- Collin SP & Pettigrew JD. 1989. Quantitative comparison of the limits on visual spatial resolution set by the ganglion cell layer in twelve species of reef teleosts. *Brain Behav Evolut*, 34: 184–192.
- Collin SP & Shand J. 2003. Retinal sampling and the visual field in fishes. In S. P. Collin & N. J. Marshall (Eds.), *Sensory processing in aquatic environments* (pp. 139–169). New York: Springer-Verlag.
- Confer JL, Howick GL, Corzette MH, Kramer SL, Fitzgibbon S & Landesberg R. 1978. Visual predation by planktivores. *Oikos* 31:27-37
-

- Conklin DE & Provasoli L. 1977. Nutritional requirements of the water flea *Moina macrocopa*. Biol Bull, 152: 337-350.
- Connolly JP. 1985. Predicting single-species toxicity in natural water systems. Environ toxicol chem, 4: 573-582.
- Contreras V, Martínez-Meyer E, Valiente E & Zambrano L. 2009. Recent decline and potential distribution in the last remnant area of the microendemic Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*). Biol Conserv 142: 2881–2885.
- Cooke AS. 1977. Effects of field applications of the herbicides diquat and dichlobenil on amphibians. Environ Pollut, 12: 43-50.
- Cottingham KL, Glaholt S & Brown AC. 2004. Zooplankton community structure affects how phytoplankton respond to nutrient pulses. Ecology 85:158–171.
- Cottingham K L & Schindler DE. 2000. Effects of grazer community structure on phytoplankton response to nutrient pulses. Ecology, 81: 183-200.
- Crother BI, Boundy J, Campbell JA, De Queiroz K, Frost DR, Highton R & Wake DB. 2000. Scientific and standard English names of amphibians and reptiles of North America north of Mexico, with comments regarding confidence in our understanding. Herpetology Circular: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 29: 82
- Cucherousset J & Olden JD. 2011. Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. Fisheries, 36: 215-230.
- Culver DC. 2005. The struggle to measure subterranean biodiversity. In: Proceedings of an International Symposium on World Subterranean Biodiversity (Ed. J. Gibert), pp. 27–28. University Claude Bernard, Lyon.
- Cunningham VL, Buzby M, Hutchinson T, Mastrocco F, Parke N & Roden N. 2006. Effects of human pharmaceuticals on aquatic life: next steps. Environ sci technol, 40: 3456-3462.
- Cyrus DP & Blaber SMJ. 1987. The influence of turbidity on juvenile fishes in estuaries. Part 1. Field studies at Lake St. Lucia on the southeastern coast of Africa. J. Exp. Mar. Biol. Ecol, 109: 53–70.
- Davies, S. J., S. E. Metcalfe, F. Bernal-Brooks, A. ChaconTorres, J. G. Farmer, A. B. MacKenzie & A. J. Newton. 2005. Lake sediments record sensitivity of two hydrologically closed upland lakes in Mexico to human impact. Ambio 34: 470–475.
- Day J & Dallas H. 2011. Understanding the basics of water quality. Water Resources Planning and Management, 68.

- De Robertis A, Ryer CH, Veloza A & Brodeur RD. 2003. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*, 60: 1517-1526.
- Denöel M, Dzurick G, Kalezic G & Kalezic ML. 2005. Effects of Widespread Fish Introductions on Paedomorphic Newts in Europe. *Conserv. Biol.* 19: 162-170
- Denoël M, Joly P & Whiteman HH. 2005. Evolutionary ecology of facultative paedomorphosis in newts and salamanders. *Biol. Rev.* 80: 663–671.
- Deutschlander ME, & Phillips JB. 1995. Characterization of an ultraviolet photoreception mechanism in the retina of an amphibian, the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Neurosci Lett*, 197: 93-96.
- Dobberfuhr AP, Ullmann JFP, & Shumway CA. 2005. Visual Acuity, Environmental Complexity, and Social Organization in African Cichlid Fishes. *Behav Neurosci*, 119: 1648–1655
- Dobson A, Lodge D, Alder J, Cumming GS, Keymer J, McGlade J. et al. 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology*, 87: 1915–1924.
- Dodson ER & Fiedler C. 2006. Impacts of restoration treatments on alien plant invasion in *Pinus ponderosa* forests, Montana, USA. *J Applied Ecol*, 43: 887–897.
- Dodson S & Ramcharan C. 1991. Size-specific swimming behavior of *Daphnia pulex*. *J plankton res*, 13: 1367-1379.
- Dodson SI & Dodson VE. 1971. The Diet of *Ambystoma tigrinum* Larvae from Western Colorado. *Copeia*, 1971: 614-624
- Dominguez-Dominguez O, Nandini S & Sarma SSS. 2002. Larval feeding behaviour of the endangered fish golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi*, implications for conservation of an endangered species. *Fisheries Manag Ecol*, 9: 285–291.
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, et al. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev*, 81: 163-182.
- Duellman WE & Trueb L. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. P613.
- Duhon ST. 1989. Disease control in a large colony of axolotls. *Herpetopathologia* 1: 105-108.
- Duhon ST. 1997. The axolotl and its Native Habitat- Yesterday and Today. *Axolotl Newsletter*. 26: 14-17.
- Dupleix JP & Woodford MH. 2002. Bioweapons, Biodiversity, and Ecocide: Potential Effects of Biological Weapons on Biological Diversity. *BioScience*, 52: 583-592

- Eagles-Smith CA, Suchanek TH, Colwell AE & Anderson NL. 2008a. Mercury trophic transfer in a eutrophic lake: the importance of habitat-specific foraging. *Ecol Appl*, 18: A196–A212.
- Eagles-Smith CA, Suchanek TH, Colwell AE, Anderson NL & Moyle PB. 2008. Changes in Fish Diets and Food Web Mercury Bioaccumulation Induced by an Invasive Planktivorous Fish. *Ecol Appl*, 18: A213-A226.
- Eggers DM. 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology* 58:46-59
- Ehrenfeld GJ. 2008. Exotic invasive species in urban wetlands: environmental correlates and implications for wetland management *Journal of Applied Ecology*. *J Appl Ecol*, 45: 1160–1169.
- Ehrenfeld GJ. 2010. Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41: 59–80.
- Elhigzi FAR, Haider SA & Larsson P. 1995. Interactions between Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and cladocerans in ponds (Khartoum, Sudan). *Hydrobiologia*, 307, 263–272.
- Ellingsen OF & Doving KB. 1986. Chemical fractionation of shrimp extracts inducing bottom search behaviour in cod (*Gadus morhua* L.). *J. Chem. Ecol*, 12: 155-168.
- El-Sayed AFM. 2006. *Tilapia Culture*. CABI Publishing, Oxfordshire, UK, 277 pp.
- Enríquez GC, Nandini S & Sarma SSS. 2009. Seasonal dynamics of zooplankton in Lake Huetzalin, Xochimilco (Mexico City, Mexico). *Limnologia – Ecol Man Inland Waters* 39: 283-291.
- Espinosa PG. 1996. El embrujo del Lago. Instituto de Investigaciones Históricas e Instituto de Investigaciones Antropológicas UNAM. México, D.F. p. 432.
- Euliss NH Jr, Swanson GA, LaBaugh JW, Nelson RD, Winter TC, Rosenberry DO & Mushet DM. 2004. The wetland continuum: a conceptual framework for interpreting biological studies in the prairie pothole region. *Wetlands*, 24: 448–458.
- Evans DO & Loftus DH. 1987. Colonization of inland lakes in the Great Lakes region by rainbow smelt, *Osmerus mordax*: their fresh-water niche and effects on indigenous fishes. *Can J Fish Aquat Sci* 44: 249–266.
- Evans MS & Stewart JA. 1977. Epibenthic and Benthic Microcrustaceans (Copepods, Cladocerans, Ostracods) from a Nearshore Area in Southeastern Lake Michigan. *Limnol Oceanog*, 22: 1059-1066.
- Fairchild JF. 2011. Structural and Functional Effects of Herbicides on Non-Target Organisms in Aquatic Ecosystems with an Emphasis on Atrazine. *Herbicides and the Environ*, 383-404.
-



- Fenske R, Köhler U & Kretzschmar K. 1995. Haltung und aufzucht des axolotls *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1798) (Husbandry and breeding of the axolotl *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1798)). Sauria. 17:21-25.
- Ferguson E Jr. 1958. Freshwater Ostracods From South Carolina. Am Midl Nat, 59: 111-119.
- Figueredo CC & Giani A. 2005. Ecological interactions between Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*, L.) and the phytoplanktonic community of the Furnas Reservoir (Brazil). Freshwater Biol, 50: 1391–1403.
- Fiksen Ø, Aksnes DL, Flyum MH & Giske J. 2002. The influence of turbidity on growth and survival of fish larvae: a numerical analysis. Hydrobiologia, 484: 49–59.
- Finke DL & Denno RF. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. Ecol Lett, 8: 1299-1306.
- Fischer JM, Klug JL & Ives AR. 2001. Ecological history affects zooplankton community responses to acidification. Ecology 82: 2984-3000.
- Flores VO. 1993. Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J. (Eds.), Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press, New York, pp. 253–280.
- Freda J & Dunson WA. 1986. Effects of low pH and other chemical variables on the local distribution of amphibians. Copeia 1986: 454-66.
- Freda J, Sadinski WJ & Dunson WA. 1991. Long term monitoring of amphibian populations with respect to the effects of acidic deposition. WaterAirSoil Poll, 55:445-62.
- Freda J. 1986. The influence of acidic pond water on amphibians: a review. Water Air Soil Poll, 30: 439-450.
- Fryday S & Thompson H. 2012. Toxicity of pesticides to aquatic and terrestrial life stages of amphibians and occurrence, habitat use and exposure of amphibian species in agricultural environments. Question No EFSA-Q-2011-00790. Food and Environment Research Agency, Sand Hutton, York, UK.
- Fryer G. 1974. Evolution and Adaptive Radiation in the Macrothricidae (Crustacea: Cladocera): A Study in Comparative Functional Morphology and Ecology. Philos T R Soc Lond B, 269: 137-274.
- Fryer G. 1968 Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): A study in comparative functional morphology and ecology. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, 254: 221-385.

- García GG. 2005. Efecto de la interacción del plomo y la turbidez del medio sobre la dinámica poblacional de *Alona rectangular*, *Diaphanosoma birgei* y *Moina micrura* (Cladóceras). Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. FES Iztacala-Posgrado Ciencias del Mar y Limnología.
- Garrick TS & James FG. 2001. Functional responses with predator interference: viable alternatives to the holling type ii model. *Ecology*, 82: 3083–3092.
- GDF. SIMAT. Disponible en: [www.sma.df.gob.mx/simat/home\\_base.php](http://www.sma.df.gob.mx/simat/home_base.php) Fecha de consulta: 02-12-2008.
- Gerking SD. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, London, p. 416.
- Gibert J & Deharveng L. 2002. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. *BioScience* 52: 473-481.
- Gill AB. 2003. The dynamics of prey choice in fish: the importance of prey size and satiation. *J. Fish Biol.* 63 (Suppl. A): 105-116.
- Gillis GB & Lauder GV. 1994. Aquatic prey transport and the comparative kinematics of *Ambystoma tigrinum* feeding behaviors. *J Exp Biol*, 187: 159-179.
- Gliwicz ZM & Pijanowska J. 1989. The role of predation in zooplankton succession. In *Plankton Ecology* (pp. 253-296). Springer Berlin Heidelberg.
- Gliwicz ZM. 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. *Freshwater Biology*, 47:2296-2312.
- Gliwicz ZM & Wrzosek D. 2008. Predation-mediated coexistence of large- and small-bodied *Daphnia* at different food levels. *Amer Nat* 172: 358-374.
- Gliwicz ZM. 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals (Vol. 12). O. Kinne, & W. Lampert (Eds.). Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute.
- Gradall KS & Swenson WA. 1982. Responses of brook trout and creek chubs to turbidity. *T Am Fish Soc*, 111: 392–395.
- Granqvist M & Mattila J. 2004. The effects of turbidity and light intensity on the consumption of mysids by juvenile perch (*Perca fluviatilis* L.). *Hydrobiologia*, 514: 93–101.
- Graue- Wiechers V. 1998. Estudio genético y demográfico de la población del anfibio *Ambystoma mexicanum* (Caudata: Ambystomatidae) del lago de Xochimilco. Tesis para obtener el grado de Doctor en Oceanografía Biológica y Pesquera. UNAM, Instituto de Ciencias del

- Mar y Limnología. México, Distrito Federal.
- Gray MJ, Smith LM & Brenes R. 2004. Effects of agricultural cultivation on demographics of Southern High Plains amphibians. *Conserv Biol* 18:1368–1377.
- Gregory RS & Northcote TG. 1993. Surface, planktonic and benthic foraging by juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in turbid laboratory conditions. *Can J Fish Aquat Sci*, 50: 233-240.
- Griffis-Kyle KL, Ritchie ME. 2007. Amphibian survival, growth and development in response to mineral nitrogen exposure and predator cues in the field: an experimental approach. *Oecologia* 152: 633–642.
- Griffiths HI & Evans JG. 1991. Some freshwater ostracods (Crustacea: Ostracoda) from South Wales. *Freshwater Forum*, 1: 64–72.
- Grosholz DE, Ruiz MG, Dean AC, Shirley AK, Maron LJ & Connors GP. 2000. The Impacts of a Nonindigenous Marine Predator in a California Bay. *Ecology*, 81:1206-1224.
- Gupta N. 2009. Effects of oil sands process-affected water and substrates on wood frog (*Rana sylvatica*) eggs and tadpoles (Doctoral dissertation, University of Saskatchewan).
- Gutiérrez ME, Suárez EM, Gutiérrez MAA, Silva BM, Granados RJG & Garfias ET. 2008. Cladocera y copepoda de las aguas continentales de México. Universidad Nacional Autónoma de México pp 322.
- Gutiérrez MF, Molina RF & Carvalho DA. 2012. Behavioural responses of freshwater zooplankton vary according to the different alarm signals of their invertebrate predators. *MarFreshw Behav Phy*, 45: 317-331.
- Gutleb AC, Appelman J, Bronkhorst M, van den Berg, JH & Murk AJ. 2000. Effects of oral exposure to polychlorinated biphenyls (PCBs) on the development and metamorphosis of two amphibian species (*Xenopus laevis* and *Rana temporaria*). *Scitotal environ*, 262: 147-157.
- Hammond JI, Luttbeg B, Brodin T & Sih A. 2012. Spatial scale influences the outcome of the predator–prey space race between tadpoles and predatory dragonflies. *Funct Ecol*, 26: 522–531.
- Hansen A & Hairston Jr. NG. 1998. Food Limitation in a Wild Cyclopoid Copepod Population: Direct and Indirect Life History Responses. *Oecologia*, 115: 320-330.
- Hanson MA, Zimmer KD, Butler MG, Tangen BA, Herwig BR & Euliss NH Jr. 2005. Biotic interactions as determinants of ecosystem structure in prairie wetlands: an example using fish. *Wetlands*, 25: 764–775.

- Hara TJ. 1982. Chemoreception in fishes. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Hart PJB & Gill AB. 1992. Constraints on prey size selection by the three-spined stickleback: energy requirements and the capacity and fullness of the gut. *J Fish Biol*, 40: 205–218.
- Harvey R & Batty RS. 1998 Cutaneous taste buds in cod. *J. Fish. Biol*, 53: 138-149.
- Hayes TB, Case P, Chui S, Chung D, Haeffele C, Haston & Tsui M. 2006. Pesticide mixtures, endocrine disruption, and amphibian declines: are we underestimating the impact? *Environ Health Persp*, 114: 40.
- Hayes TB, Falso P, Gallipeau S & Stice M. 2010. The cause of global amphibian declines: a developmental endocrinologist's perspective. *Jof ExpBiol*, 213: 921-933.
- He P. 2010. Behavior of Marine Fishes: Capture Processes and Conservation Challenges. Wiley-Blackwell. Pp 112.
- Hecht T & Van Der Lingen CD. 1992. Turbidity-induced changes in feeding strategies of fish in estuaries. *S Afr J Zool*, 27:95–107.
- Hecnar SJ. 1995. Acute and chronic toxicity of ammonium nitrate fertilizer to amphibians from southern Ontario. *Environ Toxicol Chem* 14:2131-2137.
- Henao MLM & Bernal MH. 2011. Tolerancia al pH en embriones y renacuajos de cuatro especies de anuros colombianos. *Rev acad colomb cienc exact fis nat*, 35: 134
- Henrikson BI. 1990. Predation on amphibian eggs and tadpoles by common predators in acidified lakes. *Holarctic Ecol*, 13: 201-6.
- Herkovits J & Pérez-Coll CS. 1999. Bioensayos para test de toxicidad con embriones de anfibio "ANFITOX". basado en *Bufo arenarum*. Test Agudo (ANFIAGU), Crónico corto (ANFICOR), Crónico (ANFICRO) y de Estadios Tempranos del Desarrollo (ANFIEMB). *Ingeniería Sanitaria y Ambiental* 42:24-30 y 43:50-55.
- Hessen DO, Faafeng BA, Smith VH, Bakkestuen V & Walseng B. 2006. Extrinsic and intrinsic controls of zooplankton diversity in lakes. *Ecology*, 87: 433-443.
- Hoff C. 1944. The Origin of Nearctic Fresh-Water Ostracods. *Ecology*, 25: 369-372.
- Holeck KT, Mills EL, MacIsaac HJ, Dochoda MR, Colautti RI & Ricciardi A. 2004. Bridging Troubled Waters: Biological Invasions, Transoceanic Shipping, and the Laurentian Great Lakes. *BioScience*, 54: 919-929.
- Holling CS. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Entomol. Soc. Can*, 48:1-86.

- Home MT & Dunson WA. 1994. Exclusion of the Jefferson salamander, *Ambystoma jeffersonianum*, from some potential breeding ponds in Pennsylvania: effects of pH, temperature, and metals on embryonic development. Arch. Environ. Contamination Toxicol. 27:323-30.
- Horne DJ, Cohen A & Martens K. 2002. Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda. The Ostracoda: applications in Quaternary research, 5-36.
- Hornsby MAW. 2012. Age-Dependent Effect of Environmental Light on Spectral Sensitivity and Body Colouration of Nile Tilapia *Oreochromis niloticus*. Queen's University Press. Kingston, Ontario, Canada. Pp 76.
- Horodysky AZ, Brill RW, Warrant EJ, Musick JA & Latour RJ. 2010. Comparative visual function in four piscivorous fishes inhabiting Chesapeake Bay. J Exp Biol, 213: 1751-1761.
- Horppila J. 2005. Project background and lake description. Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol, 59: 1-11.
- Hrbacek J, Dvorakova V, Korinek V & Prochazkova L. 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of the metabolism of the whole plankton association. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 14: 192-195.
- Huacuz EDC. 2001. Estado de conservación del género *Ambystoma* en Michoacán, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo- Universidad Nacional Autónoma de México- Secretaria de Medio Ambiente Y Recursos Naturales, México. Lips RK, Mendelson RJ, Muñoz-Alonso A, Canseco-Márquez L, Mulcahy GD. 2004. Amphibian population declines in montane southern Mexico: resurveys of historical localities. Biological Conservation, 119: 555-564.
- Hubbell SP. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Iglesias C, Mazzeo N, Meerhoff M, Lacerot G, Clemente JM, Scasso F, Kruk C, Goyenola G, García-Alonso J, Amsinck SL, Paggi JC, Paggi SJ & Jeppesen E. 2011. High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. Hydrobiologia 667:133-147.
- INECC. 2012. INSTITUTO NACIONAL DE ECOLOGÍA Y CAMBIO CLIMÁTICO, MÉXICO. <http://www.ine.gob.mx/sqre-temas/766-sqre-eco>
- Iwasa Y. 1982. Vertical migration of zooplankton: a game between predator and prey. The American Naturalist, vol. 120, number 2, August 1982, pp 171- 180.

- Jeppesen E, Peder JJ, SØndergaard M, Lauridsen T & Landkildehus F. 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshw biol*, 45: 201-218.
- Jeschke JM, Kopp M, & Tollrian R. 2002. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecol Monogr*, 72: 95–112.
- Jobling M, Alanära A, Kadri S & Huntingford F. 2012. Feeding Biology and Foraging. *Aquaculture and Behavior*, pp 121-149.
- Johnson BE, Bierzychudek P & Whiteman HH. 2003. Potential of prey size and type to affect foraging asymmetries in tiger salamander (*Ambystoma tigrinum nebulosum*) larvae. *Canadian J Zoology*. 81: 1726.
- Johnson PTJ, Chase JM, Dosch KL, Gross J, Hartson RB, Larson D, Sutherland DR & Carpenter SR. 2007. Aquatic eutrophication promotes pathogenic infection in amphibians. *P Natl ASci*, 104: 15781–15786.
- Johnson PTJ, Olden JD, & Jake ZMV. 2008. Dam Invaders: Impoundments Facilitate Biological Invasions into Freshwaters. *Front Ecol Environ*, 6: 357-363.
- Juanes F. 1994. What determines prey size selectivity in piscivorous fishes? In: *Theory and Application in Fish Feeding Ecology*, p. 79-100. Stouder DJ, Fresh KL, Feller RJ, Eds, The Belle W. Baruch library in marine science, University of South Carolina Press.
- Juárez-Franco MF. 2010. Dinámica poblacional de la especie zooplanctónica *Heterocypris incongruens* (Ramdohr, 1808) (Crustácea: Ostrácodea) con relación a la cantidad y tipo de alimento (alga *Scenedesmus acutus* y materia orgánica de agua residual). Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. FES Iztacala.
- Jung RE & Walker MK. 1997. Effects of 2, 3, 7, 8-tetrachlorodibenzo-p-dioxin (TCDD) on development of anuran amphibians. *Environ. Tox. and chemistry*, 16: 230-240.
- Jung RE. 1996. The potential influence of environmental pollution on amphibian development and decline. Thesis for the degree of Doctor of Philosophy (Zoology). University of Wisconsin-Madison.
- Kahru A & Dubourguier HC. 2010. From ecotoxicology to nanoecotoxicology. *Toxicology*, 269: 105-119.
- Karraker NE, Gibbs JP & Vonesh JR. 2008. Impacts of Road Deicing Salt on the Demography of Vernal Pool-Breeding Amphibians. *Ecol Appl*, 18: 724-734

- Kerby JL, Richards-Hrdlicka KL, Storfer A & Skelly DK. 2010. An examination of amphibian sensitivity to environmental contaminants: are amphibians poor canaries? *Ecol. Letters*, 13: 60–67.
- Keylock CJ. 2005. Simpson diversity and the Shannon/Wiener index as special cases of a generalized entropy. *OIKOS* 109: 1.
- Khadiga GA, Sherufa SH, Hania MI, & Ramadan AS. 2002. Impaired Functions in Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1757), from Polluted Waters. *Acta hydroch hydrob*, 29: 278–288.
- King KC, Mclaughlin JD, Boily M & Marcogliese DJ. 2010. Effects of agricultural landscape and pesticides on parasitism in native bullfrogs. *Biol Conserv* 143: 302–310.
- King KC. 2006. Parasite communities of leopard frogs (*rana pipiens*) from wetland habitats impacted by agriculture (Doctoral dissertation, Concordia University).
- Knutson MG, Richardson WB, Reineke DM, Gray BR, Parmelee JR & Weick SE. 2004. Agricultural ponds support amphibian populations. *Ecological Applications*, 14: 669–684.
- Krebs CJ. 1999. *Ecological methodology*. Addison Welsey Educational Publisher, New York.
- Kröger HHR. 2013. Optical plasticity in fish lenses. *Prog Retin Eye Res*, 34: 78–88.
- Kruk C, Rodríguez-Gallego LORENA, Meerhoff M, Quintans F, Lacerot G, Mazzeo N & Marten S. 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshw Biol*, 54: 2628-2641.
- Külköylüoğlu O & Vinyard JL. 2000. Distribution and ecology of freshwater Ostracoda (Crustacea) collected from springs of Nevada, Idaho, and Oregon: a preliminary study. *West N Am Naturalist*, 60: 291–303.
- Lagadic L, Caquet T & Ramade F. 1994. The role of biomarkers in environmental assessment (5). Invertebrate populations and communities. *Ecotoxicology*, 3: 193-208.
- Lam PK & Gray JS. 2003. The use of biomarkers in environmental monitoring programmes. *Mar Pollut Bull*, 46: 182-186.
- Lam PK. 2009. Use of biomarkers in environmental monitoring. *Ocean & Coast Man*, 52: 348-354.
- Lamb EG, Kembel SW & Cahill JF. 2009. Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. *J Ecol*, 97: 155–163.
- Lampert W & Sommer U. 2007. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford university press.

- Landis WG, Matthews RA & Matthews GB. 1997. Design and analysis of multispecies toxicity tests for pesticide registration. *Ecol Appl* 7: 1111-1116.
- Laprida C, Díaz A, & Ratto N. 2006. Ostracods (Crustacea) from Thermal Waters, Southern Altiplano, Argentina. *Micropaleontology*, 52: 177-188.
- Lefcort H, Hancock K, Maur K & Rostal D. 1997. The effects of used motor oil and silt on the growth, survival, and the ability to detect predators by tiger salamanders, *Ambystoma tigrinum*. *Arch Environ Contam Toxicol* 32: 383-388.
- Leibold MA. 1989. Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *Am Nat*, 134: 922-949.
- Lima SL. 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 70-75.
- Lindquist SB & Bachmann MD. 1980. Feeding Behavior of the Tiger Salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Herpetologica*, 36: 144-158.
- Lisney TJ & Hawryshyn CW. 2010. Ocular dimensions and cone photoreceptor topography in adult Nile Tilapia *Oreochromis niloticus*. *Environ Biol Fishes* 88:369-376.
- Liu H, Wassersug RJ & Kawachi K. 1996. A computational fluid dynamics study of tadpole swimming. *J. exp. Biol*, 199: 1245-1260.
- Loew ER & McFarland WN. 1990. The underwater visual environment. In *The Visual System of Fish* (eds. R. H. Douglas, M. B. A. Djamgoz), pp. 1-44. New York: Chapman and Hall.
- Løkkeborg S. 1998. Feeding behaviour of cod, *Gadus morhua*: activity rhythm and chemically mediated food search. *Anim. Behav*, 56: 371-378.
- López-López E, Sedeño-Díaz JE & Perozzi F. 2006. Lipid peroxidation and Acetylcholinesterase activity as biomarkers in the Black Sailfin Goodeid, *Girardinichthys viviparus* (Bustamante) exposed to water from Lake Xochimilco (Mexico). *Aquat Ecosyst Health*, 9: 379-385.
- Lu J, Li J, Furuya Y, Yoshizaki G, Sun H, Endo M, Haga Y, Satoh S & Takeuchi T. 2009. Efficient productivity and lowered nitrogen and phosphorus discharge load from GH-transgenic tilapia (*Oreochromis niloticus*) under visual satiation feeding. *Aquaculture*, 293: 241-247.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M & Bazzaz EA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl*, 10: 689-710.
- Maderey LER. 1994. El Recurso Agua en la República Mexicana. Un breve Análisis Geográfico. *Revista Geográfica*, 119: 133-163.
-



- Mann RM, Hyne RV, Choung CB & Wilson SP. 2009. Amphibians and agricultural chemicals: review of the risks in a complex environment. *Environ Pollut*, 157: 2903-2927.
- Marchetti PM, Light T, Moyle BP, Viers HJ. 2004. Fish Invasions in California Watersheds: Testing Hypotheses Using Landscape Patterns. *Ecol Appl*, 14: 1507-1525.
- Marco A, Blaustein AR. 1999. The effects of nitrite on behavior and metamorphosis in cascades frogs (*Rana casadae*). *Environ Toxicol Chem* 18: 946-949.
- Marín JA. 1984. Estudio del desarrollo de los ostrácodos *Eucypris aragonica* y *Heterocypris salina* en cultivo de barro. *Limnética* 1: 345-354
- Martens K, Schön I, Meisch C & Horne DJ. 2008. Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 185–193.
- Maxwell NJ. 2009. Baseline survey and habitat analysis of aquatic salamanders in the Pigeon River, North Carolina.
- Mazumder A. 1994. Patterns of algal biomass in dominant odd- vs. even-link lake ecosystems. *Ecology*, 75: 1141–1149.
- Mazzeo N, Iglesias C, Franco T, Borthagaray A, Fosalba C, Ballabio R, Larrea D, Vilches J, García S, Pacheco JP & Jeppesen E. 2010. Trophic cascade effects of *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in subtropical lakes food webs: a mesocosm approach. *Hydrobiologia*, 644: 325–335.
- McCarty LS & Munkittrick KR. 1996. Environmental biomarkers in aquatic toxicology: Fiction, fantasy, or functional?
- McCoy MW & Savitzky AH. 2004. Feeding Ecology of Larval *Ambystoma mabeei* (Urodela: Ambystomatidae). *Southeast Nat*, 3: 409.
- Meager JJ & Batty RS. 2007. Effects of Turbidity on the Spontaneous and Prey-Searching Activity of Juvenile Atlantic Cod (*Gadus morhua*). *Philos T: Biol Sci*, 362: 2123-2130.
- Meager JJ. 2010. Turbidity and Fish Behaviour. <http://justin-meager.com/turbid.htm>.
- Metwally BG. 2011. Effect of thyroid stimulating hormone on the ultrastructure of the thyroid gland in the Mexican axolotl during metamorphic climax. *J Appl Pharmaceut S*, 1: 60-66.
- Mexicana N. O. NOM-001-SEMARNAT-1996. Establece los límites máximos permisibles de contaminantes en las descargas de aguas residuales en aguas y bienes nacionales. Diario Oficial de la Federación. México, DF.
- Michaud J.P. 1991. A citizen's guide to understanding and monitoring lakes and streams. Publ.
-

- #94-149. Washington State Dept. of Ecology, Publications Office, Olympia, WA, USA (360) 407-7472.
- Mills EL & Schiavone AJ. 1982. Evaluation of fish communities through assessment of Zooplankton populations and measures of lake productivity. *N Am J Fish Manage*, 2: 14-27.
- Miner JG & Stein RA. 1993. Interactive influence of turbidity and light on larval bluegill (*Lepomis macrochirus*) foraging. *Can J Fish Aquat Sci*, 50: 781–788.
- Moore ML. 1989. NALMS management guide for lakes and reservoirs. North American Lake Management Society, (<http://www.nalms.org> ).
- Moore MN. 2006. Do nanoparticles present ecotoxicological risks for the health of the aquatic environment? *Environ Internat*, 32: 967-976.
- Moorman CE, Russell KR & Greenberg CH. 2011. Reptile and Amphibian Response to Hardwood Forest Management and Early Successional Habitats. *Manag For Ecosyst*, 21: 191-208.
- Moreira SM, Moreira-Santos M, Osten JR, da Silva EM, Ribeiro R, Guilhermino L & Soares AMVM. 2010. Ecotoxicological tools for the tropics: Sublethal assays with fish to evaluate edge-of-field pesticide runoff toxicity. *Ecotox Environ Safe* 73: 893–899.
- Moreno GMD. 2003. Antonio García Brage. ed. *Toxicología Ambiental: Evaluación de riesgo para la salud humana*. Centro página: Mc Graw Hill. pp. 305.
- Morin JP. 1984. The Impact of Fish Exclusion on the Abundance and Species Composition of Larval Odonates: Results of Short-Term Experiments in a North Carolina Farm Pond. *Ecology*, 65: 53-60.
- Moss B. 2001. *Ecology of fresh waters*. Tercera edition. U. K. Oxford. Pp 557.
- Moyle BP & Marchetti PM. 2006. Predicting Invasion Success: Freshwater Fishes in California as a Model. *BioScience*, 56: 515-524.
- Munro FHFRS & Taylor ERA. 1955. The tolerance of oxygen by aquatic invertebrates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biol Science*, 143: 214-225
- Nagl S, Tichy H, Mayer WE, Samonte IE, McAndrew BJ & Klein J. 2001. Classification and phylogenetic relationships of African Tilapiine fishes inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol*, 20: 361–374.
- Nakano S, Miyasaka H & Kuhara N. 1999. Terrestrial-Aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology*, 80: 2435–2441.

- Nandini S & Sarma SSS. 2000. Zooplankton preference of two species of freshwater ornamental fish larvae. *J Appl Ichthyol*, 16: 282- 284.
- Nandini S, Enríquez-García C & Sarma SSS. 2007. A laboratory study on the demography and competition of three species of littoral cladocerans from Lake Huetzalin, Xochimilco, Mexico. *Aquat Ecol*, 41: 547-556.
- Nandini S, Ramirez-Garcia P & Sarma SSS. 2005. Seasonal variation in the species diversity of planktonic rotifers, in Lake Xochimilco, Mexico. *J Fresh Ecol*, 20: 287-294.
- Negrea S, Botnariuc N & Dumont HJ. 1999. Phylogeny, evolution and classification of the Branchiopoda (Crustacea). *Hydrobiologia* 412: 191-212.
- Nogrady T, Wallace RL & Snell TW. 2005. Rotifera: Biology, ecology and systematics. SPB, Academic Publishing.
- Nordberg M, Templeton DM, Andersen O & Duffus JH. 2009. Glossary of terms used in Ecotoxicology (IUPAC Recommendations 2009). *Pure Appl Chem*, 81: 829-970.
- Nurminen L & Horppila J. 2006. Efficiency of Fish Feeding on Plant-Attached Prey: Effects of Inorganic Turbidity and Plant-Mediated Changes in the Light Environment. *Limnol Oceanogr*, 51: 1550-1555.
- Oberholster PJ, Myburgh JG, Ashton PJ, Coetzee JJ & Botha AM. 2012. Bioaccumulation of aluminium and iron in the food chain of Lake Loskop, South Africa. *Ecotox environ safe*, 75: 134-141.
- Ochoa-Ochoa L, Urbina-Cardona JN, Vázquez LB, Flores-Villela O & Bezaury-Creel J. 2009. The Effects of Governmental Protected Areas and Social Initiatives for Land Protection on the Conserv Mexican Amphibians. *PLoS ONE* 4: e6878.
- Odum PE. 1984. The Mesocosm. *BioScience*, 34: 558-562.
- Ogunji JO & Wirth M. 2001. Alternative protein sources as substitutes for fishmeal in the diet of Young Tilapia *Oreochromis niloticus* (Linn.). *Isr J Aquacult–Bamid*, 53: 34-43.
- Oleksyn J & Reich PB. 1994. Pollution, habitat destruction, and biodiversity in Poland. *Conserv Biol*, 8: 943–960
- Ortiz-Santaliestra ME, Fernández-Benítez MJ, Marco A & Lizana M. 2010. Influence of ammonium nitrate on larval anti-predatory responses of two amphibian species. *Aquat Toxicol*, 99: 198-204.
- Otto SB, Rall BC & Brose U. 2007. Allometric degree distributions facilitate food-web stability. *Nature* 450: 1226 – 1229.
-

- Pariaud B, van den Berg F, van den Bosch F, Powers S. J, Kaltz O & Lannou C. 2012. Shared influence of pathogen and host genetics on a trade-off between latent period and spore production capacity in the wheat pathogen, *Puccinia triticina*. *Evol Appl*, 6: 303–312.
- Park D, McGuire JM, Majchrzak AL, Ziobro JM & Eisthen HL. 2004. Discrimination of conspecific sex and reproductive condition using chemical cues in axolotls (*Ambystoma mexicanum*). *J Comp Physiol A* 190: 415–427
- Pelclová D, Urban P, Preiss J, et al. 2006. «Adverse health effects in humans exposed to 2,3,7,8-tetrachlorodibenzo-p-dioxin (TCDD)». *Rev environ health*, 21: 119–38.
- Perry RJ & McNaughton PA. 1991. Response of cones from the retina of the tiger salamander. *J. Physiol*, 433: 561-587.
- Peterson BC, Sellers BW, Fryda NJ & Koupal KD. 2011. Assessment of Water Quality and Response Rate of Zooplankton in a Nebraska “Barrow Pit” After Rotenone Application. *T Nebraska Aca Sci* 32: 69–74.
- Peterson MS, Slack WT, Brown-Peterson NJ & McDonald J. 2004. Reproduction in Nonnative Environments: Establishment of Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus*, in Coastal Mississippi Watersheds. *Copeia*, 2004:842–849.
- Petranka JW & Kennedy CA.. 1999. Pond tadpoles with generalized morphology: is it time to reconsider their functional roles in aquatic communities. *Oecologia* 120: 621-631.
- Pineda-Flores G, Hernandez T, del Carmen Cruz M & Gutierrez-Castrejon T. 1999. Aplicacion de Dos Microbioensayos para Evaluar la Contaminacion Presente en las Cuencas Xochimilco y Lerma-Santiago. *Revista Latinoamericana Microbiologia-Mexico-*, 41: 251-258.
- Potthoff AJ, Herwig BR, Hanson MA, Zimmer KD, Butler MG, Reed JR, Parsons BG & Ward MC. 2008. Blackwell Publishing Ltd Cascading food-web effects of piscivore introductions in shallow lakes. *J Appl Ecol*, 45: 1170–1179
- Pratt JR, Melendez AE, Barreiro R & Bowers NJ. 1997. Predicting the ecological effects of herbicides. *Ecol Appl*, 7:1117-1124.
- Preest MR. 1993. Mechanisms of growth rate reduction in acid-exposed larval salamanders, *Ambystoma maculatum*. *Physiol Zool* 66: 686-707.
- Purcell KM, Ling N & Stockwell CA, 2012. Evaluation of the introduction history and genetic diversity of a serially introduced fish population in New Zealand. *Biol Invasions* 14: 2057–2065.
- Putman RJ & SD. Wratten, 1984. *Principles of Ecology*. Croom Helm, London: 388 pp.

- Rachowicz LJ, Hero JM, Alford RA, Taylor JW, Morgan JAT, Vredenburg VT, et al. 2005. The novel and endemic pathogen hypotheses: competing explanations for the origin of emerging infectious diseases of wildlife. *Conserv Biol*, 19:1441–1444.
- Raimondo SM, Rowe CL & Congdon JD. 1998. Exposure to Coal Ash Impacts Swimming Performance and Predator Avoidance in Larval Bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *J Herpetol*. 32: 289-292.
- Ramirez-Perez T, Sarma SSS & Nandini S. 2004. Effects of mercury on the life table demography of the rotifer *Brachionus calyciflorus pallas* (Rotifera). *Ecotox* 13: 535–544.
- Reebs SG. 2002. Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Rev Fish Biol Fish*, 12: 349-371.
- Relyea RA, Schoeppner NM & Hoverman JT. 2005. Pesticides and amphibians: the importance of community context. *Ecol Appl*, 15: 1125-1134.
- Rick IP, Bloemker D & Bakker TCM. 2012. Spectral composition and visual foraging in the three-spined stickleback (*Gasterosteidae: Gasterosteus aculeatus L.*): elucidating the role of ultraviolet wavelengths. *Biol J Linnean Soc*, 105: 359–368.
- Robles MC, García-Basilio C, Heydrich CS, Quiroz HM & Vanegas PC. 2009. Plaguicidas organofosforados efecto en las primeras etapas del ajolote *Ambystoma mexicanum* (Amphibia: Caudata). *Chemosphere* 74: 703-710.
- Rodríguez CF, Bécares E, Fernández-Aláez M & Fernández-Aláez C. 2005. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions*, 7: 75-85.
- Rohr JR & McCoy KA. 2010. A qualitative meta-analysis reveals consistent effects of atrazine on freshwater fish and amphibians. *Environ Health Persp*, 118: 20.
- Rossi V & Menozzi P. 1993. The clonal ecology of *Heterocypris incongruens* (Ostracoda): life-history traits and photoperiod. *Funct Ecol*, 7:177-182.
- Rossi V & Menozzi P. 1993. The clonal ecology of *Heterocypris incongruens* (Ostracoda): life-history traits and photoperiod. *Functional Ecol*, 7: 177-182.
- Rouse JD, Bishop CA & Struger J. 1999. Nitrogen pollution: an assessment of its threat to amphibian survival. *Environ Health Persp*, 107: 799–803.
- Rowe CL, Kinney OM, Nagle RD & Congdon JD. 1998b. Elevated maintenance cost in an anuran (*Rana catesbeiana*) exposed to a mixture of trace elements during the embryonic and early larval periods. *Physiol Zool*, 71:27-35.

- Rowe CL, Kinney OM, Fiori AP & Congdon JD. 1996. Oral deformities in tadpoles (*Rana catesbeiana*) associated with coal ash deposition: effects on grazing ability and growth. *Freshwater Biol*, 36:723–730.
- Rowe DK & Dean TL. 1998. Effects of turbidity on the feeding ability of the juvenile migrant stage of six New Zealand freshwater fish species. *New Zeal J Mar Fresh*, 32: 21–29.
- Ruiz F, Abad M, Bodergat AM, Carbonel P, Rodríguez-Lázaro J, González-Regalado ML, Toscano A, García EX & Prenda J. 2013. Freshwater ostracods as environmental tracers. *Int J Environ Sci Te*, 1-14.
- Sabater S, Guasch H, Ricart M, Romaní A, Vidal G, Klünder C & Schmitt-Jansen M. 2007. Monitoring the effect of chemicals on biological communities. The biofilm as an interface. *Analytical and bioanalytical chemistry*, 387: 1425-1434.
- Sabbah S, Hui J, Hauser FE, Nelson WA & Hawryshyn CW. 2012. Ontogeny in the visual system of Nile tilapia. *J Exp Biol* 215: 2684-2695.
- Salles V & Valenzuela JM. 1992. Ámbitos de relaciones sociales de naturaleza íntima e identidades culturales (Notas sobre Xochimilco). *Revista Mex Soc*, 54: 139-173.
- Sánchez-González A & López-Mata L. 2005. Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distributions*, (Diversity Distrib.), 11: 567–575.
- Sarma SSS, Nandini S & Flores JLG. 2001. Effect of methyl parathion on the population growth of the rotifer *Brachionus patulus* (O. F. Muller) under different algal food (*Chlorella vulgaris*) densities. *Ecotoxicol Environ Safe* 48:190–195.
- Savage WK, Quimby FW & DeCaprio AP. 2002. Lethal and sublethal effects of polychlorinated biphenyls on *Rana sylvatica* tadpoles. *Environ Toxchem*, 21: 168-174.
- Sax DF & Gaines SD. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *TRENDS Ecol Evol*, 18: 11.
- Sayim F. 2008. Acute Toxic Effects of Malathion on the 21<sup>st</sup> Stage Larvae of the Marsh Frog. *Turkish J of Zoology*, 32: 99.
- Schmid WD. 1968. Natural Variations in Nitrogen Excretion of Amphibians from Different Habitats. *Ecology*, 49: 180-185.
- Schmutzer AC, Gray MJ, Burton EC & Miller DL. 2008. Impacts of cattle on amphibian larvae and the aquatic environment. *Freshwater Biol*, 53: 2613–2625.

- Schoenly K & Cohen JE. 1991. Temporal Variation in Food Web Structure: 16 Empirical Cases. *Ecol Monographs*, 61: 267-298
- Schwarzenbach RP. 2005. The Challenge of Micropollutants in Aquatic. *World*, 308-405.
- Semarnat. 2008. [http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe\\_2008/05\\_atmosfera/recuadro5\\_2.html](http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_2008/05_atmosfera/recuadro5_2.html).
- Shaffer H. 1989. Natural history, ecology and evolution of the Mexican axolotls. *Axolotl Newsletter*, Indiana University, Indiana 18:5-11.
- Shoup DE & Wahl DH. 2009. The Effects of Turbidity on Prey Selection by Piscivorous Largemouth Bass, *Transactions of the American Fisheries Society*, 138: 1018- 1027
- Shugart LR, McCarthy JF & Halbrook RS. 1992. Biological markers of environmental and ecological contamination: an overview. *Risk Analysis*, 12: 353-360.
- Shurin, JB, Clasen JL, Greig HS, Kratina P & Thompson PL. 2012. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. *Philos T R Soc B*, 367: 3008-3017.
- Silva CD & Rosas A. 2012. Density induced transition in a school of fish. *Physica A*, 391: 3908–3914.
- Silva de Castro C, Agostinho CA, Argentim D, Sversut de Alexandre J, Caetano de Oliveira L, Ramalho de Sousa RM, Padilha PM. 2012. Feed digestibility and productive performance of bullfrogs fed in high and low frequency. *Aquaculture* 326–329: 123–128.
- Simberloff D. 2011. How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biol Invasions*, 13: 1255-1268.
- Sinervo B, Méndez-de-la-Cruz F, Miles BD, Heulin B, Bastiaans E, Villagrán-Santa CM, Lara-Resendiz R, Martínez-Méndez N, Calderón-Espinosa ML, Meza-Lázaro RN, Gadsden H, Avila LJ, Morando M, De la Riva IJ, Sepulveda VP, Duarte CF, Rocha, Iburgüengoytía N, Puntriano AC, Massot M, Lepetz V, Oksanen TA, Chapple DG, Bauer AM, Branch WR, Clobert J & Sites Jr J. 2010. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science* 328: 894-899.
- Skalski GT & Gilliam JF. 2001. Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology* 82: 3083–3092.
- Smith CK. 1990. Effects of Variation Body Size on Intraspecific Competition among Larval Salamanders. *Ecology*, 71: 1777-1788
- Smith CK & Petranka JW. 1987. Prey Size-Distributions and Size-Specific Foraging Success of *Ambystoma* larvae. *Oecologia*, 71: 239-244.
-

- Smith HM. 1969. The Mexican Axolotl: Some Misconceptions and Problems. *BioScience*, 19: 593-597.
- Smith HM & Smith RB. 1971. Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Volume I. Analysis of the literature on the Mexican Axolotl. John Johnson Natural History Books, Bennington, VT, USA. 245pp.
- Smith KK. 2001. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biol J Linn Soc*, 73: 169-186.
- Soffientino B, Nacci DE & Specker JL. 2010. Effects of the dioxin-like PCB 126 on larval summer flounder (*Paralichthys dentatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 152: 9-17.
- Sorte CJB, Williams SL & Zerebecki RA. 2010. Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology*, 91: 2198-2204.
- Spellenberg FI & Fedor JP. 2003. A tribute to Claude Shannon (1916-2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon-Wiener' Index. *Global Ecol Biogeogr*, 12: 177-179.
- Spinelli ML, Pajaro M, Martos P, Esnal GB, Sabatini M & Capitanio FL. 2012. Potential zooplankton preys (Copepoda and Appendicularia) for *Engraulis anchoita* in relation to early larval and spawning distributions in the Patagonian frontal system (SW Atlantic Ocean). *Sci Mar*, 76: 39-47.
- Spurný P, Mareš J, Hedbávný J & Sukop I. 2009. Residual Metal Contamination of the ecosystem in the lower Course of the Jihlava River. *Acta Vet. Brno*, 78: 525-534.
- Starling F, Lazzaro X, Cavalcanti C & Moreira R. 2002. Contribution of omnivorous tilapia to eutrophication of a shallow tropical reservoir: evidence from a fish kill. *Freshwater Biol*, 47: 2443-2452.
- Stav G, Blaustein L & Margalit Y. 2005. Individual and Interactive Effects of a Predator and Controphic Species on Mosquito Populations. *Ecol Appl*, 15: 587-598.
- Stenhouse SL, Hairston NG & Cobey AE. 1983. Predation and Competition in *Ambystoma* Larvae: Field and Laboratory Experiments. *J Herpetol*, 17: 210-220.
- Stephan-Otto E, Ensástigue LJ. 2001. El ajolote, otro regalo de México al mundo. *Biodiversitas*. Año 7, núm 35.
- Stevens M. 2012. *Sensory Ecology, Behaviour, & Evolution*. Oxford University Press. Pp 243.



- Stowasser A & Buschbeck EK. 2012. Electrophysiological evidence for polarization sensitivity in the camera-type eyes of the aquatic predacious insect larva *Thermonectus marmoratus*. *J Exp Biol* 215: 3577-3586.
- Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, Young BE, Rodrigues AS, Fischman DL & Waller RW. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783-1786.
- Suárez VL. 2005. Evaluación del estrés agudo y crónico del cadmio ( $\text{CdCl}_2$ ) y cobre ( $\text{CuSO}_4$ ) en el ostracodo (*Heterocypris incongruens*) mediante las respuestas de tablas de vida demográficas. Tesis para obtener el título de biólogo. UNAM FES Iztacala.
- Sullivan LJ. 2010. Prey Selection of Larval and Juvenile Planktivorous Fish in the San Francisco Estuary. Delta Science Program R/SF-15 Jan.
- Sweka JA & Hartman KJ. 2001. Effects of turbidity on prey consumption and growth in brook trout and implications for bioenergetics modeling. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:386–393.
- Tanadini M, Schmidt BR, Meier P, Pellet J & Perrin N. 2012. Maintenance of biodiversity in vineyard-dominated landscapes: a case study on larval salamanders. *Anim Conserv*, 15: 136-141.
- Tavera R & Díez B. 2009. Multifaceted approach for the analysis of the phototrophic microbial community in a freshwater recreational area of Xochimilco, México. *Hydrobiologia*, 636: 353-368.
- Taylor J. 1984. Comparative Evidence for Competition between the Salamanders *Ambystoma gracile* and *Taricha granulosa*. *Copeia*, 1984: 672-683.
- Theodorakis CW. 1989. Size segregation and the effects of oddity on predation risk in minnow schools. *Anim Behav*, 38: 496-502.
- Thomson SM, Cowles EE, Harowicz HL, Livaudais BM, Roberts WE & Ettinger WF. 1999. Ramifications of Predator Avoidance: Predator and Heavy-Metal-Mediated Competition between Tadpoles and Snails Hugh Lefcort. *Ecol Appl*, 9: 1477-1489.
- Truhaut R. 1977. Eco-toxicology—objectives, principles and perspectives. *Ecotoxicol Environ Saf* 1: 151–173.
- Tyler JE. 1968. The secchi disc. *Limnol. Oceanogr*, 13.
- Utne ACW. 1997. The effect of turbidity and illumination on the reaction distance and search time of the marine planktivore *Gobiusculus flavescens*. *J. Fish Biol.*, 50: 926–938.

- Utne-Palm AC. 1999. The effect of prey mobility, prey contrast, turbidity and spectral composition on the reaction distance of *Gobiusculus flavescens* to its planktonic prey. *J. Fish. Biol.*, 54: 1244-1258.
- Utne-Palm AC. 2002. Visual feeding of fish in a turbid environment: physical and behavioural aspects. *Mar. Freshw. Behav. Physiol*, 35: 111-128.
- Vakkilainen K, Kairesalo T, Hietala J, Balayla D, Cares E, Van de Bund W, Van Donk E, Fernandez M, Gyllstro M, Hansson L, Miracle M, Moss B, Romo S, Rueda J & Stephen D. 2004. Response of zooplankton to nutrient enrichment and fish in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Freshwater Biol*, 49: 1619–1632.
- Valiente E, Tovar A, Gonzalez H, Eslava-Sandoval D & Zambrano L. 2010. Creating Refuges for the Axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Ecol Restor*, 28: 257.
- Valiente REL. 2006. Efecto de las especies introducidas en Xochimilco para la rehabilitación del hábitat del ajolote (*Ambystoma mexicanum*). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. UNAM Instituto de Biología México DF.
- Valiente REL. 2010. Las especies exóticas como contaminación biológica del agua. Libro CALIDAD DEL AGUA Un enfoque multidisciplinario. Cap 5., Primera edición 5 de junio de 2010. Alonso Aguilar Ibarra (coordinador). Pag. 145-176.
- Van der Meer J & Ens BJ. 1997. Models of interference and their consequences for the spatial distribution of ideal and free predators. *J Animal Ecol* 66: 846–858.
- Vanni MJ. 1987. Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community. *Ecology* 68:624-635.
- Vasseur P & Cossu-Leguille C. 2003. Biomarkers and community indices as complementary tools for environmental safety. *Environ International*, 28: 711-717.
- Vertucci FA & Corn PS. 1996. Evaluation of episodic acidification and amphibian declines in the Rocky Mountains. *Ecol Appl*, 6:449-57.
- Villanueva R, Nozais C & Boletzky SV. 1997. Swimming behaviour and food searching in planktonic *Octopus vulgaris* Cuvier from hatching to settlement. *J Exp Mar Biol Ecol*, 208: 169-184.
- Villeneuve A, Larroudé S & Humbert JF. 2011. Herbicide contamination of freshwater ecosystems: Impact on microbial communities. *Pesticides-Formulations, effects, fate*, 285-312.
- Vinyard G. 1979. An Ostracod (*Cypridopsis vidua*) Can Reduce Predation from Fish by Resisting Digestion. *Naturalist*, 102: 188-190.

- Vinyard GL & O'Brien WJ. 1976. Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*). J Fish Res Board Can, 33: 2845-2849.
- Vogel JL & Beauchamp DA. 1999. Effects of light, prey size, and turbidity on reaction distances of lake trout (*Salvelinus namaycush*) to salmonid prey. Can J Fish Aquat Sci, 56: 1293- 1297.
- Voss SR & Shaffer HB. 2000. Evolutionary genetics of metamorphic failure using wild-caught vs. laboratory axolotls (*Ambystoma mexicanum*). Molecular Ecol, 9: 1401–1407.
- Voss SR, Epperlein HH & Tanaka EM. 2009. *Ambystoma mexicanum*, the Axolotl: A Versatile Amphibian Model for Regeneration, Development, and Evolution Studies. Cold Spring Harb Protoc, pdb.emo128
- Waldichuk M & Hegre CS. 1973. Trends in methodology for evaluation of effects of pollutants on marine organisms and ecosystems. Crit Rev Environ Sci Tec, 3: 167-211.
- Walls SC & Altig R. 1986. Female Reproductive Biology and Larval Life History of *Ambystoma* salamanders: A Comparison of Egg Size, Hatchling Size, and Larval Growth. Herpetologica, 42: 334-34.
- Walls SC. 1998. Density dependence in a larval salamander: The effects of interference and food limitation. Copeia, 1998: 926-935.
- Walton OE Jr. 1980. Invertebrate Drift From Predator-Prey Associations. Ecology, 61: 1486-1497.
- Wayne HMA. 2012. Age-Dependent Effect of Environmental Light on Spectral Sensitivity and Body Colouration of Nile Tilapia *Oreochromis niloticus*. Thesis submitted to the Department of Biology in conformity with the requirements for the degree of Master of Science. Queen's University, Kingston, Ontario, Canada.
- Werner EE & Hall DJ. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). Ecology, 55: 1042-1052.
- Widdicombe S & Austen MC. 1999. Mesocosm investigation into the effects of bioturbation on the diversity and structure of a subtidal macrobenthic community. Ecol Prog Ser. 189: 181-193.
- Willson JD & Hopkins WA. 2012. Evaluating the Effects of Anthropogenic Stressors on Source-Sink Dynamics in Pond-Breeding Amphibians. Conservation Biology, 00: 1–10.
- Winfield IJ & Townsend CR. 1983. The Cost of Copepod Reproduction: Increased Susceptibility to Fish Predation. Oecologia, 60: 406-411.
- Wissel B, Boeing WJ & Ramcharan CW. 2003. Effects of Water Color on Predation Regimes and Zooplankton Assemblages in Freshwater Lakes. Limnol Oceanogr, 48: 1965-1976.
-

- Yurewicz K & Wilbur HM. 2004. Resource availability and costs of reproduction in the salamander *Plethodon cinereus*. *Copeia*, 2004: 28–36.
- Zalizniak L. 2006. The effects of selected agricultural chemicals on freshwater microalgae and cladocerans in laboratory studies, with particular emphasis on hormesis (Doctoral dissertation, RMIT University).
- Zambrano L & Valiente E. 2008. Mitigación del impacto de las especies introducidas en la zona lacustre de Xochimilco. Gobierno del Distrito Federal, Instituto de Biología de la UNAM, México DF.
- Zambrano L, Valiente E & Zanden MJV. 2010. Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biol inv*, 12: 3061-3069.
- Zamor RM. 2005. The Effect of Turbidity on Foraging Behavior of the Drift- Feeding Minnow, Rosyde Dace (*Clinostomus funduloides*). University of Oklahoma, Thesis Submitted to the Graduate Faculty of The University of Georgia in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree. Master of Science Athens, Georgia.
- Zaret TM. 1980. Predation and freshwater communities. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Zengeya TA, Robertson MP, Booth AJ & Chimimba CT. 2012. A qualitative ecological risk assessment of the invasive Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* in a sub-tropical African river system (Limpopo River, South Africa). *Aquat Conserv: Marine and Freshwater Ecosystems*.
- Zimmer KD, Herwig BR & Laurich LM. 2006. Nutrient excretion by fish and its potential to support algal production. *Limnol Oceanogr*, 51: 197–207.