



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

CAPACIDAD DE CARGA DE REFUGIOS EXPERIMENTALES PARA
***AMBYSTOMA MEXICANUM* EN XOCHIMILCO, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(LIMNOLOGÍA)

PRESENTA:

MAYA SATHYA RUBIO LOZANO

TUTOR: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ
Instituto de Biología

COMITÉ TUTOR:

DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA Facultad de Ciencias
DRA. CECILIA VANEGAS PÉREZ Facultad de Ciencias
DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ Facultad de Ciencias
DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ F.E.S. Iztacala

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Aquél que ejerce su dominio sobre vosotros tiene sólo dos ojos, sólo dos manos, sólo un cuerpo, nada más de lo que posee el último del infinito número de hombres que habitan en vuestras ciudades. De hecho, no tiene nada más que el poder que vosotros mismos le conferís para destruirlos. ¿De dónde ha sacado suficientes ojos para espiaros, si no le proveéis de ellos vosotros mismos? ¿Cómo puede tener tantos brazos para apalearos, si no los toma prestados de entre vosotros? ¿Cómo puede tener poder sobre vosotros, sino porque vosotros se lo otorgáis? ¿Cuándo iba a osar atacaros, si no contara con vuestra colaboración? ¿Qué podría hacer sin vuestra connivencia con el ladrón que os saquea, si no fueses cómplices del asesino que os mata, si no fuesen traidores a vosotros mismos? De todas estas indignidades, que ni las propias bestias del campo tolerarían, podréis libraros si lo intentáis, no mediante la acción sino meramente con el deseo de ser libres. Resolvedos a no servir más y seréis libres al instante. No os pido que pongáis las manos sobre el tirano para derribarlo, sino simplemente que dejéis de sustentarle. Entonces lo veréis, como un gran Coloso al que retiran de su pedestal, caer de sus propias alturas y hacerse pedazos.

Étienne de la Boétie

Y al niño, que ha de vivir en la tierra, no le enseñan la tierra ni la vida.

José Martí

*A mis padres, que un día me enseñaron a soñar que todo me era posible
y no han dejado de impulsarme para volverlo una realidad.*

A mi tía, porque todo lo que somos y seremos está amparado por tu amor y apoyo.

*A todos aquellos que iluminan mis pasos cuando las noches más negras
ocultan los verdes prados del horizonte.*

Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por su apoyo institucional y la formación académica de alta calidad que recibí en este proceso.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de manutención otorgada sin la cual no hubiera sido posible completar esta meta.

Al Dr. Luis Zambrano y a su Laboratorio de Restauración Ecológica del Instituto de Biología, UNAM por brindarme todas las facilidades de equipo y material para realizar mi estudio.

A U.S. Fish & Wildlife Service y Restauración Ecológica y Desarrollo, A.C. por el financiamiento otorgado a una parte importante de este proyecto bajo el acuerdo de colaboración no. 96200-0-G214, sin el cual los alcances considerados en el presente trabajo hubieran sido ajustados y limitados.

A los integrantes de mi comité tutorial. Dr. José Jaime Zúñiga Vega y Dra. Ruth Cecilia Vanegas Pérez, gracias por siempre hacerse un tiempcito para darme sus valiosos comentarios y conocimientos para así poder encaminar de la mejor manera este trabajo. Al Dr. Javier Carmona Jiménez por abrirme las puertas de su laboratorio y colaborar directamente en algunos procesos del presente estudio. Al Dr. Alfonso Lugo Vázquez por su disposición y exigencia para que siempre se haga lo mejor que se puede. A todos, muchas gracias por permitirme aprender de ustedes.

Al Biól. Luis Vicente González Ania porque nunca niega un consejo, un comentario y una asesoría y siempre con la mejor disposición de seguir enseñando a sus pupilos a pesar de los años y el lugar.

Agradecimientos personales

Este camino empezó como una prueba al destino, o más bien, a la voluntad. A veces uno piensa que no tiene ni idea de lo que quiere de la vida y cree que como un niño que tira una moneda al aire, se pueden tomar los caminos al azar, esperando que la apuesta haya sido la correcta. En realidad somos fabricantes de nuestro destino, tal vez haciéndonos los inconscientes pero tomamos cada curva con conocimiento de causa de a dónde nos podrá llevar la autopista. Es así como un día, después de hostigar por varias semanas a mi tutor, decidió que quería conocerme y entonces comenzó esta aventura. Le agradezco de corazón esta oportunidad. Este tiempo he podido constatar que nuestra *alma mater* padece los grandes males de las sociedades humanas, que la corrupción, el clientelismo y el nepotismo han encontrado abrigo en las paredes de nuestra universidad. Pero también he podido conocer gente que día a día trata de hacer la diferencia, intenta recuperar los valores de aquellos que la fundaron y predicán con el ejemplo. Gracias Luis, porque no pusiste una valla en esa curva y me permitiste vivir una de las experiencias más enriquecedoras de mi vida, académica y personalmente. Confiaste en mí, en mis capacidades y me dejaste dirigir mi propio proyecto. Si bien cometí muchos errores, hoy estoy más cerca de ser investigadora que hace unos años.

En este proceso de aprendizaje también hay que dar gracias particulares a dos personas que convirtieron el calor apabullante de Xochimilco en sonrisas y manos tendidas. Armando, me enseñaste prácticamente todo lo que sé de Xochimilco y de refugios, a nombre de todos los que hemos pasado por ahí, qué bueno que haya gente como tú que no se aburre de aprender y enseñar. Leo, gracias por nunca decirle no al trabajo, por apoyar con gusto y ser un caballero. Sin la ayuda de ambos mis pobres ajolotes no hubieran sobrevivido mucho tiempo más y seguramente se me hubiera roto la espalda o peor aún, la voluntad, más rápido de lo que canta un gallo. Nada de esto sería lo que es.

También agradezco a los compañeros del lab, porque brindaron todo el apoyo en la recuperación de ajolotes y hasta clavado en el lodo se echaron para que los pobres no se quedaran perdidos al término de los experimentos. Carlitos Sumano, gracias por abrirme las puertas de tu hogar, enseñarme a cocer a máquina y perder tardes libres y días del niño por colaborar en mi causa. A los chicos de servicio social, Bere, Lilian y Carlos porque le echaron muchas ganas y me ayudaron no sólo en el trabajo, sino a hacerlo menos solitario. A Demián mil gracias porque simplificaste la estadística, tuviste paciencia, enseñaste y fuiste un buen amigo.

Ciertamente hubo dudas, traspies y desencantos en el transcurso de esta travesía, pero ahí estuvieron aquellos que llamo míos porque se han ganado un lugar especial en mi efímera existencia. Gracias a ellos, mis amigos, mi familia, mis amores. Porque sin ustedes nada sabe, nada se siente y nada es visible. A los que estuvieron pero que dolorosamente ya no están, que el mundo sepa por estas líneas lo mucho que hacen falta, que este logro también es parte de su legado porque se llevaron algo de mí y me dejaron mucho de ustedes, y es así como he obtenido su sabiduría para enfrentar la vida.

Gracias a todos y hasta la próxima.

Y como dijo Martí, “la vida es un asalto. Y se puede dormir, pero sobre la trinchera”.

Índice	Pág.
Resumen	1
1. Introducción	2
1.1 <i>Ambystoma mexicanum</i> : trabajos relacionados	3
1.2 Xochimilco y <i>Ambystoma mexicanum</i> : problemática	4
2. Pregunta de investigación	6
3. Objetivos	7
3.1 Objetivo general	7
3.2 Objetivos particulares	7
4. Materiales y método	7
4.1 Área de estudio	7
4.2 Especie de estudio	10
4.2.1 Taxonomía y morfología	10
4.2.2 Distribución, hábitat y alimentación	11
4.2.3 Reproducción	12
4.2.4 Importancia cultural, científica y comercial	12
4.3 Trabajo de campo y experimental.....	13
4.3.1 Fase I. Crecimiento de larvas de axolotes	19
4.3.2 Fase II. Mortalidad de adultos	21
4.3.3 Fase III. Fecundidad	23
4.3.4 Fase IV. Análisis de datos	25
5. Resultados	27
5.1 Físicoquímicos y zooplancton	27
5.1.1 Fase I. refugio 1.....	27
5.1.2 Fase II. refugio 2.....	30
5.1.3 Fase III. refugio 3.....	34
5.2 Experimentos <i>in situ</i> con axolotes	37
5.2.1 Fase I: larvas - subadultos	37
5.2.1.1 Relación longitud total – peso y densidad de larvas	38
5.2.1.2 Crecimiento de la talla respecto al tiempo	39
5.2.1.3 Mortalidad de larvas y densidad	40
5.2.2 Fase II: adultos	42
5.2.2.1 Relación longitud total – peso	44
5.2.3 Fase III. Fecundidad	47
6. Discusión	48
6.1 Efectos de la capacidad de carga en <i>Ambystoma mexicanum</i>	49
6.2 Propiedades de los refugios	51
7. Conclusiones	55
8. Referencias	56

Índice de figuras y tablas

Figura		Pág
#		#
1	Ubicación del ANP “Ejidotes de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco”	8
2	Ubicación de los refugios experimentales dentro del ANP	9
3	Ilustración de axolote adulto	10
4	Axolote adulto	11
5	Dios Xólotl	13
6	Esquema de los refugios de la chinampa utilizados durante las fases I y II	14
7	Esquema del refugio de la UNAM utilizado durante las fase III	15
8	Pesca de charales acociles	17
9	Mantenimiento de los refugios. Oxigenación y limpieza de vegetación.	18
10	Jaulas y medición/pesado de axolotes	20
11	Construcción de encierros y recuperación de axolotes	22
12	Construcción de jaulas, introducción de axolotes y búsqueda de huevos	24
13	Huevos y larvas de axolote	26
14	Valores fisicoquímicos semanales del refugio durante la fase I	28
15	Valores fisicoquímicos semanales dentro y fuera del refugio durante la fase I	29
16	Valores fisicoquímicos semanales de cada encierro durante la fase II	30
17	Fluctuaciones en la abundancia de zooplancton durante la fase I	31
18	Valores fisicoquímicos semanales dentro y fuera del refugio durante la fase II	33
19	Fluctuaciones en la abundancia de zooplancton durante la fase II	34
20	Valores fisicoquímicos semanales dentro y fuera del refugio durante la fase III	35
21	Fluctuaciones en la abundancia de zooplancton durante la fase III	36
22	Mutilaciones promedio por jaula	37
23	Relación longitud total – peso de larvas	39
24	Crecimiento en longitud total respecto al tiempo	40
25	Supervivencia mensual promedio de cada jaula con distinta densidad inicial	41
26	Curvas de supervivencia de cada jaula con distinta densidad inicial	42
27	Número de axolotes en cada encierro al inicio y término de la fase II	43
28	Esquema del movimiento de los axolotes al término de la 2ª repetición fase II	44
29	Distribución de la longitud total de axolotes de cada encierro 1ª repetición fase II	45
30	Tasa de crecimiento independiente de la talla	46
31	Fecundidad promedio de hembras de cada densidad	47
32	Porcentaje de eclosión del total de huevos de cada densidad	48
Tabla		Pág.
#		#
1	Significancia de los análisis del refugio durante la fase I	28
2	Valores promedio de los fisicoquímicos dentro y fuera del refugio durante la fase I	29
3	Valores promedio de los fisicoquímicos en cada encierro fase II	32
4	Valores promedio de los fisicoquímicos dentro y fuera del refugio fase II	32
5	Valores promedio de los fisicoquímicos dentro y fuera del refugio fase III	35
6	Valores de la ecuación potencial para cada una de las jaulas fase I	38
7	Valores de la ecuación de crecimiento de los organismos de cada jaula fase I	39
	Número de axolotes en cada encierro al inicio y término de cada repetición	43

Resumen

Los anfibios se encuentran amenazados en todo el mundo lo que hace urgente acciones dirigidas hacia la conservación, protección y restauración tanto de su hábitat, como de sus poblaciones. Por su parte, la Zona Lacustre de Xochimilco alberga una de las cinco especies de salamandras neotónicas que existen en el mundo, el axolote (*Ambystoma mexicanum*), cuyas poblaciones se encuentran en peligro de extinción a causa de la introducción de especies invasoras, la pérdida de hábitat y la contaminación del agua, entre otras. El establecimiento de refugios o micro áreas naturales protegidas como estrategia de conservación representa una alternativa para la recuperación de las especies nativas por lo que estimar su capacidad de carga (K) es imprescindible para implementar programas de manejo adecuados. Usualmente la capacidad de carga es denso dependiente y está delimitada por factores como la cantidad de alimento disponible, espacio y refugio. De esta forma, conocer cómo afecta el aumento de la densidad poblacional a las tasas de supervivencia y crecimiento de los axolotes, contribuye a realizar una planeación adecuada de los refugios y saber el número de axolotes que éstos pueden albergar para así mantener poblaciones sanas. Con estos fines, se formaron grupos experimentales con distintas densidades de axolotes los cuales fueron monitoreados desde recién eclosionados hasta adultos. Los axolotes fueron puestos en jaulas dentro de refugios ubicados en el humedal y se evaluó en cada grupo experimental su crecimiento en longitud, su supervivencia y su fecundidad analizándose las diferencias presentadas entre cada grupo. Los resultados obtenidos muestran que existe un efecto negativo conforme la densidad es mayor, causando una alta mortalidad y bajo crecimiento en los grupos que iniciaron con un mayor número de individuos. Por su parte, la fecundidad no presentó diferencias significativas entre los grupos de distintas densidades. Los resultados obtenidos sugieren que el número de axolotes donde crecen y mueren menos individuos, fue de 7 axolotes/litro para el caso de juveniles, mientras que para el caso de adultos, no se debe superar los 3 axolotes/m².

Palabras clave: *Ambystoma mexicanum*, axolote, refugios, Xochimilco, capacidad de carga, supervivencia, fecundidad.

1. Introducción

En el planeta existen alrededor de 6770 especies de anfibios pero día a día se incrementa el número de éstas en estado de riesgo de extinción ya que su dependencia de condiciones húmedas los vuelve muy vulnerables a los cambios en el ambiente. La perturbación y/o fragmentación del hábitat, el cambio climático, la contaminación ambiental y la introducción de enfermedades y de especies exóticas, son los principales causantes de la disminución de los anfibios en todo el mundo (Beebee y Griffiths 2005; Pounds *et al.*, 2006). Sumado a esto, los ecosistemas acuáticos que utilizan para su reproducción enfrentan continuas amenazas por la expansión urbana, y no suelen ser objeto de decreto como áreas protegidas siendo su inclusión incidental como parte de decretos de reservas terrestres (Skelton *et al.*, 1995). De acuerdo a esto, se estima que la tasa de extinción de organismos acuáticos continentales es cinco veces mayor que la de terrestres (Ricciardi *et al.*, 1999). Además, las especies endémicas de hábitats acuáticos son más vulnerables a la fragmentación ya que ésta no sólo deja a las comunidades aisladas en islas de agua, sino que frecuentemente son el último destino de contaminantes y basura producidos por la misma urbanización que los circunda, afectando la viabilidad biológica de las especies (Wolter *et al.*, 2000; Marzluff, 2005; Husté y Boulinier, 2007; Recuero *et al.*, 2010). Como consecuencia, 1229 especies de anfibios en el mundo se encuentran en peligro y cerca de 40 se reportan extintos en su hábitat natural, haciéndose urgente establecer medidas efectivas de manejo de los ecosistemas y tomar acciones dirigidas hacia la protección de las poblaciones (Stuart, 2008).

Por su parte, México cuenta con una gran variedad de ecoregiones que determinan no sólo la alta diversidad beta presente, sino que además propician procesos de endemismo (Rodríguez y Arita, 2005). Así, nuestro país se encuentra entre los primeros siete a nivel mundial con mayor diversidad biológica (12% de la biota total) y ocupa el quinto lugar respecto a la mayor diversidad de anfibios, albergando 364 especies pertenecientes a tres órdenes (Caudata, Anura y Gymnophiona) distribuidas en 14 familias y 43 géneros, de las cuales poco más del 60% son endémicas (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004; Frías-Álvarez *et al.*, 2010), siendo las salamandras de las familias Pletodontidae y Ambystomathidae las que mayor número de endemismos presentan (CONABIO, 2008). A su vez, el 80.4% de dichas especies endémicas tiene distribuciones reducidas (Flores-Villela, 1991) lo que amenaza aún más su persistencia en vida silvestre.

A pesar de la alta diversidad presente en México, el conocimiento de la biología de las especies es escaso y los esfuerzos para su conservación se encuentran restringidos en normas que no toman en cuenta la situación real de las poblaciones haciéndolas insuficientes o inadecuadas. De esta forma, la Norma Oficial Mexicana sobre la Protección de Especies Nativas de México (NOM-059-ECOL-

2010) pone solamente a 197 especies de anfibios en alguna categoría de protección (seis en peligro de extinción, 42 bajo la categoría de especies amenazadas y 149 bajo protección especial) (DOF, 2010), en contraste con la Lista Roja de Especies Amenazadas que considera 14 especies más bajo algún tipo de protección, con una notable diferencia en la distribución dentro de cada categoría de riesgo (88 en peligro crítico, 79 en peligro y 44 vulnerables) (IUCN, 2008). Si bien el axolote mexicano (*Ambystoma mexicanum* Shaw y Nodder, 1798) se encuentra en la categoría de “peligro de extinción” bajo las normas mexicanas y “críticamente amenazada” en la Lista Roja, el desconocimiento de su biología *in situ* ha enfocado las acciones para su recuperación y conservación en vida silvestre solamente a la reintroducción de organismos, sin detener las causas que están ocasionando el declive de la especie. Así, la carente información sobre el comportamiento y estructura de la población puede subestimar los riesgos ecológicos que enfrentan las especies, impidiendo identificar las etapas más vulnerables y a las que deben ser dirigidos los esfuerzos (Zambrano *et al.*, 2007).

1.1 *Ambystoma mexicanum*: trabajos relacionados

El axolote es una especie no sólo carismática y popular para los acuariofilicos, sino que es una especie modelo en biología del desarrollo y evolución por su fácil manipulación embriológica y su particular neotenia, además de ser de interés mundial en el área médica por su capacidad regenerativa de extremidades, transmisión neural, visión y función renal, entre otros (Piatt, 1955; Neff *et al.*, 1996; Monaghan *et al.*, 2007). Desde que llegó al Museo de Historia Natural de París en 1863 hasta finales de la década de los 80's un siglo después, se realizaron por lo menos 4656 investigaciones en distintas áreas (Smith, 1989 a y b), aunque pocos trabajos se han hecho en su hábitat natural y la mayoría de éstos enfocados a conocer su abundancia y distribución. En 1989 se realizaron los primeros sondeos para evaluar la situación del axolote en algunos canales de Xochimilco y los resultados advirtieron sobre la inminente desaparición que parecía enfrentar la especie (Calderón *et al.*, 1989). Fue hasta nueve años después cuando se realizó un estudio más profundo en el área sobre aspectos genéticos y demográficos de la especie, tales como densidad poblacional, época reproductiva y variabilidad genética, y la información obtenida mostró que si bien la densidad era muy baja no había evidencias de un cuello de botella que pusiera en riesgo el acervo genético del axolote (Graue, 1998). Para 2009, estudios de prospección espacial basados en la biología de la especie y la presencia de la misma, mostraron que la distribución del axolote se restringía a once pequeños sitios dentro de áreas donde todavía se practica la chinampería tradicional (Contreras *et al.*, 2009). A pesar de este panorama, se desconoce mucho sobre su

biología *in situ* y cómo influye la alteración del hábitat en su población. Sobre esto, se ha visto que hay una correlación negativa entre la presencia de axolote y la de especies introducidas (carpa y tilapia) y que existe un solapamiento entre la dieta de estas especies, aumentando la presión sobre el axolote por eventos de competencia (Zambrano *et al.*, 2010). Asimismo, se ha reportado que los compuestos organofosforados de los pesticidas usados en la agricultura tienen un efecto negativo sobre la supervivencia de las larvas en etapas tempranas, causan inhibición del desarrollo embrionario y alteran la motilidad provocando espasmos y convulsiones musculares, además de malformaciones de la cola (Robles-Mendoza *et al.*, 2009).

1. 2 Xochimilco y *Ambystoma mexicanum*: problemática

El humedal de Xochimilco se encuentra hipereutrofizado lo que implica que presenta grandes concentraciones de nutrientes (fósforo y nitrógeno), florecimientos continuos de fitoplancton que provocan baja transparencia y cantidades altas de materia orgánica que propician condiciones anóxicas (Wetzel, 2001; Zambrano *et al.*, 2009). Las especies de anfibios y reptiles nativos enfrentan una situación precaria por la degradación del sistema como consecuencia de diversos factores antropogénicos. Debido a la canalización de sus manantiales entre 1905 y 1914, y al aumento en la extracción de agua mediante pozos, el nivel del agua disminuyó al grado que fue necesario sustituir el agua extraída con aguas residuales provenientes del drenaje de toda la ciudad (Rojas-Rabiela, 1991; Onofre, 2005). Sumado a esto, al humedal entran descargas directas de aguas negras y grises de los asentamientos urbanos irregulares que carecen de sistema de drenaje. De esta forma, el agua que llega a los canales va cargada de detergentes, desechos agroquímicos, metales pesados, bacterias, virus y parásitos, lo cual altera considerablemente la calidad del agua del sistema (Espinosa y Mazari-Hiriart, 2006).

Por otra parte, la sustitución de actividades económicas por otras orientadas hacia el ofrecimiento de servicios (principalmente aquellos relacionados al turismo), el cambio en el patrón de la industria agrícola hacia productos y técnicas más rentables como los invernaderos, la migración de las nuevas generaciones a la ciudad y la falta de interés por la preservación del cultivo tradicional, causaron el abandono y decaimiento de la producción chinampera dando pie a la transformación y fragmentación del hábitat (Espinosa y Mazari-Hiriart, 2006). En 1987, año en que fuera decretado como Patrimonio Mundial de la UNESCO, el área de canales y chinampas contaba con una extensión de 2200 hectáreas aproximadamente, que para 2006 se redujo a 1800 hectáreas (Caraballo y Correa, 2006). Igualmente, la introducción de especies ha jugado un papel fundamental para la

disminución de las poblaciones de especies nativas en Xochimilco. En la década de los 70's, se introdujo carpa (*Cyprinus carpio*, Linneo, 1758) y tilapia (*Oreochromis niloticus*, Linneo, 1758) al sistema como parte de un programa federal para impulsar la economía local mediante la explotación de dichos recursos. Estos peces tienen un intervalo de tolerancia muy alto a las variaciones en la calidad del agua, tienen una alta tasa reproductiva y son exitosos competidores ya que pueden consumir una alta gama de recursos, volviéndose especies invasoras fácilmente (Canonico *et al.*, 2005; Zambrano *et al.*, 2006; García-Berthou, 2007). Sumado a esto, si bien no se tiene registro de que depreden juveniles de axolote, sus hábitos alimenticios disminuyen la cobertura vegetal de plantas sumergidas, eliminando posibles lugares para la ovoposición y al comer las plantas pueden también estar ingiriendo los huevos incidentalmente (Zambrano *et al.*, 2004), contribuyendo al decremento poblacional del axolote en el humedal.

El axolote se encuentra en la punta de la cadena alimenticia y por lo tanto es una especie útil para evaluar la salud del ecosistema, pues cualquier perturbación en el ambiente o alteración en la estructura trófica como la desaparición de un eslabón o la introducción de especies, se verá reflejada en su estructura poblacional (Vander Zander *et al.*, 2005; Opsahl *et al.*, 2010). En Xochimilco, sus poblaciones han disminuido críticamente por la conjunción de los factores mencionados anteriormente. De 1998 a 2003 su densidad disminuyó de 0.006 m^{-2} a 0.001 m^{-2} y se estima que la situación actual es aún más alarmante (Zambrano *et al.*, 2004). Bajo este escenario, la especie podría extinguirse en vida silvestre en 10 años haciendo urgente comprender la dinámica de la población *in situ* y establecer programas de restauración del hábitat que le den una oportunidad.

El establecimiento de refugios o áreas naturales protegidas representa una estrategia clave para la recuperación de las poblaciones de anfibios (Collins y Storfer, 2003; Saunders *et al.*, 2002; Puschendorf *et al.*, 2009). A nivel global, la creación de refugios ha ayudado a restablecer los valores fisicoquímicos originales y la dinámica hidrológica de los sistemas (Suski y Cooke, 2007). Particularmente en Xochimilco, ha demostrado mejorar la calidad del agua al disminuir la concentración de nutrientes en el agua y los axolotes liberados en ellos han aumentado hasta en 16% su peso (Zambrano *et al.*, 2007). Por otro lado, los refugios para axolotes son benéficos para toda la biota nativa del área, ya que funcionan como pequeñas reservas acuáticas donde se pueden mantener las especies y favorecer sus interacciones biológicas. Aunado a estos beneficios, el establecimiento de refugios en los apantles de las chinampas establece un vínculo entre los agricultores locales y la conservación de especies con las que por generaciones coexistieron, una situación sostenible a largo plazo en la que ambas partes se benefician. Por medio de los refugios los axolotes obtienen un lugar dónde crecer, desarrollarse y reproducirse, mientras que los

chinamperos retoman las prácticas ancestrales en las que utilizan los propios elementos del sistema para abonar la tierra y combatir las plagas, además de usar el agua de los refugios para riego y con esto lograr reducir la contaminación del producto, produciendo bienes de mejor calidad (Valiente *et al.*, 2010). Estudios recientes en sedimentos y hortalizas de la unidad chinampa-apantle indican que el nivel de contaminantes metales pesados, hongos y coliformes fecales y *Salmonella* se encuentra por debajo de las concentraciones de referencia totales establecidas para uso agrícola, por lo que no se considera que representen un riesgo para la salud (Zambrano *et al.*, 2012).

Bajo este esquema, comprender el comportamiento de los refugios sentará las bases para desarrollar programas a gran escala, aportando información que nos permita saber cuál es el número mínimo de refugios necesarios para asegurar el futuro de las especies nativas *in situ*, en particular del axolote *Ambystoma mexicanum*. Para esto, estimar su capacidad de carga (K) resulta primordial para implementar un manejo adecuado del ecosistema y asegurar que los refugios no se saturen de individuos pudiendo ocasionar un colapso de las especies. La capacidad de carga de cualquier sistema, natural o artificial, depende directamente de los recursos disponibles como la cantidad de alimento, espacio y refugio. Los organismos utilizan estos recursos para crecer, sobrevivir y reproducirse, por lo que la cantidad de recursos es una limitante directa del crecimiento poblacional. De esta manera, las poblaciones están sujetas a un gran número de factores que alteran su hábitat y si bien los recursos influyen en la densidad, también responden a ella (Freeland y Choquenot, 1990; Fritz y Duncan, 1994; Begon *et al.*, 2006). En general, cuando el número de individuos presente en un sistema se acerca a su capacidad de carga, las tasas de supervivencia y fecundidad disminuyen, y el crecimiento poblacional tiende a ser cero. Indirectamente, se puede conocer la capacidad de carga al evaluar los efectos denso dependientes en las tasas vitales de los organismos, ya que la dependencia de la densidad opera activamente cuando el tamaño poblacional se encuentra cercano a la capacidad de carga (Foley, 1994). En los anfibios, el impacto más directo de la densidad es la disminución de la supervivencia en presencia de altas densidades poblacionales, pero también puede manifestarse en una baja tasa de crecimiento, metamorfosis tardía y baja tasa de fecundidad (Scott, 1994; Belden *et al.*, 2007).

2. Pregunta de investigación

¿Cuál es la capacidad de carga de canales refugio para el axolote en el humedal de Xochimilco?

3. Objetivos

3.1 General:

- Evaluar la capacidad de carga de refugios experimentales para *Ambystoma mexicanum* en la Zona Lacustre de Xochimilco, México.

3.2 Particulares:

- Caracterizar las propiedades fisicoquímicas de los refugios experimentales para *Ambystoma mexicanum*.
- Evaluar la disponibilidad de alimento potencial dentro de los refugios a partir de la abundancia de los consumidores primarios (zooplancton).
- Describir la relación talla-peso desde larvas a juveniles y la relación entre el crecimiento y la densidad poblacional.
- Conocer las tasas de mortalidad y fecundidad de axolotes adultos en los refugios y evaluar si éstas presentan alguna relación denso dependiente.

4. Materiales y métodos

4.1 Área de estudio

Este trabajo se realizó dentro del Área Natural Protegida “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco” que se ubica en la porción centro y norte de la delegación política de Xochimilco en la Ciudad de México (Fig. 1), y representa cerca del 7.9% de la superficie del Distrito Federal (INEGI, 2006). Las coordenadas geográficas extremas son 19° 15' 11'' y 19° 19' 15'' de latitud Norte, 99° 00' 58'' y 99° 07' 08'' de longitud Oeste, y está integrada en un polígono con una superficie de 2657 hectáreas (DOF, 2006). La región tiene una altitud promedio de 2240 m.s.n.m y según la clasificación de Köppen modificado por García (1988) presenta un clima templado sub-húmedo con lluvias en verano (C(w)). La temperatura anual media varía entre 12 y 18°C con heladas entre noviembre y enero, mientras que la precipitación media anual es de 600 mm, siendo los meses de junio y septiembre los más lluviosos (INECOL, 2002).

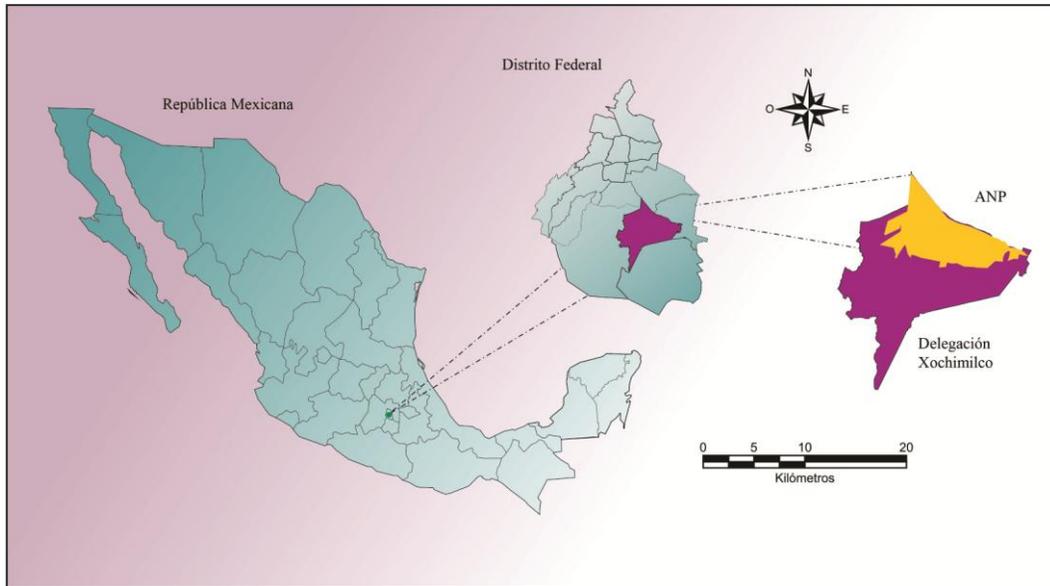


Figura 1. Ubicación del ANP “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco” (elaboración propia).

La zona alberga uno de los últimos remanentes de los cinco lagos originales de la Cuenca de México, formando un intrincado sistema de canales y planicies inundadas rodeado por manchas urbanas. Los canales forman un humedal de suelos lacustres y palustres de 203 km de longitud, con profundidades no mayores a los seis metros (GODF, 2006). Actualmente, los manantiales que alimentaban los canales de Xochimilco se encuentran secos o entubados por lo que el sistema se mantiene con agua gracias a la descarga de tres plantas de tratamiento ubicadas en el Cerro de la Estrella, San Luis Tlaxialtemalco y en San Lorenzo Tezonco, siendo la primera la que más contribuye en cuanto al aporte de agua al humedal. El área es de gran importancia biológica en términos de biodiversidad ya que alberga siete especies endémicas de nuestro país como el axolote (*Ambystoma mexicanum*), la rana moctezuma (*Lithobates montezumae* Baird, 1854), el cincuate (*Pituophis deppei* Duméril, 1853) y el pato mexicano (*Anas platyrhynchos diazi* Ridgway, 1886), además de 20 especies más que se encuentran en alguna categoría de riesgo según la NOM-059-ECOL-2010 (DOF, 2010) y es un importante refugio para 163 especies de aves locales y migratorias. Aunado a su valor biológico, Xochimilco forma parte del patrimonio cultural e histórico, logrando conservar un método agrícola tradicional y único en el mundo conocido como chinampas, las cuales son islas construidas sobre una alfombra de varas entretejidas y a base de capas de vegetación acuática, lodo y rocas, sumergida en aguas someras y sujeta a un cercado de árboles de ahuejote (*Salix bonplandiana* K. 1817) para evitar la erosión de sus paredes y protección

de sus cultivos (Ramsar, 2004). Separando cada área de cultivo se forman canales de agua llamados apantles, los cuales se utilizan para regar la siembra. Los refugios experimentales donde se desarrolló parte de este trabajo fueron construidos en estos canales dentro de una chinampa cercana a la Laguna de Tezhuilo, dentro del Área Natural Protegida (Fig. 2A). Es una zona relativamente conservada ya que las chinampas que se ubican en esta área se encuentran activas y el uso de agroquímicos es limitado. Debido a que esta zona no es comúnmente limpiada por la delegación, la mayor parte del año se encuentra saturada de lirio acuático, además de que su profundidad es muy baja debido al rápido azolve que experimentan sus canales.

Además se utilizó el refugio experimental de la UNAM ubicado en canal de Cuemanco (Fig. 2B), sitio que presenta una alta diversidad de plantas como el lirio acuático, lechuga de agua, ninfa, lentejilla y paraguítas, así como de aves, anfibios y reptiles. Los refugios experimentales presentan la diversidad y condiciones biológicas de la zona en donde se encuentran, sin embargo, se encuentran aislados de las especies de peces invasores carpa y tilapia por una barrera física permeable (malla o costales).

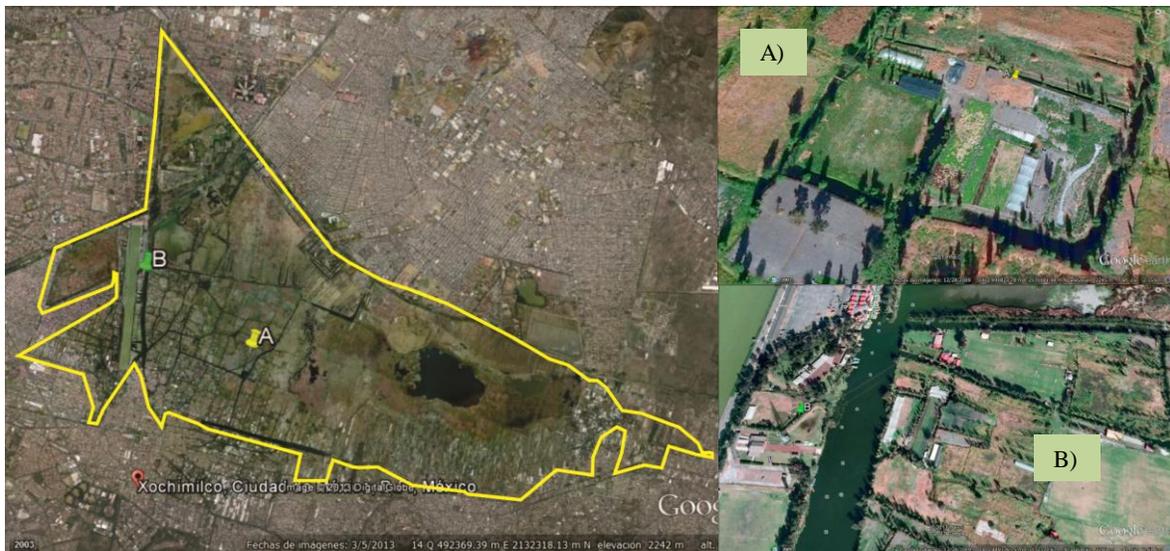


Figura 2. Ubicación de los refugios experimentales dentro del polígono de la ANP (amarillo). A) Chinampa y B) Cuemanco-UNAM (Google Earth, 2013).

4.2 Especie de estudio

4.2.1 Taxonomía y morfología

El axolote o axolotl (“monstruo de agua” o “esclavo de agua” en náhuatl) es un anfibio urodelo (Orden Caudata; Suborden Salamandroidea) de origen monofilético perteneciente a una familia única en Norteamérica denominada Ambystomatidae, la cual contiene 31 especies de salamandras distribuidas en 1 sólo género (*Ambystoma*), de las cuales 17 se pueden encontrar en nuestro país (Shaffer, 1993; Shaffer y McKnight, 1996). Esta especie, es una de las cinco salamandras paedomórficas o neoténicas que existen en el mundo, es decir, es una especie que tiene la capacidad de reproducirse en estado larvario y no realiza metamorfosis (Whiteman, 1994; Voss y Shaffer, 1997).

El axolote posee un cuerpo robusto y alargado de tal forma que semeja una lagartija (Fig. 3). Tiene una piel lisa y húmeda con glándulas secretoras que se activan al contacto, haciéndolos resbalosos y constituyendo un mecanismo de defensa contra depredadores, y presenta estrías en el torso que dan la apariencia peculiar de ser costillas sobresalientes. Su cabeza es grande y ancha con ojos pequeños carentes de párpados y su boca es prominente, presentando dientes diminutos que se disponen en hileras a la entrada de la cavidad oral. Las patas poseen cuatro dedos en las extremidades anteriores y cinco en las posteriores y no poseen uñas. Se caracteriza por tener una cola aplanada lateralmente que usa para la natación y cuya longitud es casi la mitad de su cuerpo, uniéndose con una cresta o pliegue dorsal que se prolonga hasta la parte posterior de la cabeza (CONABIO, 2011).

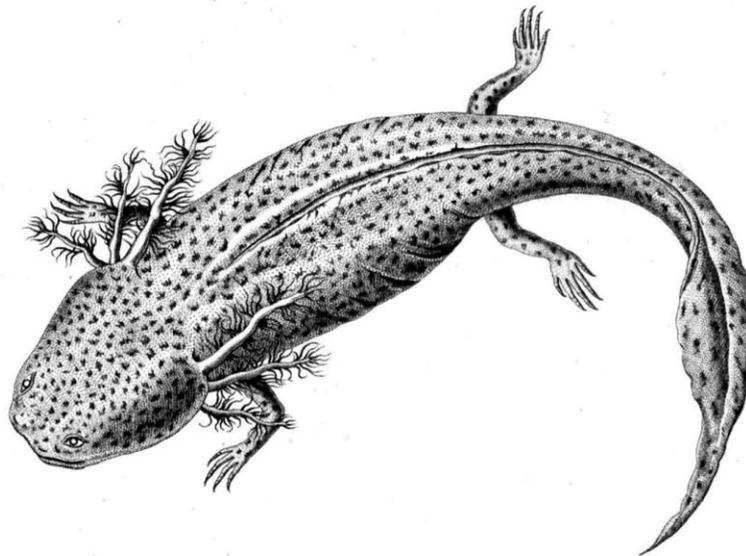


Figura 3. Ilustración de axolote adulto. Tomado de Cuvier (1811).

Además, poseen tres pares de branquias externas que sobresalen a los lados de la cabeza, las cuales se encuentran cubiertas de filamentos que utilizan como principal medio de respiración, aunque también tienen respiración cutánea y pulmonar, ésta última utilizada cuando las concentraciones de oxígeno disuelto en el agua son bajas (Gresens, 2004). En cuanto a su coloración, existen variedades mutantes de colores claros y albinos, pero la mayoría son de color pardo oscuro con pequeñas manchas blanquecinas que lo ayudan a camuflarse en su ambiente (Fig. 4). En su etapa adulta puede medir entre 25 y 30 cm y en cautiverio han llegado a vivir hasta 30 años, mientras que en vida silvestre raramente alcanzan los 6 años de vida. A diferencia de lo que les ocurre a las salamandras y otros anfibios que sí sufren metamorfosis, los axolotes no presentan muda de piel (CONABIO, 2011).



Figura 4. Axolote adulto.

4.2.2 Distribución, hábitat y alimentación

Es endémico de la zona lacustre del Valle de México. Su rango de distribución se ha acotado a los canales de Xochimilco y Chalco por la transformación de hábitat, resultado de la creciente urbanización de la cuenca y a los numerosos proyectos de drenaje del sistema acuícola (Brandon, 1989). Habita ambientes acuáticos fríos y turbios donde se pueda enterrar en el sustrato tales como lagunas, pozas y canales cuya temperatura no supere los 22°C (con una temperatura ideal entre 16 y 18°C) (CONABIO, 2011). Su dieta es amplia, come pequeños peces, renacuajos, insectos acuáticos, lombrices, crustáceos y moluscos de agua dulce (Register, 2008). Cuando son larvas pequeñas se

alimentan de zooplancton y se pueden presentar eventos de canibalismo entre las crías cuando el alimento es escaso (Chaparro-Herrera, 2007).

4.2.3 Reproducción:

Los ejemplares de axolote alcanzan la madurez sexual aproximadamente entre los 10 y 18 meses de edad y la época reproductiva es de diciembre a febrero, época durante la cual los machos presentan un ensanchamiento de la cloaca debido a la presencia de una glándula que produce una sustancia gelatinosa que empaqueta y protege el esperma, mientras que las hembras exhiben un agrandamiento de la región abdominal debido a la presencia de huevos (Shaffer, 1989). Después de un breve cortejo, el macho deposita sus espermatozoides en el sustrato y éstos son recogidos por la hembra y almacenados; conforme los huevos pasan de los oviductos a la cloaca de la hembra, son fertilizados por el esperma del macho, lo que causa que generalmente los huevos del axolote sean poliespérmicos (Malacinsky, 1978). La hembra puede tardar hasta tres días en poner entre 600 y 1000 huevos fertilizados y las larvas eclosionan entre 11 y 16 días después (Shaffer, 1989).

4.2.4 Importancia cultural, científica y comercial:

La presencia del axolote en nuestra cultura data de tiempos prehispánicos y es parte fundamental en la historia del ser humano de acuerdo a las creencias mexicas. El dios Xolótl en la mitología es el hermano gemelo deforme de Quetzalcóatl y su injerencia en eventos claves de la humanidad le confiere una gran importancia mítica (Fig. 5). Según la leyenda, el destino del hombre recayó en las manos de Xolótl al ser elegido para acompañar a su hermano para resucitar a la humanidad, y fue él quien cuidó y crío a los humanos en el paraíso Tamoanchan después de que la sangre de Quetzalcóatl los volviera a la vida (Smith, 2000). En otros códices se le atribuye la creación de los cuatro puntos cardinales y se cree que fue quien le dio el fuego al hombre (Delhalle y Luyks, 1996). Sumado a esto, su carisma como mascota de acuario la hace una de las especies más comercializadas en el mundo entre los adeptos a la acuariofilia. Entre los años 2000-2008 se comercializaron legalmente 3270 especímenes en todo el mundo (UNEP-WCMC).



Figura 5. Dios Xólotl (Smith, 2000).

4.3 Trabajo de campo y experimental

El presente trabajo se llevó a cabo en cuatro fases. Las tres primeras fases comprendieron los experimentos en los refugios, mientras que la última fase abarcó el trabajo de gabinete. Para cada fase realizada en campo se utilizaron refugios distintos, dos de los cuales se ubicaron dentro de una chinampa y su construcción formó parte de un proyecto financiado por la SEDESOL y el Departamento de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos (ejecutado por REDES, A.C), proyecto que buscó fomentar la recuperación de las chinampas y la conservación del axolote. El tercer refugio utilizado pertenece a la UNAM y su cuidado se encuentra a cargo del Laboratorio de Restauración Ecológica del Instituto de Biología. Se encuentra en una zona donde convergen distintos usos de suelo como agricultura, turismo, recreación e investigación, además de contar con la presencia de chinampas abandonadas. Dentro de la chinampa, los apantles habilitados como refugios fueron seleccionados de acuerdo a su accesibilidad para realizar el monitoreo continuo y por sus dimensiones, prefiriéndose los de mayor longitud y profundidad. Así, los dos refugios utilizados en la chinampa tuvieron una longitud de 30 y 50 metros, respectivamente, 1.3 metros en promedio de ancho y 80 cm de profundidad (Fig. 6), mientras que el refugio ubicado en Cuernavaca, tuvo una longitud de 40 metros, 4.5 metros de ancho y 90 cm de profundidad (Fig. 7). La barrera física utilizada en los refugios de la chinampa fue malla sombra 90% mientras que en el refugio de la UNAM se utilizó una barrera de costales.

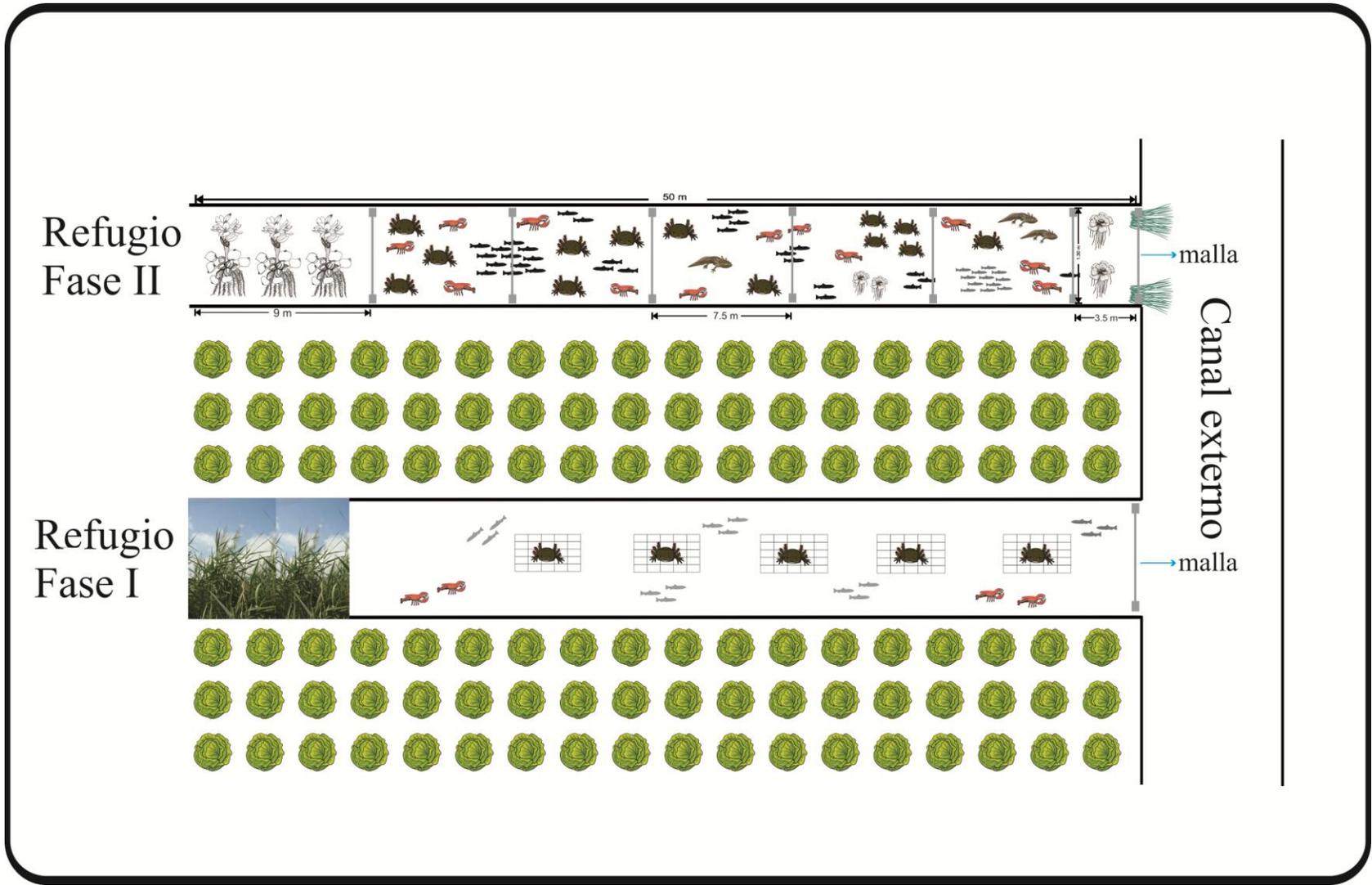


Figura 6. Esquema de los refugios de la chinampa utilizados durante las fases I y II. (Elaboración propia).

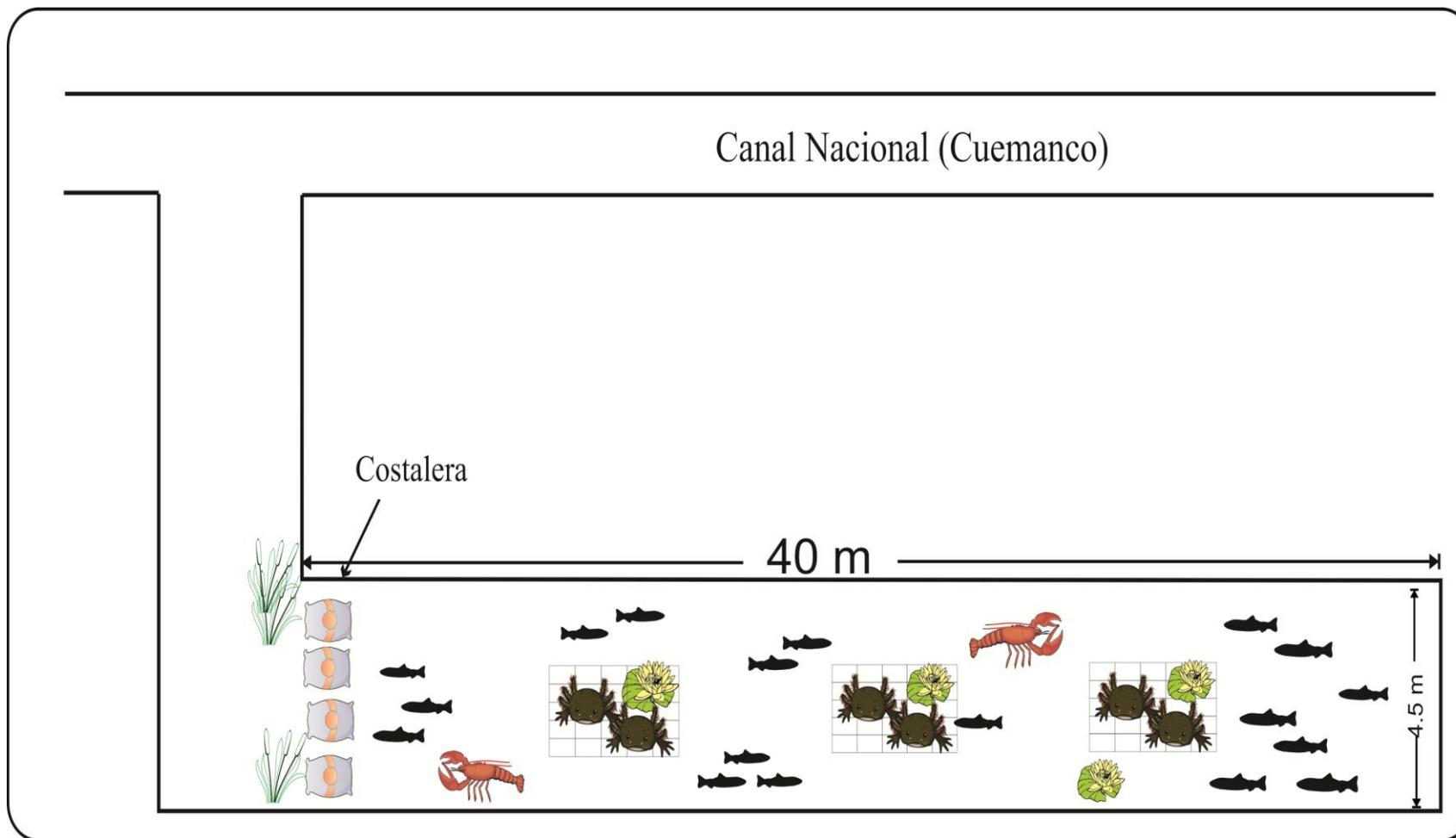


Figura 7. Esquema del refugio de la UNAM utilizado durante la fase III. (Elaboración propia).

El periodo global de trabajo de este estudio abarcó de enero del 2011 hasta julio del 2012. En el periodo de marzo a diciembre del 2011 se realizó la **fase I** (refugio 1) en la que se colectaron datos quincenales de crecimiento y mortalidad de larvas de axolote. Los datos de crecimiento y mortalidad de los adultos se obtuvieron durante la **fase II** (refugio 2) de diciembre 2011 a julio del 2012, tiempo en el que se realizaron dos repeticiones del experimento, cada una con una duración de tres meses separadas por un mes que fue requerido para rehabilitar el refugio. La **fase III** (refugio 3) que tuvo como objetivo evaluar la fecundidad dependiente de la densidad se llevó a cabo dentro de la época reproductiva de *Ambystoma mexicanum*, de finales de febrero a abril del 2012.

Antes de introducir los animales, los apantles refugio fueron desazolvados y nivelados tratando de establecer una pendiente que permitiera el flujo de agua de fuera hacia dentro del refugio, favoreciendo de esta forma un intercambio de agua constante mientras el nivel de agua externo fuera mayor al interno. A su vez, durante el periodo experimental fue necesario realizar tareas continuas de **acondicionamiento, mantenimiento y monitoreo** de parámetros fisicoquímicos y biológicos de cada uno de los refugios donde se trabajó.

El **acondicionamiento** consistió en la siembra dentro del refugio de organismos juveniles y adultos de charales (*Menidia jordani* Woolman, 1894) y organismos adultos de acociles (*Cambarellus montezumae* Saussure, 1857), esto con el objetivo de fomentar la dinámica natural del sistema y que se establecieran las interacciones tróficas naturales en las que participa el axolote. La frecuencia de estas siembras dependió del tamaño de la captura, pudiendo realizarse de una a dos veces por semana, y fueron efectuadas hasta que se observaba sobrevivir los cardúmenes de charales dentro del refugio y se encontraban larvas de acocil en la vegetación flotante, indicando que ya se habían establecido las poblaciones de dichas especies. La pesca se hizo con una red en forma de triángulo de 4.5 metros de diámetro aproximadamente, fabricada con un armazón de troncos de árbol forrados con malla sombra con apertura de 80% y los sitios de pesca fueron determinados por un pescador experimentado de la zona. De la captura total, se seleccionaron sólo los ejemplares de charal y/o acocil y se transportaron en una tina hasta su siembra en los refugios (Fig. 8). Debido a que los charales son organismos muy sensibles y sus números son escasos en el humedal, su pesca requirió mucho cuidado y no pudo ser intensiva, por lo que solamente se sacaron lo que se capturó en un lance, lo que pudo abarcar de 50 a 150 individuos dependiendo de la época del año. Para el caso del acocil, se pescaron alrededor de 30 individuos por semana. Adicionalmente se realizaron siembras de plantas acuáticas presentes en el sistema con el fin de que funcionaran como filtros naturales, además de proveer refugio y sitios de anidación a los organismos del refugio.



Figura 8. Pesca de charales y acociles y siembra dentro el refugio.

Como parte de las faenas de **mantenimiento**, fue necesario ayudar a la oxigenación y recambio de agua del refugio para lo cual se utilizaron bombas de motor de 6 caballos de fuerza con las que se introdujo agua a chorro proveniente del canal externo (Fig. 9). En un principio este procedimiento se realizó cuando se observaban valores de hipoxia pero al comprobarse su efectividad para mantener los valores fisicoquímicos estables y similares a los canales externos, se intentó realizar al

menos una vez a la semana. Además, el mantenimiento también implicó realizar limpiezas continuas de la vegetación flotante y circundante. Se hicieron podas frecuentes en las entradas y en las paredes de los refugios impidiendo el crecimiento excesivo de maleza y pasto, favoreciendo así la entrada de agua y la acción del viento sobre la superficie de la misma. Asimismo, fue necesario controlar de manera constante el crecimiento de la vegetación flotante como la lentejilla (*Lemna gibba* L. 1753) y el lirio acuático (*Eichhornia crassipes* S. 1883), de tal forma que ésta no impidiera el paso de energía solar indispensable para la producción primaria.



Figura 9. Mantenimiento de los refugios. Oxigenación y limpieza de vegetación.

El **monitoreo** de los refugios se realizó antes del inicio y durante el experimento, para evaluar la funcionalidad y viabilidad de los refugios como albergue para los axolotes. Para esto, se monitorearon los parámetros fisicoquímicos y la cantidad de macrozooplancton presente ($>150 \mu\text{m}$), lo que indicó si el agua presentaba los requerimientos mínimos para el desarrollo y supervivencia de los axolotes y permitió conocer si la red trófica no se encontraba fracturada desde

los primeros eslabones (consumidores primarios), así como la cantidad de alimento disponible para los organismos a partir de la abundancia de dichos intermediarios.

Para el monitoreo de los parámetros fisicoquímicos se utilizó una sonda multiparamétrica marca HANNA con la que se registraron los valores superficiales (1/3 de la columna de agua) de temperatura, pH, oxígeno disuelto y conductividad del agua. Las lecturas fueron tomadas en diversos puntos para analizar la homogeneidad del mismo así como en los canales externos para su posterior comparación. Para el muestreo de zooplancton se colectaron 15 L de agua provenientes de distintos puntos a lo largo del refugio y se filtraron con una red de 150 μm . La muestra filtrada se almacenó en tubos de plástico de 50 mL, se fijó con 5 mL de formol al 10%, y se completó el volumen del tubo con agua potable (Nevers y Whitman, 2013). Las muestras fueron llevadas al laboratorio para su análisis, el cual consistió en conteo para determinar abundancia e identificación a nivel de Clase. Para esto, se utilizó un microscopio estereoscópico y una mica fabricada con papel albanene y graduada por cuadrantes de un centímetro. La cuantificación consistió en contar la cantidad de organismos presentes en 1 mL de muestra, sacar el promedio con 5 réplicas y extrapolar al volumen del tubo (50 mL) (Goswami, 2004). La toma de parámetros fisicoquímicos, así como el muestreo de zooplancton, se llevaron a cabo cada semana durante el tiempo que duraron los experimentos, esto con el fin de poder observar los cambios acumulados durante cada semana en las variables colectadas.

4.3.1 Fase I: Crecimiento y mortalidad de larvas de axolotes.

Una vez que el monitoreo de los refugios mostró que presentaban zooplancton y condiciones fisicoquímicas adecuadas para los axolotes (16-20 °C de temperatura, 7.4-8.2 de pH, 975-1650 $\mu\text{S}/\text{cm}$ de conductividad y $\text{OD} \geq 3.1 \text{ mg/l}$) (Armstrong *et al.*, 1989; Valiente, 2006) se introdujeron los organismos provenientes de la colonia del Laboratorio de Restauración Ecológica, IBUNAM. Para esto, se construyeron jaulas guardería tipo bolsa de 60 por 25 por 50 cm (longitud por ancho por profundidad) para las larvas de axolote de 0 a 4 meses de edad y de 1.5 por 1 por 1.5 m para después de los 4 meses hasta los 7 meses (juveniles a subadultos). La bolsa fue fabricada de tela mosquitera de plástico con luz de malla de 1 mm la cual se sujetó a marcos de PVC o carrizo (*Phragmites communis* Tr. 1841) (Fig. 10). Con estas jaulas se formaron tres grupos experimentales con diferentes densidades iniciales que fueron utilizados para analizar si el aumento en talla-peso puede verse afectado negativamente por la densidad. Las densidades de cada grupo fueron determinadas por observaciones previas en el laboratorio y fueron: 1 axolote por 1 L, por 2 L y por

3 L por lo que se depositaron 62, 31 y 20 individuos recién eclosionados con 1 cm de longitud total en promedio. Se realizaron dos réplicas (grupos A y B) de cada densidad experimental, cada una formada con individuos de la misma puesta. El crecimiento y mortalidad de los axolotes se monitoreó cada quince días a lo largo de siete meses, tiempo en el cual se registró la longitud total (cm) y el peso (g) de cada individuo (Fig. 10).



Figura 10. Jaulas y medición/pesado de axolotes.

En este refugio, el monitoreo de parámetros fisicoquímicos se realizó en ambos extremos del refugio con el fin de evaluar si el refugio se comportaba como un sistema homogéneo. Durante esta fase experimental se logró optimizar la toma de medidas morfométricas desde etapa temprana del crecimiento, reduciendo el tiempo de manejo y por lo tanto el estrés sobre los organismos que fue evaluado por no presentarse ninguna muerte durante la manipulación y observarlos alimentarse

después de ser medidos, lo que nos indicó el bajo nivel de estrés que presentaban durante las mediciones. A su vez, los monitoreos quincenales incluyeron no sólo el seguimiento del crecimiento de las larvas sino la evaluación de su condición física, registrando la presencia de eventos de ectoparásitos en los axolotes dentro de los refugios, así como conductas de agresividad intraespecíficas. A los individuos que presentaron casos de parasitismo, se les extirpó manualmente el parásito completo y se les puso en tratamiento con sal y acriflavina durante el tiempo que llevaba la toma de datos morfométricos, con el fin de prevenir eventos de reincidencia (Mena y Servín, 2014; Mena y Montes de Oca, 2014).

4.3.2 Fase II: Mortalidad de adultos.

Esta fase se llevó a cabo al terminar la fase I puesto que se utilizaron los mismos axolotes y tuvo como fin determinar si la densidad influye en la tasa de supervivencia de los axolotes adultos. Este experimento se realizó en una zanja de la chinampa diferente a la utilizada en la fase anterior, seleccionada por ser la de mayor longitud (50 metros). Parte de la preparación de este refugio consistió en dividir la zanja en cinco encierros de 7.5 metros de longitud (Fig. 6). En los extremos del refugio, se dejaron dos espacios de 3.5 y 9 metros de longitud cada uno, que funcionaron como zonas de amortiguamiento donde no se introdujo ningún axolote. Los encierros se separaron por una malla de plástico con apertura de malla de 1.5 cm, permitiendo así el paso de comida entre los encierros mas no el de axolotes, y así favorecer que las condiciones en todos los encierros fueran similares. Para estos encierros se formaron cinco grupos experimentales cuya densidad inicial fue determinada a partir de supuestos basados en estudios previos que muestran que el rango de movilidad de un axolote es de 1 m^2 (Ayala, 2012). El número de axolotes que se utilizaron para formar las cinco diferentes densidades iniciales fueron: 40 axolotes (4 org/m^2), 20 axolotes (2 org/m^2), 10 axolotes (1 org/m^2), 6 axolotes (0.6 org/m^2) y 3 axolotes (0.3 org/m^2), los cuales para el momento del inicio de esta fase ya tenían un año de edad aunque no presentaban características de madurez sexual que permitieran una diferenciación de sexos. En cada repetición del experimento, se invirtió el gradiente de densidad en los encierros (descendente – ascendente, ascendente – descendente). Al término de los tres meses, se secó la zanja y se *peinó* a pie el sedimento para localizar a los axolotes y recapturarlos (Fig. 11). El registro de datos fisicoquímicos de este refugio se realizó a partir de que la zanja fue desazolvada, llenada de agua y habilitada con las cinco separaciones. Durante esta fase experimental, se tomaron datos fisicoquímicos y de zooplancton de cada encierro para conocer la homogeneidad del refugio. Los axolotes fueron medidos y pesados al principio y final de cada repetición.

Al término de la primera repetición, se observó que los encierros para cada grupo experimental de densidad diferente presentaron fracturas en las paredes de la zanja a causa de deslaves y erosión, lo que facilitó el movimiento de los axolotes entre encierros y una mezcla de los individuos de los encierros, haciendo imposible asegurar si los axolotes encontrados al término de los tres meses eran los originales que empezaron el experimento en ese encierro o prevenían de algún otro, siendo imposible determinar la mortalidad dependiente de la densidad. Por lo tanto, en la segunda repetición se le insertó un chip de identificación a cada axolote experimental, con lo que fue posible determinar de dónde provenían los axolotes recapturados al finalizar los tres meses experimentales. Los chips de identificación fueron insertados dentro del tejido subcutáneo a la altura de la cavidad torácica con la ayuda de una jeringa para microchips. El procedimiento deja una incisión de aproximadamente 2 cm la cual fue suturada con hilo quirúrgico. Los axolotes permanecieron anestesiados alrededor de 10 minutos para realizar el procedimiento y al término de éste se dejaron en observación una semana, tiempo después del cual se les retiraron los puntos (Horacio y Servín, 2014).



Figura 11. Construcción de encierros y recuperación de axolotes.

4.3.3 Fase III: Fecundidad.

La tercera fase de este proyecto tuvo como objetivo evaluar si la densidad tiene influencia en la fecundidad de los axolotes. Gracias a que esta fase fue realizada en el canal experimental de Cuemanco fue posible el monitoreo diario de los axolotes experimentales, ya que este refugio se encuentra accesible por vía terrestre. Para este experimento, se construyeron tres jaulas de estructura de varilla de 1/8 de grosor recubiertas con pintura anticorrosiva, cuyas paredes fueron forradas de malla de gallinero (luz de malla de 2.5 cm) (Fig. 12). Se fabricaron dos jaulas rectangulares de 2 por 1 por 1 metros y una cuadrada de 1 por 1 por 1 metros. Sólo se pudieron representar a escala tres densidades equivalentes a las utilizadas en la *fase II* (4 org/m^2 , 2 org/m^2 y 1 org/m^2) ya que no fue posible construir jaulas tan grandes que representaran las otras densidades. Adicionalmente se probó otra densidad intermedia (3 org/m^2). En cada jaula se introdujeron dos tipos de vegetación para proveer a los axolotes opciones para la ovoposición. Se utilizó elodea (*Egeria densa* Pl. 1849) como planta sumergida y cola de zorro (*Myriophyllum aquaticum* V. 1973) como planta flotante. A su vez, se hicieron inspecciones visuales para comprobar que la luz de malla permitiera la entrada de alimento para los axolotes. Una vez acondicionado el refugio y valorada su viabilidad mediante la toma de parámetros fisicoquímicos, se introdujeron axolotes maduros y de la misma edad (2 años, nacidos en 2010), los cuales fueron criados bajo condiciones controladas y pertenecen a la colonia del laboratorio de Restauración Ecológica, IBUNAM. La relación machos-hembras que se utilizó fue 1:1 (Fig. 12). De esta forma, se colocaron dos axolotes en cada una de las jaulas rectangulares representando las densidades de un axolote por metro cuadrado (1 org/m^2) y 2 axolotes en la jaula cuadrada representando la densidad de dos axolotes por metro cuadrado (2 org/m^2). Con nuevas parejas también provenientes de la colonia, se cambiaron los números de cada jaula, y se pusieron 6 axolotes en las jaulas rectangulares y 4 en la cuadrada (3 org/m^2 y 4 org/m^2 respectivamente), de tal forma que se pudiera evaluar si la densidad aumentaba el éxito para reproducirse al aumentar la posibilidad de encuentro de las parejas. De cada densidad se realizaron dos réplicas con parejas diferentes. La densidad de 2 org/m^2 no fue incluida en el análisis de número de huevos por hembra debido a que hubo pérdida de huevos. Las jaulas fueron sacadas del agua cada quince días (de febrero a abril) para revisar exhaustivamente si había presencia de huevos, en cuyo caso se contaron en su totalidad para sacar el promedio de huevos por hembra (Fig. 13). Este procedimiento se realizó siempre cuidando que el tiempo de exposición aérea tanto de los axolotes como de los huevos fuera mínimo, para lo cual fueron puestos en tinas con agua mientras se contaban. De igual forma, se registró la talla y peso de los axolotes al inicio del experimento para compararla con la que presentaron al término del mismo y saber si la condición de los axolotes mejoró o empeoró durante su estancia en el refugio. Los huevos fueron puestos en jaulas guarderías

en cada una de las jaulas de las que provenían. Estas guarderías se construyeron con marcos de madera y tela de yute, la cual después fue cambiada con malla de mosquitero de plástico ya que la tela se pudrió en días ocasionando pérdida de huevos haciendo imposible registrar el porcentaje de eclosión.



Figura 12. Construcción de jaulas, introducción de axolotes y búsqueda de huevos.

4.3.4 Fase IV: Análisis de datos.

Para analizar las diferencias en los parámetros fisicoquímicos y abundancia de zooplancton entre los distintos puntos dentro del refugio, así como entre el canal externo y dentro del refugio, se realizaron pruebas de normalidad y subsecuentemente ANOVAs de medidas repetidas en el paquete estadístico SPSS (IBM).

Por otra parte, los resultados obtenidos del crecimiento de larvas se analizaron para comprobar diferencias entre los distintos grupos con densidades iniciales diferentes. Para comparar el aumento en peso respecto a la talla se utilizó la ecuación potencial: $P = a * Lt^b$ donde P es el peso, Lt es la longitud total, a el peso cuando la longitud total es 0 (y por tanto se tomó como el peso del huevo) y b es el coeficiente de isometría estimado por métodos de regresión. Para conocer el grado de diferencia entre grupos se ajustó un modelo logístico a los datos de talla – peso realizándose un colapso de niveles tomando como factor cada jaula (S-Plus) (Crawley, 2007). Por su parte, el crecimiento de la talla respecto al tiempo fue analizado por medio de regresiones lineales y se compararon las diferencias en las rectas mediante pruebas de hipótesis que contrastaron la distribución probabilística (normal) de la suma de los errores al cuadrado de cada recta. Para ambos análisis sólo se utilizaron los datos de ejemplares que no presentaban su cola incompleta.

Para conocer las diferencias entre la supervivencia de cada grupo experimental se determinó en R (Development Core Team, 2012) la función de supervivencia de cada grupo experimental mediante estimadores Kaplan-Meier, con los que se estima la probabilidad de que un individuo sobreviva un tiempo determinado. La función de supervivencia es considerada constante entre dos tiempos de falla (decesos) adyacentes por lo que la representación gráfica es una función escalonada que decrece inmediatamente después de cada tiempo de supervivencia observado (Godoy, 2009). La comparación entre los grupos se realizó mediante una prueba Mantel – Haenszel (log-rank) (Harrington y Fleming, 1982). Esta prueba compara las curvas cada vez que se presenta un evento (deceso) y supone que ambas poblaciones tienen la misma mortalidad.

Para el caso de los resultados obtenidos de los experimentos con axolotes adultos, se analizaron los datos para observar la ganancia de peso después de su liberación en los encierros. Con los organismos con chip se utilizaron los datos de longitud total inicial y final para ajustar un modelo de crecimiento logístico por peso a la tasa de crecimiento individual ($TC = (r * L / 3) * (1 - (L^3 / A^3))$), donde r es el parámetro característico de crecimiento, L es la longitud total promedio y A es la longitud (talla) asintótica. Las diferencias entre los axolotes provenientes de cada encierro se

evaluaron mediante una ANOVA de una vía aplicada a los residuales obtenidos por la regresión (Dunham, 1978) con el paquete estadístico Statistica 8 (StatSoft, 2007).



Figura 13. Huevos y larvas de axolote.

5. Resultados

5.1 Físicoquímicos y zooplancton

Durante el tiempo de muestreo, se observó que los refugios se comportaron homogéneamente a lo largo de su extensión y presentaron una mayor disponibilidad de alimento respecto a la presente en los canales externos, lo cual se traduce en un mejor hábitat para axolotes y para sus presas gracias al control de las poblaciones de las especies invasoras de peces.

Particularmente, los dos refugios de la chinampa utilizados presentaron características físicoquímicas y biológicas similares entre ellos, lo cual se pudo deber a su proximidad, su mismo origen y morfología, además de que eran abastecidos de agua por el mismo canal principal, es decir, los dos se encontraban conectados al mismo canal externo. Además, ambos refugios presentaron diferencias en algunos parámetros físicoquímicos del agua respecto a los registrados en su canal externo. En cuanto al refugio de la UNAM, se observó que sus propiedades físicoquímicas y biológicas fueron distintas a las observadas en los refugios de la chinampa. En este refugio, las condiciones físicoquímicas entre dentro y fuera (canal externo) fueron prácticamente las mismas. En cuanto a las propiedades biológicas, los tres refugios utilizados presentaron mayor abundancia de zooplancton respecto a la registrada en los canales externos, siendo predominante el grupo de los cladóceros. Por su parte, el refugio de la UNAM fue el que presentó la mayor diversidad y abundancia de alimento, la cual se observó en cantidad de zooplancton y diversidad de macroinvertebrados.

A continuación se describen las propiedades físicoquímicas y biológicas particulares de cada refugio durante cada una de las distintas fases de experimentación.

5.1.1 Fase I: *refugio 1*

No se observaron diferencias significativas entre los extremos (extremo A *entrada del refugio* y extremo B *final del refugio*) del refugio para las propiedades físicoquímicas del agua temperatura, pH y oxígeno disuelto. Sin embargo, sí hubo diferencias significativas para la conductividad, (Tabla 1) siendo los valores ligeramente mayores en el extremo que colinda con tierra, es decir, al final del refugio (Fig. 14).

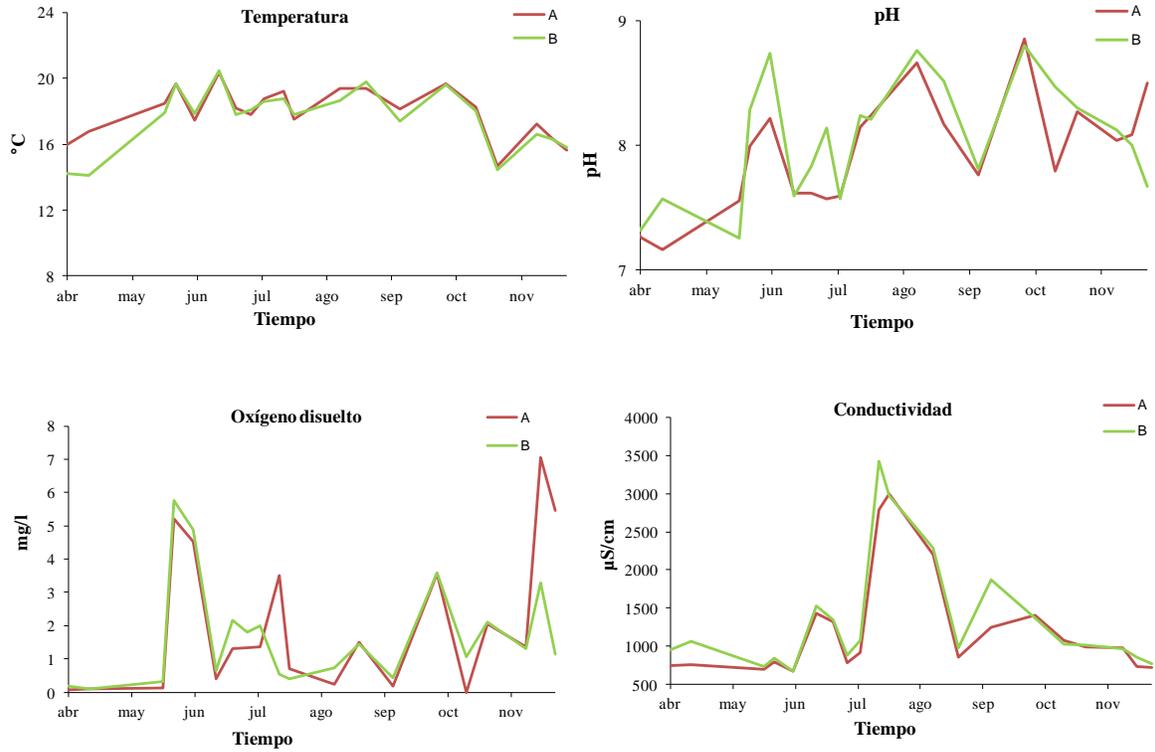


Figura 14. Valores fisicoquímicos semanales del refugio durante la fase I, donde A es el extremo que colinda con el canal principal y B es el extremo final del refugio, colindante con tierra.

Tabla 1: Significancia de los análisis de los fisicoquímicos del refugio fase I.

	Dentro del refugio <i>P</i>	Dentro-Fuera del refugio <i>P</i>
Temperatura (°C)	0.064	<u>0.002</u>
pH	0.200	0.074
Oxígeno disuelto (mg/l)	0.280	<u>0.03</u>
Conductividad (µS/cm)	<u>0.009</u>	<u>0.002</u>

A lo largo de los meses, los cambios en los valores fisicoquímicos dentro y fuera del refugio se comportaron similarmente (Fig. 15) pero el análisis mostró diferencias significativas en todos los parámetros a excepción del pH (Tabla 1). En promedio, la temperatura anual y el oxígeno disuelto fueron menores dentro del refugio, mientras que el pH y la conductividad presentaron en promedio valores más altos fuera del mismo (Tabla 2). Para el caso de la temperatura, se advierten fluctuaciones estacionales y un comportamiento cíclico en las variaciones, presentándose las

temperaturas más altas en los meses cálidos de mayo y abril, y las más bajas en enero. Por su parte, el pH osciló entre 7 y 9, mientras que la conductividad mostró también una temporalidad, con valores bajos durante la temporada de secas (enero-junio) y valores altos en temporada de lluvias fuertes (julio-octubre). Respecto al oxígeno disuelto, no se aprecia un patrón de comportamiento durante el año, con oscilaciones drásticas pasando por varios momentos de anoxia durante todo el año.

Tabla 2: Valores promedio y desviación estándar de los parámetros fisicoquímicos dentro y fuera del refugio durante la fase I.

	Dentro // min – máx	Fuera // min – máx
Temperatura (°C)	16.26 ± 3.13 // 10.6-21.6	17.16 ± 3.08 // 10.2-22.6
pH	8.03 ± 0.51 // 7.0-8.9	7.84 ± 0.46 // 7.1-9
Oxígeno disuelto (mg/l)	2.59 ± 1.77 // 0-6.5	3.54 ± 2.62 // 0-9.5
Conductividad (µS/cm)	1244.16 ± 726.64 // 664-4625	1080.65 ± 613.91 // 560-3966

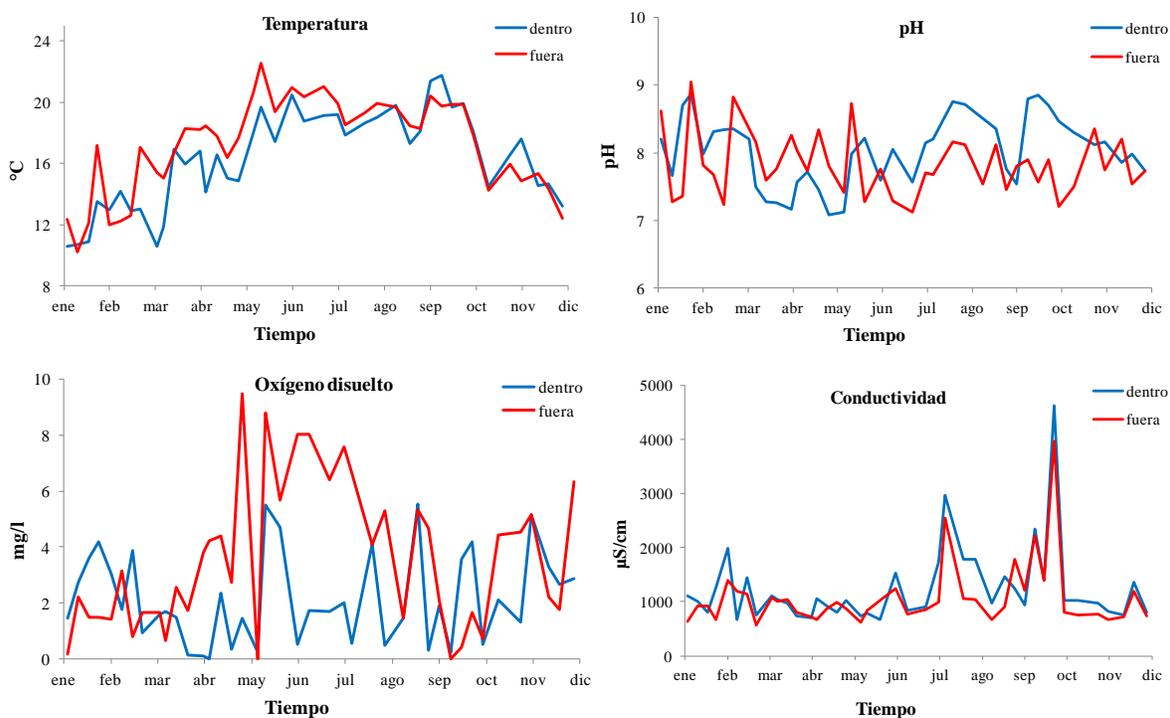


Figura 15. Valores fisicoquímicos semanales dentro y fuera del refugio durante la fase I.

En cuanto al zooplancton, se observó una relación entre la temporada del año y la distribución en la abundancia de zooplancton dentro del refugio (Fig. 17a y b), siendo significativamente mayor la abundancia en época de secas entre marzo y junio, en comparación con la temporada de lluvias, de julio a noviembre ($P= 0.005$) (Fig. 17c). Durante el año de muestreo se observó una dominancia de cladóceros sobre el número de copépodos y rotíferos (Fig. 17d), y la cantidad de zooplancton fuera del refugio fue muy baja (Fig. 17e).

5.1.2 Fase II: *refugio 2*

Los datos semanales de cada uno de los encierros mostraron que las propiedades fisicoquímicas del agua de los cinco encierros son similares a excepción del oxígeno disuelto, cuyos valores fueron mayores en el extremo inicial del refugio, conectado al canal externo (Fig. 16) (Tabla 3).

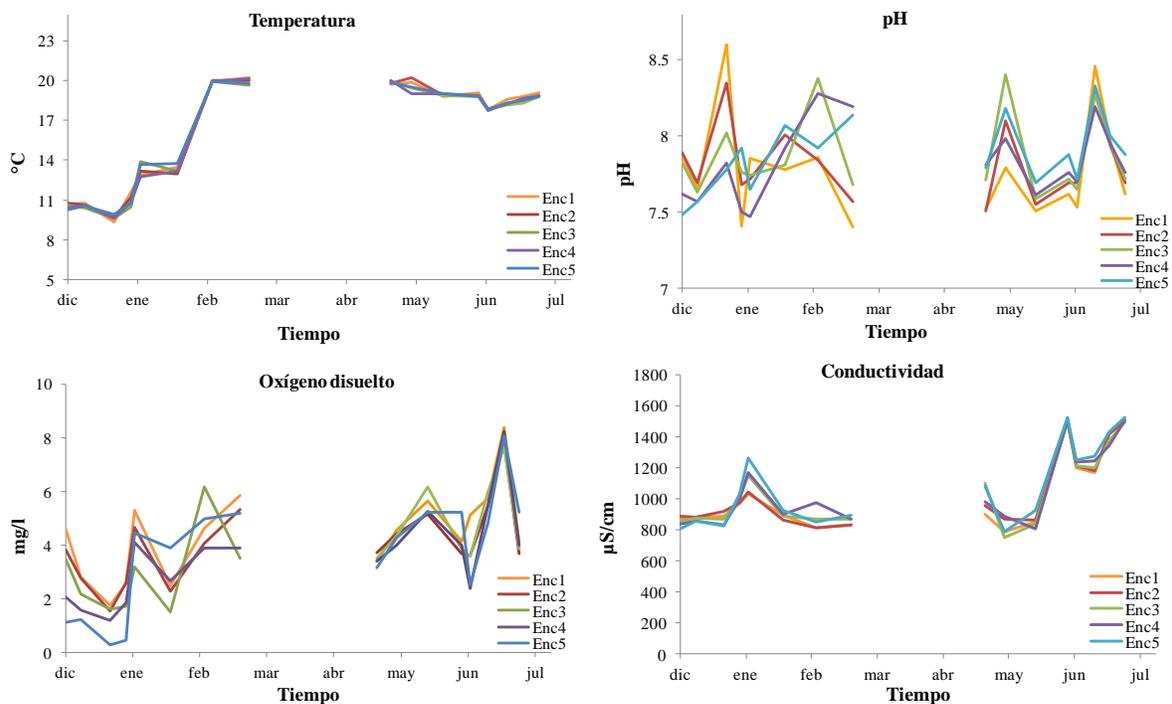


Figura 16. Valores fisicoquímicos semanales del agua de cada encierro durante la fase II.

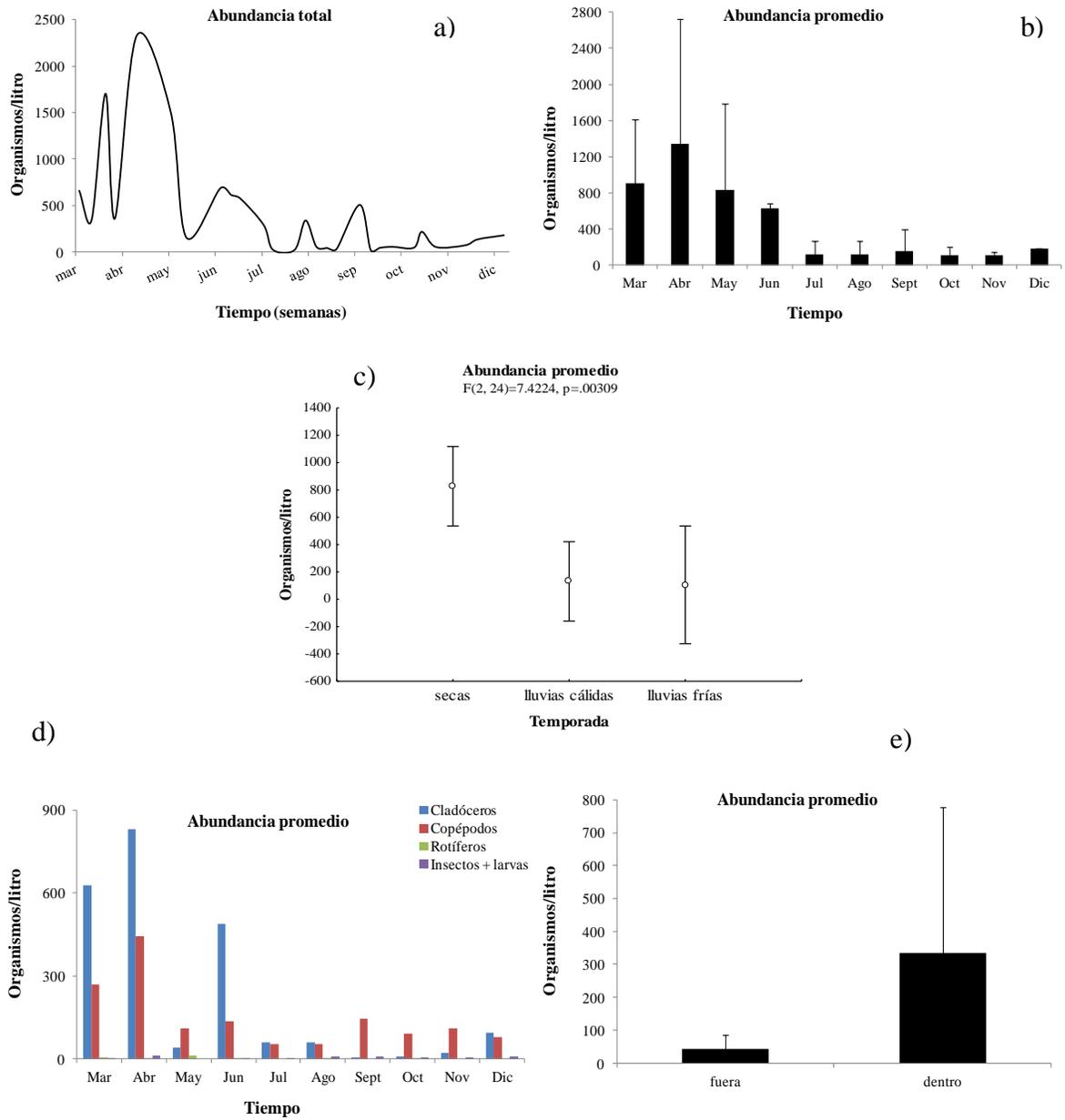


Figura 17. Fluctuaciones en la abundancia del zooplankton durante la fase I. a) Abundancias totales por semana dentro del refugio; b) Abundancia promedio mensual dentro del refugio con desviación estándar; c) Abundancia promedio mensual dentro del refugio por grupos taxonómicos y c) Abundancia promedio dentro del refugio y fuera del mismo con desviación estándar.

Tabla 3. Valores promedio y desviación estándar de los fisicoquímicos en cada encierro de la fase II.

	<i>P</i>	Encierros				
		1	2	3	4	5
		$\bar{x} \pm \sigma$ min-máx				
Temperatura (°C)	0.25	15.8 ± 3.8 9.4 – 20.2	15.7 ± 3.9 9.7 – 20	15.6 ± 3.8 9.6 – 19.9	15.6 ± 3.9 9.6 – 20.1	15.7 ± 3.9 9.9 – 19.9
pH	0.220	7.8 ± 0.35 7.4 – 8.6	7.8 ± 0.24 7.5 – 8.3	7.83 ± 0.23 7.6 – 8.4	7.81 ± 0.26 7.5 – 8.3	7.85 ± 0.23 7.5 – 8.3
O ₂ disuelto (mg/l)	0.05	4.5 ± 1.7 1.7 – 8.4	4.0 ± 1.6 1.5 – 7.8	3.9 ± 1.9 1.5 – 7.7	3.6 ± 1.8 1.2 – 8.2	3.76 ± 2.3 0.3 – 8.1
Conductividad (μS/cm)	0.29	1060 ± 257 814 – 1510	1063 ± 253 810 – 1500	1071 ± 246 838 – 1491	1077 ± 253 809 – 1506	1098 ± 269 804 – 1525

Por su parte, la comparación de los valores registrados dentro de cada encierro y fuera del refugio muestra que las fluctuaciones son similares (Fig. 18). Sin embargo, existen diferencias significativas para la temperatura, oxígeno disuelto y conductividad ($P= <0.01$, $P= 0.035$ y $P= <0.01$ respectivamente). La temperatura y el oxígeno fueron en promedio mayores en el canal externo, mientras que el pH y la conductividad registraron valores promedio mayores dentro del refugio (Tabla 4). Los valores de pH oscilaron entre 7 y 8.5 y a comparación del refugio utilizado durante la fase I, los valores del oxígeno disuelto nunca alcanzaron valores anóxicos de 0 mg/l.

Tabla 4. Valores promedio y desviación estándar de los parámetros fisicoquímicos del agua dentro y fuera del refugio, fase II.

	Dentro $\bar{x} \pm \sigma$ // min-máx	Fuera $\bar{x} \pm \sigma$ // min-máx
Temperatura (°C)	15.91 ± 3.61 // 9.7-21.2	16.98 ± 3.21 // 11.5-22.6
pH	7.86 ± 0.33 // 7-8.5	7.79 ± 0.35 // 7.2-8.4
Oxígeno disuelto (mg/l)	3.32 ± 1.65 // 0.5-7	3.90 ± 1.59 // 1.25-6.9
Conductividad (μS/cm)	966.42 ± 239.82 // 605-1506	846 ± 175.13 // 623-1286

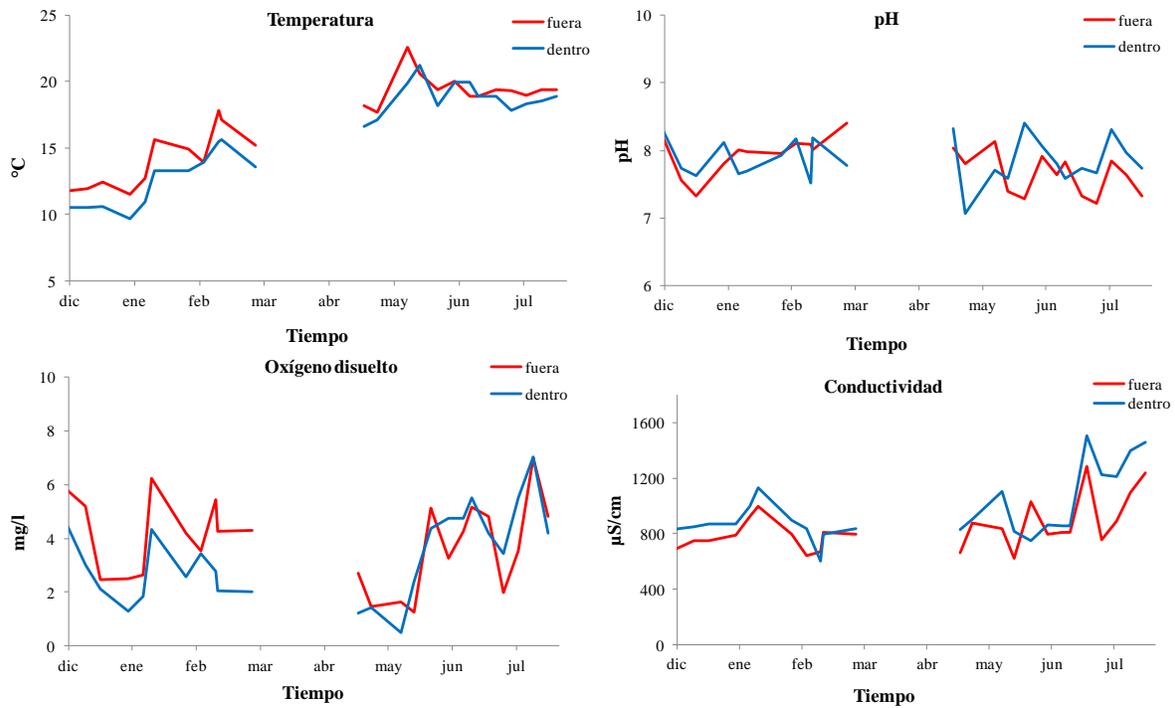


Figura 18. Valores fisicoquímicos semanales del agua dentro-fuera del refugio durante la fase II.

El muestreo de zooplancton comprendió los meses de diciembre a marzo y de mayo a junio, en los que se observó una alta abundancia similar a la observada en el refugio de la fase I. Sin embargo, esta zanja presentó una drástica disminución de zooplancton en los meses de febrero y marzo (Fig. 19a y b), periodo durante el cual se desarrolló en el refugio un florecimiento de microalgas Chlorococcales que cubrió toda la superficie. En esta zanja también se observó una dominancia de cladóceros sobre la cantidad de copépodos, rotíferos y larvas de insectos (Fig. 19c). Por su parte, el canal externo que alimenta de agua este refugio presentó una abundancia muy baja de zooplancton en comparación con la registrada en el refugio. (Fig. 19d). No se presentaron diferencias significativas en la abundancia de zooplancton de cada encierro ($P= 0.266$).

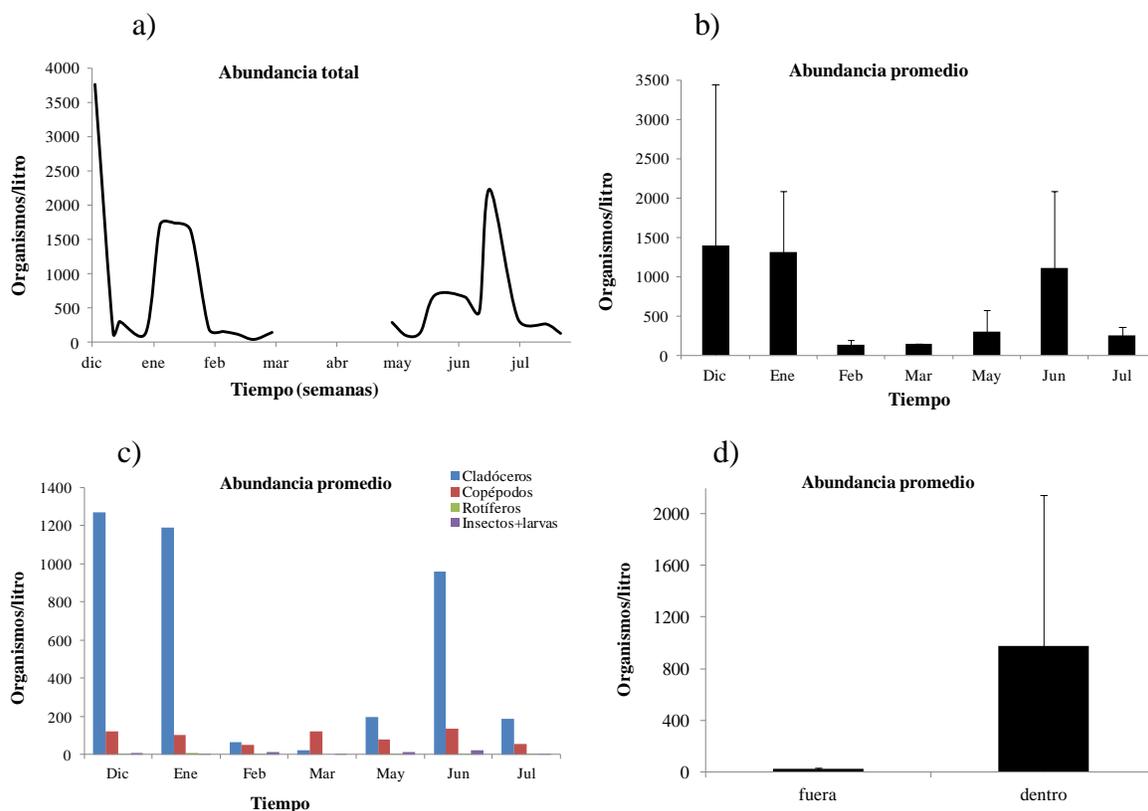


Figura 19. Fluctuaciones en la abundancia del zooplancton durante la fase II. a) Abundancias totales por semana dentro del refugio; b) Abundancia promedio mensual dentro del refugio con desviación estándar; c) Abundancia promedio mensual dentro del refugio por grupos taxonómicos y c) Abundancia promedio dentro del refugio y fuera del mismo con desviación estándar.

5.1.3 Fase III: *refugio 3*

El monitoreo de este refugio empezó a partir de que los axolotes fueron introducidos en sus jaulas para reproducción. No hubo necesidad de desazolvarla ya que esta zanja se encontraba habilitada y acondicionada pues previamente fue utilizada para otros estudios. Este refugio fue el que más similar se comportó respecto a las condiciones externas (Fig. 20) y fue el único en presentar mayores niveles de oxígeno disuelto en comparación con el canal externo. De esta forma, sólo se encontraron diferencias significativas para el caso del oxígeno ($P = <0.01$) (Tabla 5).

Tabla 5. Valores promedio y desviación estándar de los fisicoquímicos del agua dentro y fuera del refugio en la fase III.

	Dentro $\bar{x} \pm \sigma$ // min-máx	Fuera $\bar{x} \pm \sigma$ // min-máx
Temperatura (°C)	18.29 ± 3.34 // 14.1-24.3	18.42 ± 2.87 // 15.1-22.8
pH	7.66 ± 0.48 // 7.2-8.8	7.87 ± 0.43 // 7.3-8.7
Oxígeno disuelto (mg/l)	4.09 ± 2.28 // 1.2-7.8	3.34 ± 2.24 // 0.5-6.5
Conductividad (µS/cm)	938 ± 216.58 // 723-1413	928 ± 212.78 // 702-1402

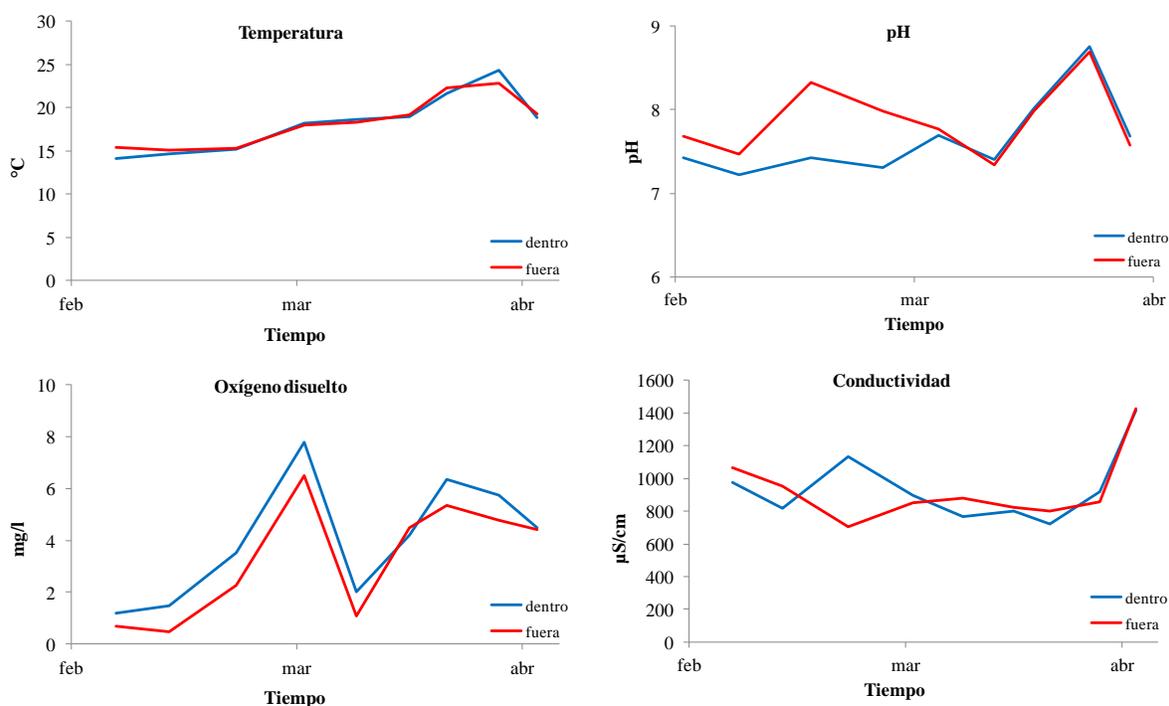


Figura 20. Valores fisicoquímicos semanales del agua dentro-fuera del refugio en la fase III.

Respecto al zooplancton, al igual que el refugio utilizado en la fase II, el tiempo de muestreo de este refugio sólo comprendió parte de la temporada de secas, de finales de enero a abril. La abundancia promedio de zooplancton muestra un comportamiento más constante en comparación con los otros refugios, manteniéndose alrededor de los 1600 organismos por litro durante los cuatro meses de muestreo (Fig. 21a). Por otra parte, se observó una proporción mayor de cladóceros respecto a los otros grupos de organismos zooplanctónicos (Fig. 21b). En este refugio, las diferencias que se

encontraron en la abundancia de zooplancton entre fuera y dentro del refugio fueron más notorias (Fig. 21c).

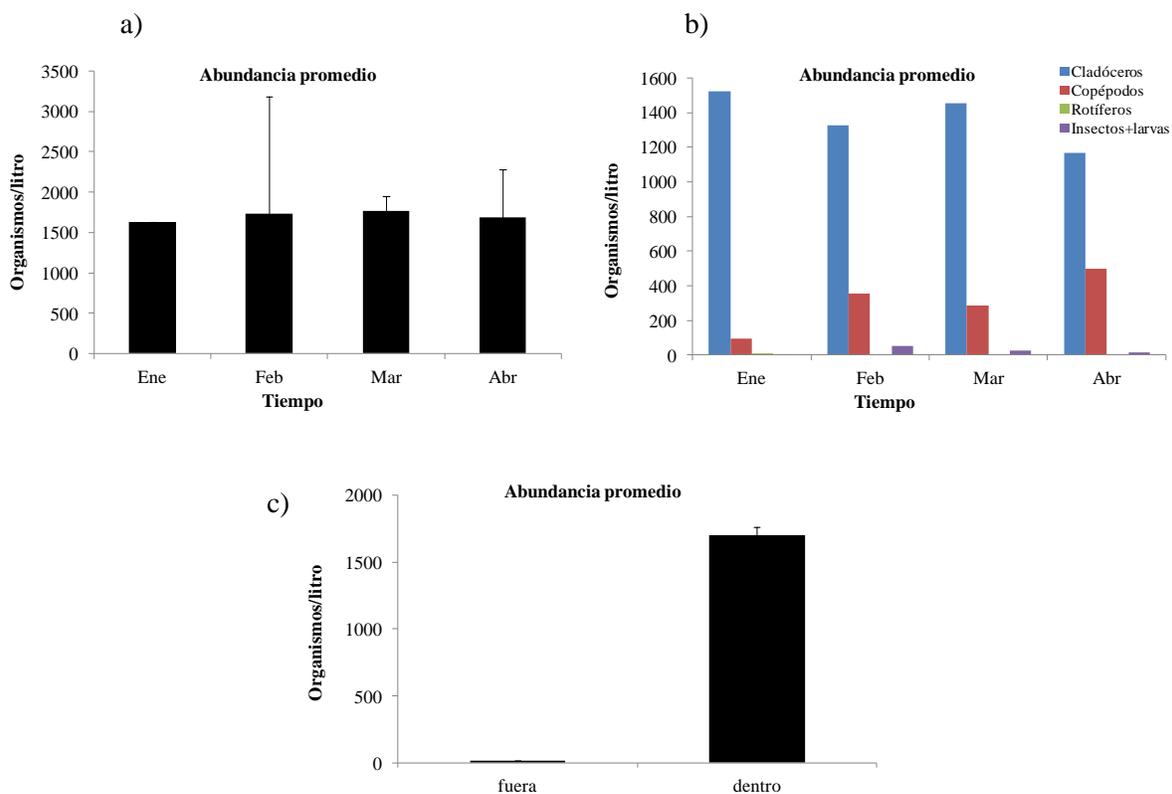


Figura 21. Fluctuaciones en la abundancia del zooplancton durante la fase III. a) Abundancia promedio mensual dentro del refugio con desviación estándar; b) Abundancia promedio mensual dentro por grupos taxonómicos y c) Abundancia promedio dentro del refugio y fuera del mismo con desviación estándar.

5.2 Estudios *in situ* con axolotes:

5.2.1 Fase I: *larvas - subadultos*

Se registraron nueve casos de axolotes parasitados por gusanos ancla (*Lernaea sp.* Linneo, 1758), siete provenientes de la densidad de 62 axolotes por jaula y dos provenientes de la densidad de 19 axolotes por jaula. En cuanto a la agresividad intraespecífica, los casos registrados coincidieron con los meses en que la cantidad de zooplancton fue menor, de julio a octubre (Fig. 22a). El grupo que más casos en promedio de mutilaciones de cuerpo registró, fue aquél cuya densidad inicial fue mayor (3 org/l), seguido por la densidad media (2 org/l) y por la densidad más baja (1 org/l) (Fig. 22b). Así, en el grupo de 62 axolotes por jaula, se registraron 85 casos en total de mutilaciones de extremidades y branquias, 20 casos en la repetición A y 65 en la repetición B, los cuales en su mayoría sucedieron entre los meses de julio y septiembre (13 en julio, 55 en agosto y 9 septiembre). Para el caso de la densidad media, se registraron 61 casos de mutilaciones, 21 en la repetición A y 40 en la B, los cuales se concentraron en su mayoría en los meses de agosto y septiembre (35 en agosto y 13 en septiembre). Por su parte, el grupo de menor densidad inicial sólo presentó 18 casos de mutilaciones por mordidas de congéneres, 9 en la repetición A y 9 en la B, los cuales ocurrieron entre los meses de julio y septiembre. A pesar de lo anterior, proporcionalmente la densidad intermedia (2 org/l) fue la que presentó más eventos de mutilaciones (78%).

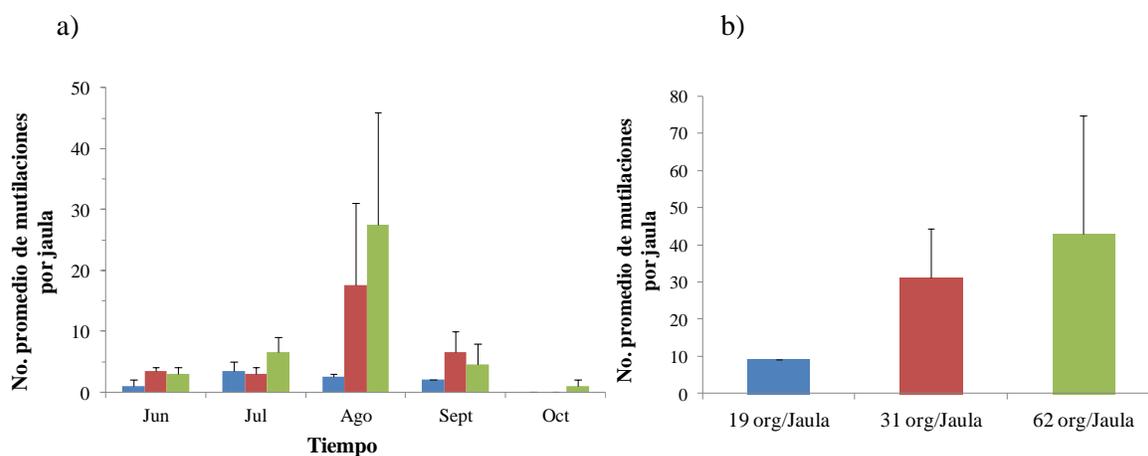


Figura 22. Mutilaciones promedio por jaula con desviación estándar, donde en azul está representada la jaula con densidad inicial de 19 axolotes, en rojo la jaula con densidad inicial de 31 axolotes, y en verde la jaula con densidad inicial de 62 axolotes.

5.2.1.1 Relación longitud total – peso y densidad de larvas

Los datos obtenidos muestran una relación directa entre el peso y la longitud total de los organismos, mostrando que conforme aumenta la longitud aumenta también el peso ($R= 0.92$, $F= 6806$, $P < 0.001$) (Fig. 23). En las dos repeticiones, el análisis de las distintas densidades mostró que el aumento en peso (g) respecto a la longitud total (cm) fue significativamente diferente en las tres distintas densidades iniciales ($P < 0.001$) siendo los axolotes de la densidad media (1 org/l) los que registraron ligeramente mayores aumentos en peso respecto a la talla (Tabla 6).

Tabla 6: Valores de la ecuación potencial de los organismos de cada jaula durante fase I.

	$P = a * Lt^b$
1 org/L (19 org/jaula)	$P = 0.13 * Lt^{2.5}$
2 org/L (31 org/jaula)	$P = 0.13 * Lt^{3.0}$
3 org/L (62 org/jaula)	$P = 0.13 * Lt^{2.8}$

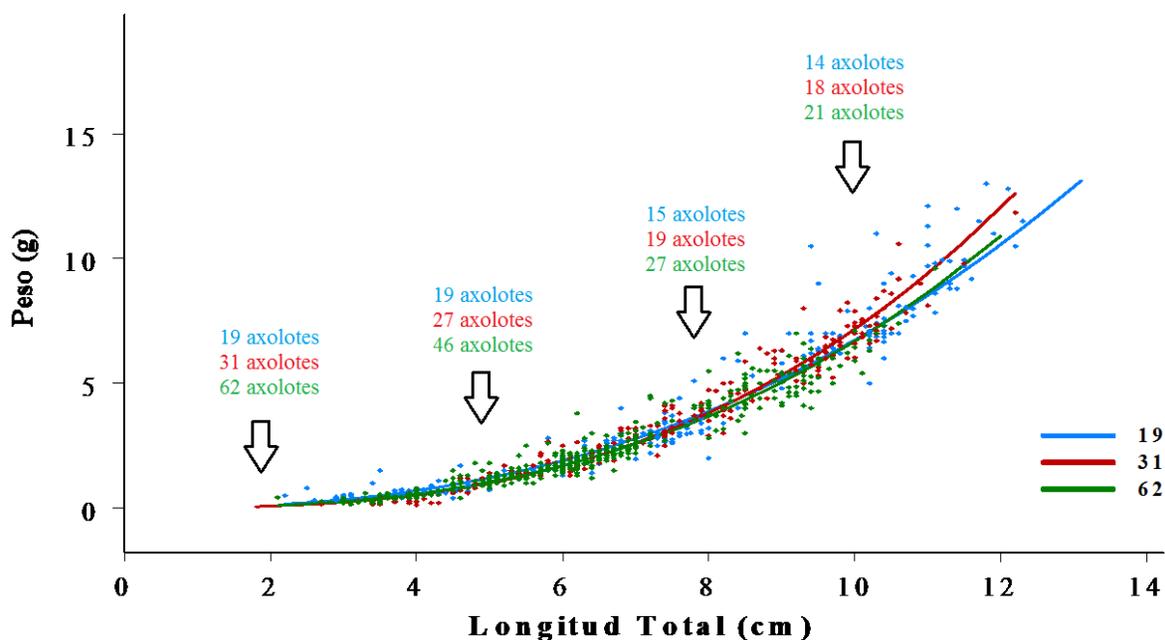


Figura 23. Relación longitud total – peso de larvas. En azul se encuentran representados los organismos de la jaula con 19 axolotes, en rojo la de 31 axolotes y en verde la de 62 axolotes. Se muestra el cambio en el número de organismos en cada jaula.

5.2.1.2 Crecimiento de la talla respecto al tiempo de larvas

Los análisis mostraron que el crecimiento en longitud respecto al tiempo fue mayor en los grupos de menor densidad, siendo el grupo de mayor densidad el que menos aumentaba en talla en cada muestreo quincenal. Los análisis indicaron que hubo diferencias significativas entre el crecimiento en talla de las tres densidades ($P < 0.01$ en todos los casos) (Tabla 7) (Fig. 24).

Tabla 7: Valores de la ecuación de crecimiento de los organismos de cada jaula.

1 org/L (19 org/jaula)	$y = 3.5132x + 2.6482$ $R^2 = 0.9084$
2 org/L (31 org/jaula)	$y = 3.0872x + 2.4435$ $R^2 = 0.9496$
3 org/L (62 org/jaula)	$y = 2.9003x + 2.3059$ $R^2 = 0.9214$

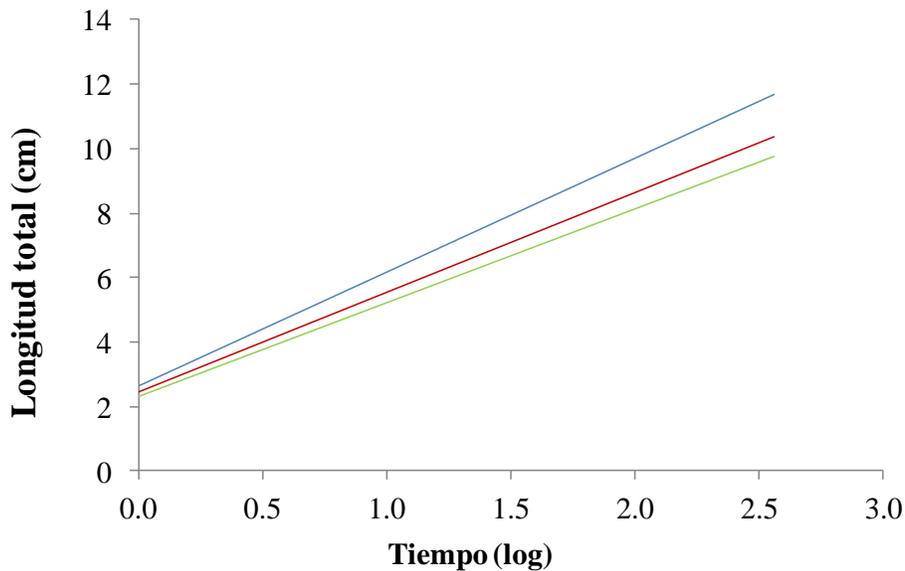


Figura 24. Crecimiento en longitud total respecto al tiempo. La recta azul representa la densidad inicial de 19 axolotes/jaula, la roja la de 31 axolotes/jaula y la verde la de 62 axolotes/jaula.

5.2.1.3 Mortalidad de larvas y densidad

Los datos obtenidos sugieren que esta etapa de desarrollo es muy sensible a partir de la eclosión de los axolotes. Al término de los seis meses de monitoreo, se observó una mortalidad alta en ambas repeticiones (grupo A y B), siendo mayor la registrada en el grupo B, donde sobrevivió el 49% de los axolotes, mientras que en el grupo A sobrevivió el 56%. Entre las tres distintas densidades, la menor mortalidad se observó en la jaula con la densidad inicial baja (1 org/L). La tendencia mostró que cuando los grupos de densidad media y alta (2 y 3 org/L) alcanzaron el número de individuos por jaula de la densidad baja, se estabilizó el número de muertes observadas (Fig. 25). Al término del periodo de monitoreo sobrevivieron el 68%, 58% y el 29% de los organismos correspondientes a la densidad baja, media y alta respectivamente.

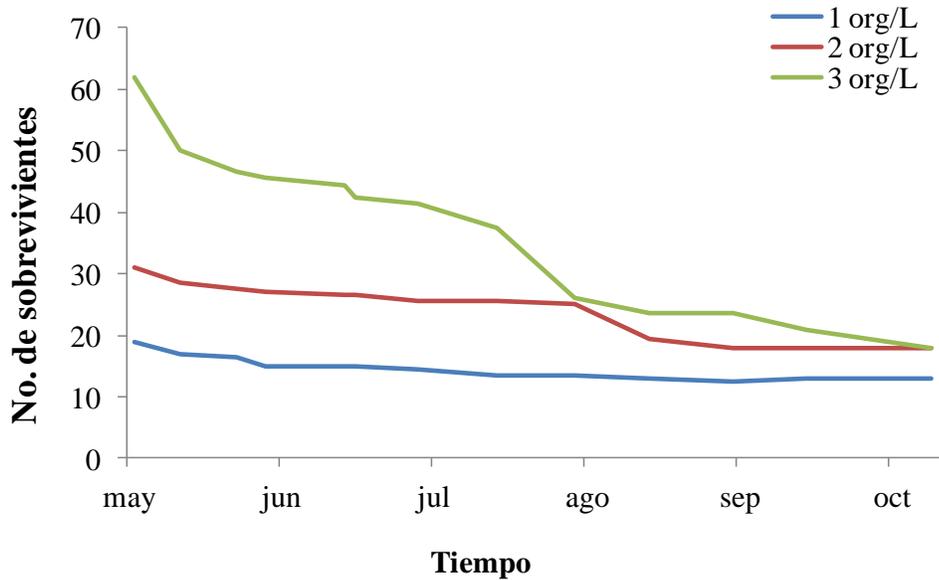


Figura 25. Supervivencia mensual promedio de cada jaula con distinta densidad inicial. En color azul se representa la densidad baja (1 org/L), en rojo la densidad media (2 org/L) y en verde la densidad alta (3 org/L)

El análisis de supervivencia mostró que no existen diferencias significativas entre las curvas de mortalidad de los grupos A y B de cada densidad (A-B19 $P= 0.236$; A-B31 $P= 0.292$; A-B62 $P= 0.239$), mostrando un decremento semejante en su población. De igual forma, las curvas de mortalidad de la densidad de 19 axolotes por jaula y de 31 axolotes por jaula se comportaron significativamente similar ($P= 0.731$). Por otra parte, se observó que la mortalidad del grupo de mayor densidad inicial, 62 axolotes por jaula, fue significativamente más alta que la presentada en los grupos de densidad media y baja ($P= 0.00181$ y $P= 0.0083$ respectivamente) (Fig. 26).

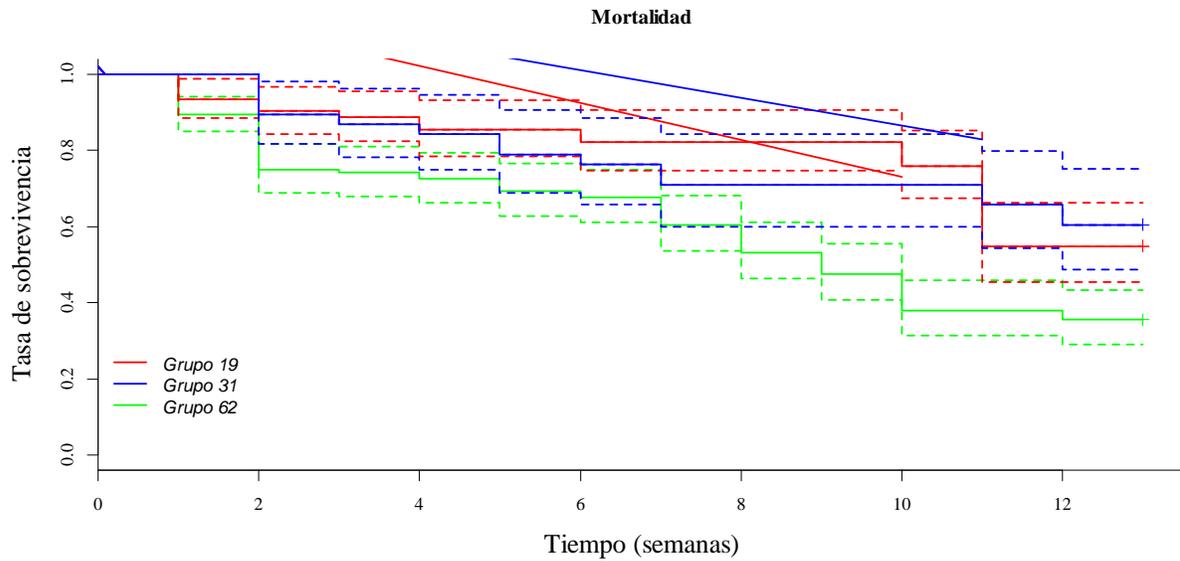


Figura 26. Curvas de supervivencia de cada jaula con distinta densidad inicial.

5.2.2 Fase II: *adultos*

Al término de los tres meses de experimentación, en la primera repetición de esta fase se recuperaron 69 axolotes vivos y en buen estado físico, y sólo uno murió durante el proceso de recaptura por causas humanas, mostrando un 87% de supervivencia. No fue posible conocer la distinta mortalidad que se presentaría a causa de las diferentes densidades de los cinco grupos experimentales ya que solamente se recuperó un cadáver. Los individuos que no se recapturaron al término de cada una de las repeticiones, bien podrían haber escapado del refugio, ser depredados o haberse escondido en el sedimento a una profundidad inalcanzable logísticamente. Sin embargo, la distribución de los axolotes mostró que aquellos que empezaron en los encierros con mayor número de habitantes se distribuyeron hacia aquellos que tenían menor número (Tabla 8) (Fig. 27a).

Tabla 8: Número de axolotes en cada encierro al inicio y término de cada repetición.

Encierro	0	1	2	3	4	5	6	7
Primera repetición								
No. inicial de axolotes	0	3	6	10	20	40	0	0
No. final de axolotes	9	6	6	8	18	22	0	0
Segunda repetición								
No. inicial de axolotes	0	40	20	10	6	3	0	0
No. final de axolotes	4	2	9	4	3	6	12	8

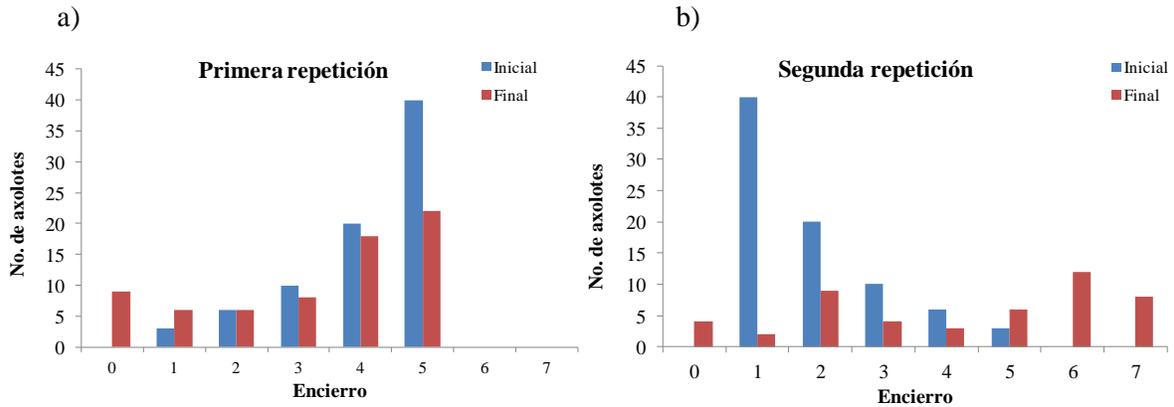


Figura 27: Número de axolotes en cada encierro al inicio y término del experimento de la fase II.
 a) Primera repetición b) Segunda repetición.

Por su parte, en la segunda repetición sólo se lograron recuperar 48 axolotes vivos y en buen estado, un cadáver y restos de un individuo en proceso de digestión dentro de una culebra acuática (*Thamnophis sp.*), sugiriendo un 61% de supervivencia. A pesar del bajo número de organismos encontrados en esta ocasión, se observó que los axolotes se distribuyeron hacia los encierros con menor número de habitantes, comportamiento similar al observado en la primera repetición (Tabla 8) (Fig. 27b). Debido a los chips de identificación, se pudo registrar que sólo cuatro axolotes fueron recuperados en su encierro de residencia original. En ambas repeticiones, se capturaron axolotes en encierros donde no se había liberado ningún individuo (encierro 0, 6 y 7). Así, se observó que los

40 axolotes que iniciaron en el encierro 1 se dispersaron hacia los demás encierros, tres se encontraron en el encierro 0, tres en el encierro 2, dos en el encierro 3, uno y uno en los encierros 4 y 5 respectivamente, y 5 y 5 en los encierros 6 y 7 respectivamente. En cuanto a los 20 axolotes del encierro 2, a éstos se les encontró en todos los demás encierros salvo los adyacentes, de tal manera que sólo se encontraron dos axolotes en su encierro de residencia original, mientras que un axolote se encontró en el encierro 0, dos en el 4, dos en el 5, cuatro en el 6 y uno en el 7. A su vez, los 10 axolotes que iniciaron en el encierro 3, se dispersaron hacia el extremo final del refugio, encontrándose sólo uno en su encierro inicial, tres en el encierro 5, uno en el encierro 6 y dos en el encierro 7. En el encierro 4 y 5, no se encontró ningún axolote residente original de dichos encierros, y se observó que se movieron hacia ambos extremos del refugio, capturándolos en los encierros 0, 2, 3 y 6 (Fig. 28).

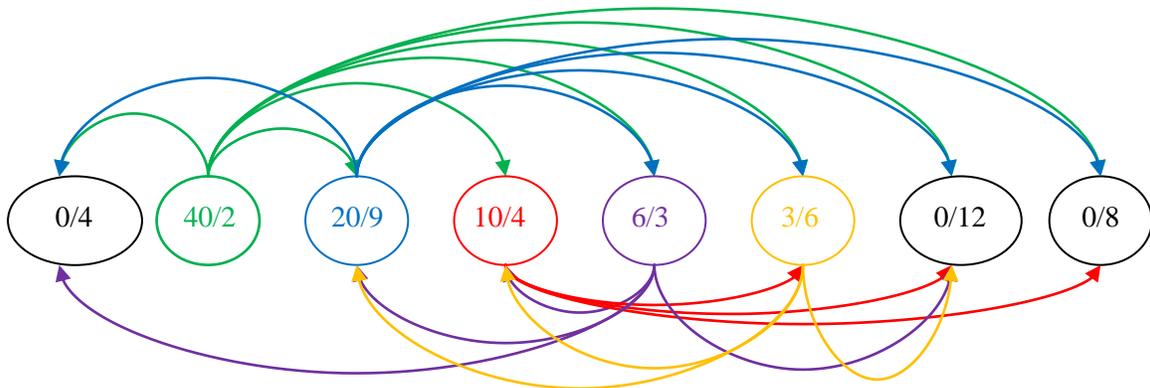


Figura 28. Esquema del movimiento de los axolotes durante la segunda repetición de la fase II. Las flechas representan hacia qué encierros se movieron los axolotes mientras que los números indican el número inicial/final de organismos que presentó cada encierro.

5.2.2.1 Relación longitud total – peso de adultos:

Los datos obtenidos a partir de la primera repetición realizada en los encierros, mostraron que donde se encontró menor cantidad de axolotes, éstos presentaron un peso y una longitud total promedio mayor que aquéllos que se encontraron compartiendo el encierro con más conespecíficos. De esta forma, los axolotes provenientes de los dos encierros con seis individuos tuvieron una

longitud total y peso promedios de 18.7 cm, 58.3 gramos y 16.6 cm, 47.9 gramos, mientras que donde se encontraron el mayor número de axolotes sólo alcanzaron longitudes y peso promedios de 14.8 cm y 33.2 gramos. Por otra parte, los datos mostraron que a partir de su liberación en los refugios, los axolotes aumentaron en promedio el 260% de su peso respecto al inicio del experimento y crecieron en promedio un 79% de su talla inicial, esto es que la longitud promedio pasó de 9.8 a 15.6 cm., mientras que el peso aumentó de 7.4 a 38.5 g. Si bien no se puede saber el momento en que los axolotes cambiaron de encierro, los análisis estadísticos mostraron diferencias significativas en el aumento de longitud entre los axolotes que se encontraron en los encierros de menor densidad y los axolotes que se encontraron en los encierros de mayor densidad, es decir, hubo diferencias significativas entre los 12 axolotes encontrados en el encierro 1 y el encierro 2 (6 provenientes de cada encierro) y los 18 axolotes provenientes del encierro 5 y los 22 axolotes encontrados en el encierro 6 ($P= 0.001$) (Fig. 29).

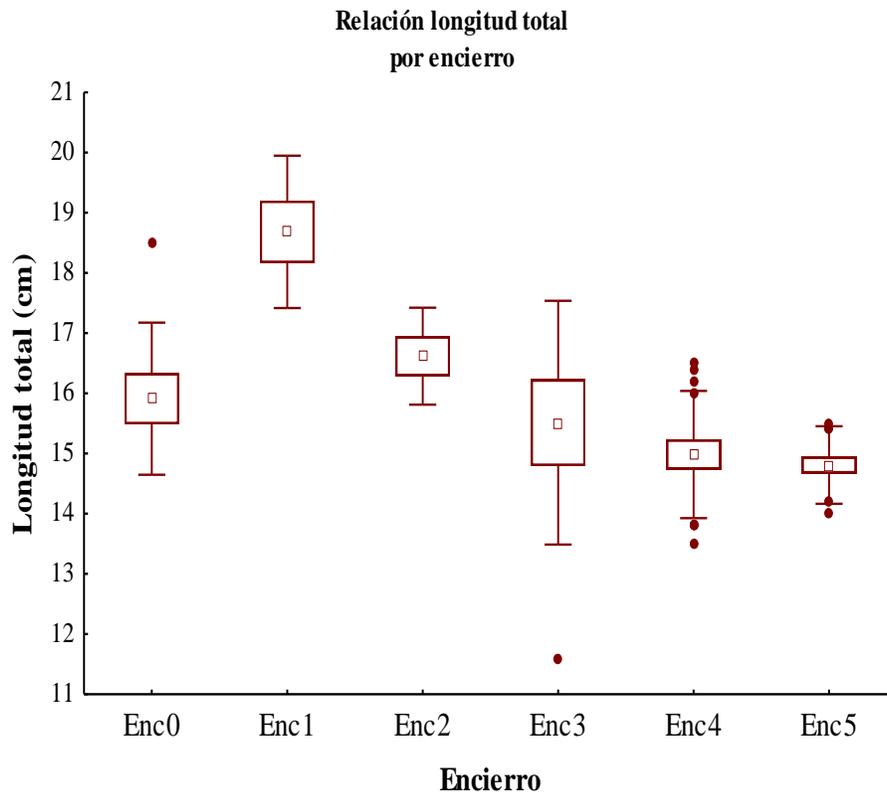


Figura 29. Distribución de la longitud total de los axolotes de cada encierro al término de la primera repetición fase II, donde el número de axolotes encontrados en cada encierro fue Enc0= 9, Enc1=6, Enc2= 6, Enc3=8, Enc4= 18 y Enc5= 22.

En la segunda repetición, los resultados obtenidos indicaron que en etapa adulta el crecimiento de los axolotes se ajusta a un modelo de crecimiento logístico por peso ($R= 0.41$, e.e.= 0.008). El análisis de la tasa de crecimiento individual independiente de la talla de los axolotes, mostró que no existen diferencias significativas ($P= 0.33$) entre el aumento en longitud de los individuos de cada encierro (Fig. 30a). En cambio, cuando se analizó si había diferencias entre machos y hembras en el total de la población (de todos los encierros), se encontró una diferencia significativa ($P= 0.43$) en la tasa de crecimiento, siendo mayor en las hembras, quienes además alcanzaron longitudes totales mayores que los machos (Fig. 30b).

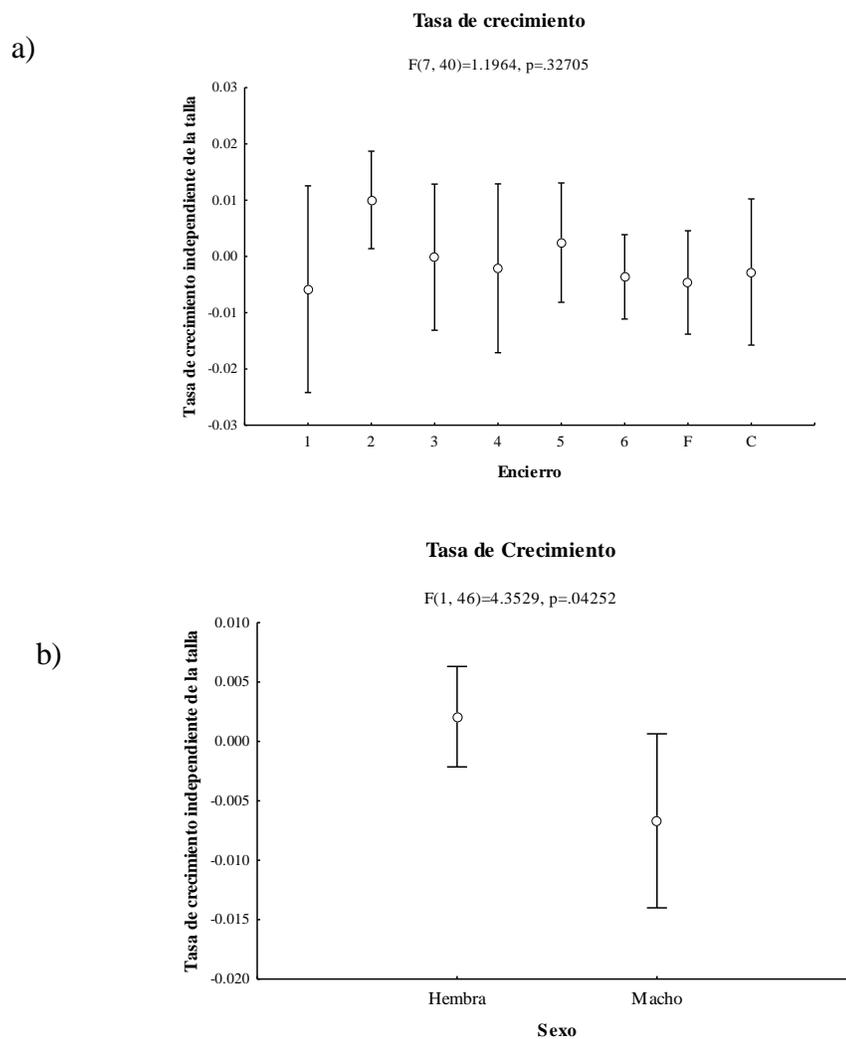


Figura 30. Tasa de crecimiento independiente de la talla. a) por encierro y b) por sexo. El número de axolotes encontrados en cada encierro fue Enc1= 2, Enc2=9, Enc3= 4, Enc4=3, Enc5= 6, Enc6= 12, EncF= 8, EncC=4.

5.2.3 Fase III: Fecundidad

Durante esta fase se encontraron características naturales que los refugios deben tener para promover la reproducción del axolote, tales como una alta diversidad de presas, refugio y plantas adecuadas para ovopositar. La mayoría de los huevos se encontraron en las raíces internas del *Myriophyllum aquaticum* formando racimos de hasta 70 huevos, mientras que se encontraron muy pocos en el sedimento del fondo de la jaula y otros pocos en la malla de las mismas. Todas las densidades experimentales registraron huevos al menos una vez, sin embargo no fue posible identificar cuáles fueron las parejas que produjeron las puestas. Por su parte, de las dos réplicas de la densidad de 2 org/m² sólo una produjo huevos (97 huevos/hembra) y de ésta, varios se encontraban ya eclosionados por lo que no se incluyó en el análisis. A partir del día que comenzó el experimento, los axolotes tardaron aproximadamente 20 días en adecuarse a las condiciones ambientales de Xochimilco y reproducirse. Los primeros grupos en poner huevos fueron las dos repeticiones con mayor densidad y fueron éstos los que pusieron más huevos en promedio por hembra, sin embargo no hubo diferencias significativas entre las densidades 4, 3 y 1 org/m² ($P < 0.21$) (Fig. 31).

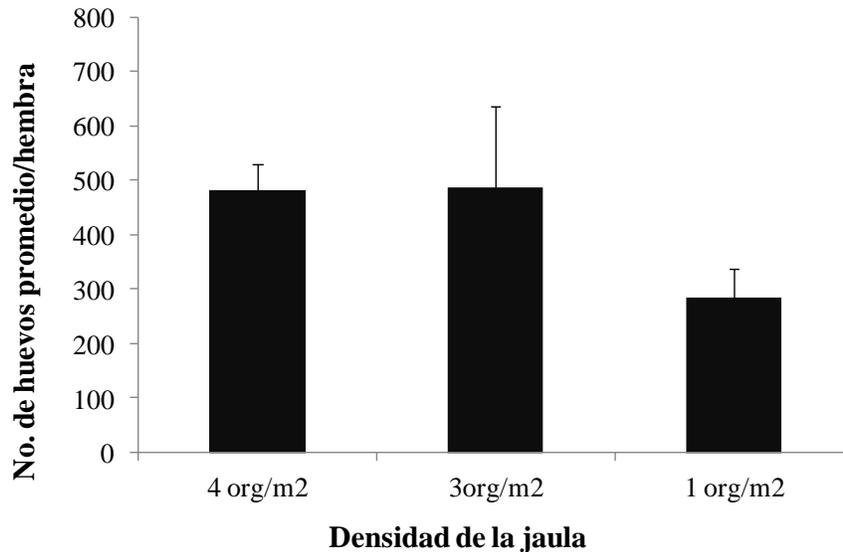


Figura 31. Fecundidad promedio con desviación estándar de hembras de cada densidad durante la fase III.

A su vez, no se observaron diferencias en el porcentaje de eclosión de los huevos provenientes de las distintas densidades (Fig. 32). El porcentaje de eclosión varió entre 60 y 64%. No se pudo

observar el porcentaje de eclosión de la densidad de un axolote por 3 org/m² debido a que los huevos se perdieron.

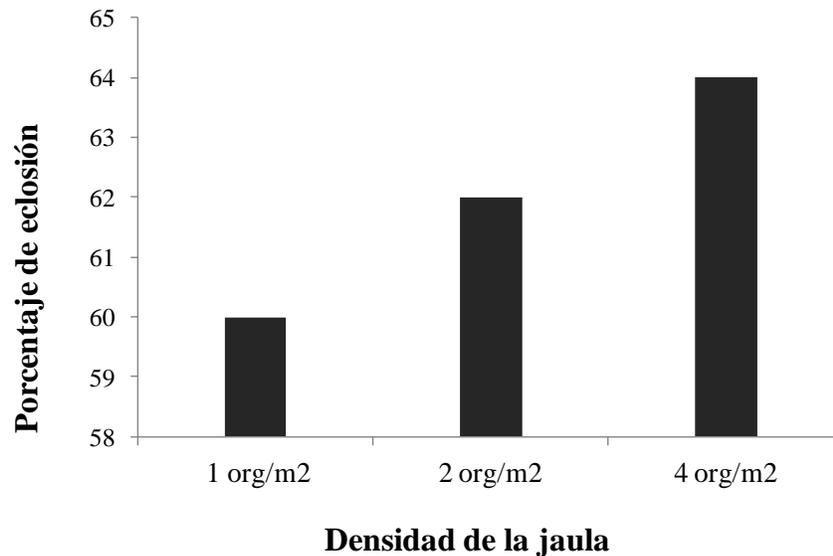


Figura 32. Porcentaje de eclosión del total de huevos de cada densidad durante la fase III.

6. Discusión

El sistema lacustre de Xochimilco ha sido modificado continuamente por el hombre desde hace 400 años. Actualmente, el humedal de Xochimilco tiene una mala calidad del agua perjudicando a la biota y limitando completamente su uso para riego. Si bien el aporte de aguas tratadas para su mantenimiento debería favorecer una homogeneidad en las propiedades fisicoquímicas de los suelos y agua del humedal, el sistema presenta una gran heterogeneidad espacial producto de la actividad biológica y entrada de materia orgánica a nivel local (Mercado *et al.*, 2000). Debido a esto, las diferencias locales entre los canales les confieren distinta disponibilidad de recursos tales como alimento y refugio. Por lo tanto, la capacidad de carga de un refugio dependerá de dos factores, la respuesta intrínseca de la población a los efectos de la capacidad de carga, y las características propias de cada refugio.

6.1 Efectos de la capacidad de carga en *Ambystoma mexicanum*

El ciclo de vida de los anfibios implica dos fases de desarrollo (larvaria y adulto) que involucran hábitats y requerimientos distintos como tipos de presas, refugio, humedad o temperatura ambiental, por lo que para cada una de ellas puede haber un efecto de la densidad poblacional diferente y por lo tanto, una capacidad de carga del sistema diferente. Diversos estudios muestran que el efecto de la capacidad de carga para larvas y juveniles tiene una influencia directa en la densidad poblacional de los organismos adultos (Fowler, 1981; Bervin, 1990; Canario *et al.*, 1998; Halpern *et al.*, 2005). Si bien el axolote *Ambystoma mexicanum* no sufre metamorfosis y en consecuencia no hay un cambio de hábitat entre las larvas y los adultos, sí existe una segregación espacial por etapa de desarrollo marcada por la utilización diferencial del recurso alimento. Las larvas de axolote nadan activamente para mantenerse suspendidas en la columna de agua o en la vegetación acuática y son depredadoras oportunistas fundamentalmente de zooplancton, mientras que los adultos presentan hábitos bentónicos y cazan activamente presas de mayor tamaño como peces, acociles e insectos acuáticos (Gilles y Lauder, 1994; Regester *et al.*, 2008).

Los resultados del presente estudio sugieren una relación inversa entre la supervivencia de las larvas y la densidad, patrón observado también en experimentos realizados con *Ambystoma opacum* y *A. talpoideum* (Scott, 1990; Semlitsch, 1987; Taylor y Scott, 1997). Esta mortalidad puede tener tres causas, por enfermedad (parasitaria o infecciosa), por depredación, y por competencia interespecífica por el alimento. En las mayores densidades no todos los individuos tendrán acceso al alimento y se presentará un rezago en su crecimiento, observándose una alta variación en las longitudes de los organismos, siendo mayor la variación en presencia de densidades grandes (Peacor y Pfister, 2006) como se observó en este trabajo. Asimismo, cuando el alimento y el espacio son limitados, los axolotes pueden presentar eventos de canibalismo incrementando la mortalidad (Wiley y Chivers, 2001). De acuerdo a esto, al presentarse más decesos en las jaulas con mayores densidades, no sólo disminuía el número de larvas de axolote y la competencia entre connespecíficos, sino que la poca disponibilidad de alimento para cada individuo se compensó con el canibalismo, y a su vez, conforme más se morían, las condiciones para los sobrevivientes mejoraban. De esta forma, la ganancia de peso respecto a la longitud total fue más alta en las mayores densidades. Sin embargo, las densidades menores presentaron un crecimiento mayor en su longitud total en relación al tiempo, factor también importante para aumentar la supervivencia puesto que en las larvas de anfibios, un crecimiento rápido reduce el riesgo de depredación al disminuir la diversidad de depredadores potenciales que pueden ingerir bocados grandes e incrementan el éxito de escape en caso de captura (Loman, 2004) disminuyendo la probabilidad de

depredación de los axolotes por insectos acuáticos como chinches y ninfas de libélulas o bien por acociles.

Por otra parte, en presencia de altas densidades los organismos pueden aumentar la producción de hormonas corticosteroides que están asociadas con el estrés, lo cual se puede traducir en una disminución en el crecimiento de las larvas, una depresión del sistema inmune de los organismos (Homan *et al.*, 2003; Carey, 1993) o bien, puede causar un efecto negativo en la actividad reproductiva de los adultos (Glennemeier y Denver, 2002). En los anfibios, el sistema inmune no está completamente desarrollado en la fase larvaria (Davis, 2009) y particularmente el axolote mexicano tiene un sistema inmune menos complejo que el típico presente en los otros grupos de vertebrados amniotas, nunca desarrollando un tipo de respuesta inmune madura (Charlemagne, 1979; Charlemagne y Tournefier, 1998). Por lo tanto, el estrés fomenta de enfermedades emergentes. Si bien durante el presente estudio se observaron eventos de parasitismo, los organismos fueron medicados inmediatamente por lo que no se observó un efecto directo y negativo en la supervivencia. Respecto a la fecundidad, este estudio no mostró una influencia de la densidad sobre la tasa de fecundidad, lo cual puede tener dos explicaciones: 1) Los anfibios terrestres son animales solitarios que en época reproductiva confluyen en charcas temporales o permanentes para aparearse, por lo que la fecundidad no está dada por el número de individuos que busquen reproducirse en el mismo sitio, sino por el tamaño y la edad reproductiva de la hembra, siendo que entre más grandes en edad y talla, la fecundidad será mayor (Shine, 1979; Semlitsch, 1985; Lewin, 1988; Prado y Haddad, 2005). Se ha registrado que especies de salamandras no paedomórficas presentan esta conducta para aparearse, pero estudios en *A. maculatum* han mostrado que los niveles hormonales de corticosterona y testosterona no cambian significativamente con la densidad, por lo que en los estanques más concurridos no hay un efecto negativo en la reproducción y la fecundidad (Cooperman *et al.*, 2004). 2) se sabe que los efectos densodependientes en etapas tempranas de desarrollo (larvas) pueden tener influencia en etapas tardías como la reproductiva (Altwegg, 2003). En este estudio, para analizar el efecto densodependiente en la fecundidad, se utilizaron ejemplares adultos crecidos en laboratorio y sin limitantes de espacio y comida, haciendo probable que si hubiese algún efecto, éste se haya enmascarado. Por lo tanto, para descartar ambas posibilidades, sería necesario seguir por más tiempo el ciclo de vida de las larvas crecidas en diferentes densidades y evaluar los efectos en la etapa reproductiva de dichos organismos. Si bien no hubo una relación densodependiente con el número de huevos puestos por hembra, las observaciones de campo de las larvas sobrevivientes en la etapa de fecundidad, crecidas en su hábitat natural y sin restricciones de espacio y alimento, mostraron un marcado desarrollo gonadal a los cuatro meses, dando indicios

que la densidad puede tener una influencia negativa en la maduración de los individuos de *A. mexicanum*, efecto observado también en otros anfibios (Hellriegel, 2000).

Los resultados obtenidos muestran que es fundamental considerar la capacidad de carga de los refugios para axolotes durante los primeros meses de vida de dichos organismos y así asegurar la mayor supervivencia posible y tener una población de adultos saludable y reproductiva. De acuerdo a lo anterior, los datos sugieren que la densidad ideal para no sobrepasar la capacidad de carga de las larvas y por lo tanto, no observar efectos negativos en las tasas vitales de los individuos (supervivencia y fecundidad), debe oscilar alrededor de 1 organismo por 6 litros, considerando larvas con una longitud total promedio de 8 cm. Para el caso de los adultos, aunque no se observó una mortalidad y fecundidad relacionada con la densidad, el movimiento que presentaron los ejemplares entre encierros nos sugiere que si la densidad es alta, los individuos se moverán hacia menores densidades, donde la competencia es menor y por lo tanto, la disponibilidad de recursos es mayor y así fue en esos casos donde los axolotes presentaron pesos más altos. De acuerdo a esto, tomando en cuenta la movilidad de los axolotes en ambas repeticiones se sugiere una capacidad de carga para adultos no mayor a 3 organismos/m², puesto que no se encontró en los encierros mayor densidad que ésta. A pesar de esto, se sugiere considerar como una densidad ideal 1 organismo/m² ya que fue en las densidades menores donde aumentaron más de peso.

6.2 Propiedades de los refugios

Los valores fisicoquímicos observados mostraron una estacionalidad definida coincidente con trabajos previos realizados (Tovar-Garza, 2014) en otras zonas del sistema lacustre, aspecto importante en términos de funcionalidad de dichos refugios debido a que los procesos biológicos de los organismos acuáticos tales como la reproducción y el metabolismo, se encuentran fuertemente ligados a las fluctuaciones ambientales generadas por el cambio de estaciones (Martínez, 1998). En este aspecto, los cambios en la temperatura y pH tienen un papel importante en el ciclo de vida del axolote y sus presas, pues son el principal promotor del inicio y término de su temporada reproductiva y pueden tener un efecto en la supervivencia de los embriones (Werner, 1969; Wittier, y Crews, 1987; Horne y Dunson, 1994; Blaustein *et al.*, 2001; Olvera-Blanco, 2009)

Por su parte, la conductividad se encuentra estrechamente relacionada con los niveles de iones disueltos en el agua. Así, los valores registrados mostraron un patrón estacional, siendo considerablemente mayores en época de lluvias, temporada en la que se incrementa el arrastre de compuestos carbonatados y materia de los suelos de Xochimilco (Aguirre y Estevez, 1992; Mazari-Hiriart, *et al.*, 2008; Sandoval, 2008; Flores-Ramírez, 2009). Asimismo, los niveles de

conductividad del agua también pueden aumentar por la lixiviación de fertilizantes en las zonas chinamperas (Ramos-Bello *et al.*, 2001), por lo cual los refugios utilizados dentro de la chinampa presentaron valores más altos en ambas temporadas que el refugio utilizado en la zona turística/con chinampas abandonadas. Además, el lavado de los suelos durante las lluvias puede modificar drásticamente los niveles de pH del agua, afectando la actividad fotosintética del fitoplancton (Arcos-Ramos *et al.*, 1995) y por consiguiente, toda la cadena alimenticia del sistema. Durante el periodo de experimentación, el pH de los refugios se mantuvo oscilante entre 7 y 9, lo cual indica que el sistema presenta una alcalinidad alta (Wurst y Durborow, 1992).

A su vez, la abundancia del zooplancton está ligada a la dinámica poblacional del fitoplancton, cuyas variaciones pueden responder al aumento de la temperatura y a la cantidad de radiación solar que incide en la columna de agua (Naselli-Flores *et al.*, 2000). En los tres refugios se observó una alta abundancia de zooplancton durante la época de secas, con picos entre diciembre y marzo, lo cual coincide con la temporada reproductiva del axolote y por tanto, lo beneficia directamente al proveer suficiente alimento para las crías. Sumado a esto, las altas abundancias de zooplancton dentro del refugio permiten el flujo de energía en la cadena alimenticia, ya que el metazooplancton es un eslabón entre los productores primarios y los grandes consumidores (Jürgens y Jeppesen, 2000), dando indicios de que los refugios son sistemas productivos. Además, la composición del zooplancton en la columna de agua puede ayudar a mejorar las propiedades físicas del sistema. En cuerpos de agua poco profundos se favorece que la acción del viento mezcle la columna de agua e impida la limitación de nutrientes, propiciando el crecimiento de especies de algas con bajas tasas de sedimentación y altas tasas de crecimiento, que pueden llegar a saturar la superficie del agua (Sheffer, 1998). Los grandes herbívoros como *Daphnia sp.* y *Moina sp.* suelen estar presentes en las aguas de Xochimilco (Chaparro-Herrera *et al.*, 2013) y su alta abundancia no sólo propicia un incremento en la exportación de fósforo al sedimento, sino que al ser organismos filtradores aumentan la transparencia del sistema (aumentan la capa fótica) y reducen de manera efectiva la biomasa de las algas de crecimiento rápido (Wright y Shapiro, 1984). Por otra parte, la abundancia de grandes cladóceros puede ayudar a controlar la aparición de la quitridiomycosis en los axolotes sembrados, uno de los principales causantes del declive mundial de las poblaciones de anfibios, ya que el cladóceros al filtrar ingiere las zoosporas del hongo cuando se encuentran en el medio (Buck *et al.*, 2011).

El contraste en la abundancia de zooplancton entre los refugios y los canales externos, indica que la biomasa de los peces introducidos (carpa y tilapia) en los canales de Xochimilco es tan alta que fragmenta la cadena trófica. Estos peces no sólo alteran el ecosistema a nivel físico resuspendiendo

sólidos y erosionando el suelo de las chinampas, sino también tienen un fuerte impacto en la dinámica ecológica de los canales, principalmente limitando la cantidad de recursos alimenticios disponibles para las demás especies de depredadores como los charales, axolotes y acociles, reduciendo la biomasa total del zooplancton (Lougheed *et al.*, 1998; Martin *et al.*, 2010; Zambrano *et al.*, 2010). Dentro de los refugios no sólo existe una mayor cantidad de zooplancton, sino que también se observa mayor diversidad de especies de macroinvertebrados (insectos acuáticos y crustáceos) (Zambrano *et al.*, 2012), presas potenciales del axolote, lo cual demuestra que los refugios son efectivos como herramienta para la rehabilitación del sistema lacustre, mejorando las condiciones físicas, químicas y biológicas del agua con el hecho de eliminar a las especies de peces introducidas.

El éxito de los refugios como estrategia de conservación debe implicar el establecimiento de las poblaciones nativas de Xochimilco. Para esto, no basta con que posean una mejor calidad del agua, sino deben conservar las características propias del humedal. Por tanto, para que los refugios funcionen exitosamente es fundamental crear planes de manejo que contemplen desde su construcción adecuada tomando en cuenta flujo del agua, profundidad y anchura suficientes, hasta proveer heterogeneidad espacial para fomentar la presencia de una diversidad alta de especies. Además, para que el axolote sobreviva en los refugios necesita de sus presas esenciales y a su vez, éstas necesitan requerimientos básicos. En especial, los charales son peces muy sensibles a las condiciones ambientales, requieren aguas templadas con alta oxigenación y con una profundidad mayor a un metro (Olvera-Blanco *et al.*, 2009), características que los refugios deberán asegurarles.

De acuerdo a lo anterior, el refugio que mejor funcionó fue el ubicado en la zona turística del Canal de Cuernavaca, pues además de no presentar diferencias fisicoquímicas respecto al canal externo que lo abastecía de agua, registró altos niveles de oxígeno disuelto a causa de la conjunción de la oxigenación manual por medio de las bombas de agua y de la fuerte influencia del viento en su superficie, ya que durante las tardes cuando la temperatura desciende la zona registra una importante acción eólica. Además, gracias a su amplia superficie se pudo sembrar una mayor cantidad y diversidad de plantas acuáticas dentro de este refugio (paragüita, cola de zorro, lentejilla, tule, shacaltule, elodea) lo que no sólo contribuyó a aumentar la transparencia, mantener la conductividad baja y mejorar la calidad del agua al retener sólidos disueltos (Meerhoff y Mazzeo, 2004; Miretzky *et al.*, 2004), sino que fungieron como amplios lugares de crianza para peces e invertebrados, aumentando su abundancia y sugiriendo un aumento de la productividad de los refugios. Por su parte, los refugios de la chinampa presentaron valores de oxígeno disuelto y temperatura más altos fuera de ellos, probablemente a causa de las diferencias morfológicas de cada

uno de los canales monitoreados. El canal externo tiene un ancho hasta tres veces mayor que el del refugio, por lo que aunque hay vegetación circundante, la sombra que ésta genera no alcanza a cubrir todo el canal, provocando que el periodo y la intensidad de radiación solar sean mayores que la recibida dentro de los refugios y por lo tanto, que la temperatura sea mayor. En cuanto a la oxigenación del agua, los refugios son muy estrechos y sus paredes muy altas, por lo que la acción eólica sobre la superficie del agua es muy limitada, impidiendo su circulación. A su vez, el estancamiento del agua dentro de los refugios puede incrementar la concentración de sales por evaporación y así elevar los valores de conductividad del agua, situación que se observó dentro del refugio. Sumado a esto, los aportes adicionales al agua de materia orgánica y fertilizantes producto de la actividad chinampera hicieron los refugios más susceptibles a cambios drásticos en sus propiedades que causaran desequilibrios biológicos como el crecimiento algal y el agotamiento de oxígeno disuelto, lo cual disminuye la calidad del agua del refugio y puede verse reflejado en una disminución en la abundancia de alimento disponible para el axolote y las presas de las que él depende.

La asociación refugio-chinampa podría ser una alternativa viable para la recuperación del hábitat de las especies nativas si se logran minimizar los riesgos de contaminación del agua por agentes agrícolas y si sus dimensiones son las adecuadas para permitir la circulación vertical y horizontal del agua, así como el establecimiento de flora y fauna benéfica para sustentar las poblaciones de axolotes. Los refugios han demostrado proveer un hábitat estable en donde se reduce el efecto de los agentes causantes que merman las poblaciones de axolotes en Xochimilco. En principio, los habitantes locales son los que mejor conocen su ambiente y viven diariamente los problemas que lo aquejan e involucrarlos en la rehabilitación del hábitat del axolote asegura que los programas de conservación tengan permanencia a largo plazo. Por medio de los refugios los chinamperos obtienen una mejor calidad de agua para el riego de sus cultivos y sus productos pueden ofrecer un valor agregado. No obstante, los costos de mano de obra y tiempo originados por el mantenimiento de los refugios deben ser considerados, probablemente siendo más efectivo crear zonas que involucren no sólo los apantles sino los mismos acalotes (canales primarios) que los irrigan, rehabilitando la salud de toda una zona y disminuyendo los costos individuales para cada chinampero, propuesta que se tendría que evaluar en un futuro.

Los refugios deben verse como una herramienta de restauración del humedal de Xochimilco, instrumento capaz de recuperar la dinámica y las condiciones físicas, químicas y biológicas del sistema, beneficiando tanto al sector biológico como al sector social. No obstante, como cualquier sistema poseen una capacidad de carga que debe determinarse para asegurar su eficiencia en el

restablecimiento de las poblaciones de axolotes y las especies asociadas. Típicamente los anfibios presentan poblaciones cerradas por lo que el reclutamiento de la población está dado por los adultos locales (Halpern *et al.*, 2005). En particular, el axolote es una especie con esperanza de vida corta en estado silvestre, rara vez superando los seis años de vida y presentan una alta mortalidad larvaria por lo que el incremento del tamaño poblacional depende fuertemente de la supervivencia de los organismos juveniles (Zambrano *et al.*, 2007). No se tiene conocimiento del rango de dispersión de las crías de *Ambystoma mexicanum* pero debido a que la densidad tiene un efecto negativo en su supervivencia y posible madurez, es de esperarse que en un ambiente natural, las crías tenderán a separarse disminuyendo la presión por competencia, por lo que los esfuerzos de conservación de la especie deben enfocarse en garantizar un apropiado hábitat con suficientes recursos para las larvas (refugio y alimento) e impedir que el número de éstas alcance su capacidad de carga, asegurando así un reclutamiento poblacional que mantenga la persistencia de la especie en el ecosistema. Por tanto, los refugios no deben proyectarse como zonas de reintroducción masiva de axolotes y mucho menos como una alternativa económica explotable, en donde se pueden cultivar de manera indiscriminada y extensiva las especies nativas como el axolote, sin medidas que protejan la variabilidad genética de la especie y la ocurrencia de enfermedades emergentes.

7. Conclusiones

- Se sugiere que la capacidad de carga de los refugios no rebase los 3 axolotes/m².
- Los refugios se comportan como sistemas homogéneos y funcionan como herramienta de rehabilitación del hábitat para las especies nativas de Xochimilco, proporcionando las condiciones fisicoquímicas adecuadas para su establecimiento y reproducción.
- Los refugios presentan gran cantidad de zooplancton ayudando al restablecimiento de la cadena trófica.
- Existe una relación inversa entre la densidad y el aumento en talla y peso. A menores densidades las larvas de axolote crecen más rápido en longitud y presentan pesos mayores.
- Existe una relación inversa entre la densidad y la supervivencia de las larvas de axolote.
- No existió una relación entre la densidad y la fecundidad.

8. Referencias bibliográficas:

- Aguirre, M.L. y J., Estevez. 1992. Estudio edafológico del Parque Natural de Xochimilco. Departamento de suelos y aguas del Parque Ecológico de Xochimilco. Pp. 12.
- Altwegg, R. 2003. Multistage density dependence in an amphibian. *Oecologia*. 136: 46-50.
- Armstrong, J; S., Duhon y G., Malacinski. 1989. Raising the axolotl in captivity *In* Armstrong, J. y G, Malacinski (eds). *Developmental biology of the axolotl*. Oxford University Press. EUA.
- Arcos-Ramos y col. 1995. Evaluación de la calidad del agua de los canales chinamperos de Xochimilco, posibles alternativas de usos y tratamiento. *Memorias. II Seminario Internacional de Investigación de Investigadores de Xochimilco*. Pp 76-82.
- Ayala, C. 2012. Selección de microhabitat de *Ambystoma mexicanum* en los refugios construidos para su conservación. Tesis profesional de maestría. Instituto de Biología, UNAM.
- Beebee, T.J.C. y R.A., Griffiths. 2005. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biol. Conserv.* 125: 217-285.
- Begon, M; C.R., Townsend y J.L., Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing. Pp. 738.
- Belden, L.K; M.J., Rubbo; J.C., Wingfield y J.M., Kiesecker. 2007. Searching for the physiological mechanism of density dependence: Does corticosterone regulate tadpole responses to density? *Physiol. Biochem. Zool.* 80(4): 444-451.
- Bervin, K.A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology*. 71: 1599-1601.
- Blaustein, A; L.K., Belden; D.H., Olson; D.M., Green; T.L., Root y J. M. Kiesecker. 2001. Amphibian breeding and climate change. *Conserv. Biol.* 15(6): 1804-1809.
- Brandon, R. A. 1989. Natural history of the axolotl and its relationship to other ambystomatid salamanders. *In* Armstrong, J. B. y G. M. Malacinski. *Developmental biology of the axolotl*. Oxford Univ. Press. EUA. 13-24.
- Buck, J.C; L., Truong y A.R., Blaustein. 2011. Predation by zooplankton on *Batrachochytrium dendrobatidis*: biological control of the deadly amphibian chytrid fungus?. *Biodivers. Conserv.* 20: 3549-3553.
- Canario, A.V.M; J., Condeca y D.M., Power. 1998. The effect of stocking density on growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Aquat. Res.* 29: 177-181.
- Caraballo, C. e Y., Correa. 2006. Introducción: Xochimilco, mucho más que canales y trajineras *In* UNESCO. *Xochimilco: un proceso de gestión participativa*. México. Pp 26-34.
- Carey, C. 1993. Hypothesis concerning the causes of the disappearance of boreal toads from the mountains of Colorado. *Conserv. Biol.* 7(2): 355-362.
- Chaparro-Herrera, D. 2007. Biología de la alimentación de *Ambystoma mexicanum*: implicaciones para su conservación. Tesis de maestría. UNAM. Pp. 118.

- Chaparro-Herrera, D; S., Nandini y S.S.S., Sarma. 2013. Effect of water quality on the feeding ecology of axolotl *Ambystoma mexicanum*. *J. Limnol.* 72(3): 555-563.
- Charlemagne, J. 1979. Thymus independent antihorse erythrocyte antibody response and suppressor T cells in the Mexican axolotl (Amphibia. Urodela, *Ambystoma mexicanum*). *Immunol.* 36: 643-648.
- Charlemagne, J. y A., Tournefier. 1998. Immunology of amphibians *In* Pastoret, P.P; P., Griebel; H., Bazin y A., Govaerts. *Handbook of vertebrate immunology.* Academy Press, San Diego. EUA. 63-72.
- Collins, J y A., Storfer. 2003. Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Divers. Distrib.* 9: 89-98.
- Cooperman, M.D; J.M., Reed y L.M., Romero. 2004. The effects of terrestrial and breeding densities on corticosterone and testosterone levels in spotted salamanders, *Ambystoma maculatum*. *Can. J. Zoo.* 82: 1795-1803.
- CONABIO. 2008. Capital Natural de México. Vol 1. Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.
- CONABIO. 2011. Fichas de especies prioritarias. Ajolote mexicano (*Ambystoma mexicanum*).
- Contreras, V; E., Martínez-Meyer; E., Valiente y L., Zambrano. 2009. Recent decline and potencial distribution in the last remnant area of the microendemic Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Biol. Conserv.* 142 (12): 2881-2885.
- Davis, A.K. 2009. Metamorphosis-related changes in leukocyte profiles of larval bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Comp. Clin. Path.* 18: 181-186.
- Diario Oficial de la Federación. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. SEMARNAT. México.
- Delhalle, J.C. y A., Luyks. 1996. Les compagnons de l'enfer. Xolotl et le dieu du zéro. *Revue de l'histoire des religions.* 213(3): 301-319.
- Dunham, A. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology.* 59(4): 770-778.
- Espinosa, A. C. y M., Mazari-Hiriart. 2006. Xochimilco, un proceso de gestión participativa. Capítulo 11. UNESCO, Gobierno del Distrito Federal (GDF). México DF.
- Fishman, M. 1997. Density effects in population growth: an exploration. *BioSystems.* 40: 219-236.
- Flores-Villela, O. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Flores-Villela, O. y L., Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zool. Mex.* 20:115-144.

- Flores-Ramírez, G. 2009. Análisis preliminar de algunos factores fisicoquímicos indicadores de la calidad del agua en Xochimilco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. Pp.92.
- Freeland, W.J. y D. Choquenot. 1990. Determinants of herbivore carrying capacity: plants, nutrients, and *Equus asinus* in Northern Australia. *Ecology*. 71(2): 589-597.
- Fritz, H. y P., Duncan. 1994. On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 256: 77-82.
- Foley, P. 1994. Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying capacity. *Conserv. Biol.* 8(1): 124-137.
- Fowler, C. 1981. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology*. 62(3): 602-610.
- Frías-Álvarez, P; J.J., Zúñiga y O., Flores-Villela. 2010. A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodivers. Conserv.* 19: 3699- 3742.
- Gaceta Oficial del Distrito Federal. 2006. Programa de Manejo del Área Natural Protegida Con Carácter de Zona de Conservación Ecológica “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco”. México, D.F. Pp. 41.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática Köppen. 4ª edición. Larios. México.
- García-Berthou, E. 2007. The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *J. Fish Biol.* 71: 33–55.
- Gillis, G.B. y G.V., Lauder. 1994. Aquatic prey transport and the comparative kinematics of *Ambystoma tigrinum* feeding behaviors. *J. Exp. Biol.* 187: 159-179.
- Glennemeier, K.A. y R.J., Denver. 2002. Developmental changes in interrenal responsiveness in anuran amphibians. *Integr. Comp. Biol.* 42: 565-573.
- Gressens, J. 2004. An introduction to the Mexican Axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Lab. Animal.* 33 (9): 41-47.
- Graue, V. 1998. Estudio demográfico y genético de la población del anfibio *Ambystoma mexicanum* en el lago de Xochimilco. Tesis de doctorado. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. Pp 108.
- Godoy, A. 2009. Introducción al análisis de supervivencia con R. Tesis de Licenciatura. Actuaría. Facultad de Ciencias, UNAM. Pp. 129.
- Halpern, B; S.D., Gaines y R.R., Warner. 2005. Habitat size, recruitment, and longevity as factors limiting population size in stage-structured species. *Am. Nat.* 165(1): 82-94.
- Harper, E. y R.D., Semlitsch. 2007. Density dependence in the terrestrial life history stage of two anurans. *Popul. Ecol.* 153: 879- 889.

- Harrington, D.P. y T.R., Fleming. 1982. A class of rank test procedures for censored survival data. *Biometrika*. 69: 553-556.
- Hellriegel, B. 2000. Single or multistage regulation in complex life cycles: does it make a difference? *Oikos*. 88: 239- 249.
- Homan, R.N; J.V., Regosin; D.M., Rodrigues; J.M., Reed; B.S., Windmiller y L.M., Romero. 2003. Impacts of varying habitat quality on the physiological stress of spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*). *Anim. Conserv.* 6: 11-18.
- Horne, M.T. y W.A., Dunson. 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. Con. Tox.* 27(3): 323-330.
- Husté, A. y T., Bouliner. 2007. Determinants of local extinction and turnover rates in urban bird communities. *Ecol. App.* 17: 168-180.
- Jürgens, K. y E., Jeppesen. 2000. The impact of metazooplankton on the structure of the microbial food web in a shallow, hypertrophic lake. *J. Plankton Res.* 22: 1047-1070.
- Lewin, R. 1988. Why is the world full of large females?. *Science*. 240(4854): 884.
- Loman, J. 2004. Density regulation in tadpoles of *Rana temporaria*: a full pond field experiment. *Ecology*. 85(6): 1611-1618.
- Lougheed, V.L; B., Crosbie y P., Chow-Fraser. Predictions on the effect of common carp (*Cyprinus carpio*) exclusion on water quality, zooplankton, and submergent macrophytes in Great Lakes wetland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1189-1997.
- Malacinsky, G. 1978. The Mexican Axolotl, *Ambystoma mexicanum*: Its biology and developmental genetics, and its autonomous cell-lethal genes. *Amer. Zool.* 18:195-206.
- Martínez, L. 2006. *Ecología de los sistemas acuícolas*. AGT Editor. México. Pp. 227.
- Martin, C. W; M.M., Valentine y J.F., Valentine. 2010. Competitive interactions between invasive Nile tilapia and native fish: the potential for altered trophic exchange and modification of food webs. *PLoS One* 5(12): e14395. doi:10.1371.
- Marzluff, J.M. 2005. Island biogeography for an urbanizing world: how extinction and colonization may determine biological diversity in human-dominated landscapes. *Urban Ecosyst.* 8: 157-177.
- Mazari-Hiriart, M; S., Ponce-de-León; Y., López-Vidal; P., Islas-Macías; R.I., Amieva-Fernández y F., Quiñones-Falconi. 2008. Microbiological implications of periurban agriculture and water reuse in Mexico. *PLoS One. City.* 3(5): e2305.
- Mercado, I; N., García-Calderón; A.I., Ibañez y F, Martin. 2000. Composition of soil lipids in two chinampas agroecosystems from Xochimilco and Tlahuac Municipalities, Mexico. *Commun. Soil. Sci. Plant. Anal.* 31(7y8): 1003-1016.

- Meerhoff, M. y N., Nazzeo. 2004. Importancia de las libres plantas flotantes de gran aporte en la conservación y rehabilitación de lagos someros de Sudamérica. *Ecosistemas*. 266/2: 377-391.
- Mena, H. y E., Servín. 2014. Manual básico para el cuidado en cautiverio del axolote de Xochimilco (*Ambystoma mexicanum*). Instituto de Biología, UNAM. (*en prensa*)
- Mena, H. y K., Montes de Oca. 2014. Manual de procedimientos para el manejo y mantenimiento de la colonia de axolotes del Laboratorio de Restauración Ecológica. Instituto de Biología, UNAM. (*en prensa*)
- Miretzky, P; A., Saralegui y C.A., Fernández. 2004. Aquatic macrophytes potential for the simultaneous removal of heavy metals. *Chemosphere*. 57: 947-1005.
- Monaghan, J. R., Walker, J. A., Page, R. B., Putta, S., Beachy, C. K. and Voss, S. R. (2007), Early gene expression during natural spinal cord regeneration in the salamander *Ambystoma mexicanum*. *J. Neurochem*. 101: 27–40. doi: 10.1111/j.1471-4159.2006.04344.x.
- Naselli-Flores, L. y R., Barone. 2000. Phytoplankton dynamics and structure: a comparative analysis in natural and man – made water bodies of different trophic state. *Hydrobiologia*. 438: 65-74.
- Neff, A.N; A.E., Dent y J.B., Armstrong. 1996. Heart development and regeneration in urodeles. *Int. J. Dev. Biol*. 40: 719-725.
- Nevers, M.B. y R.L., Whitman. 2013. Lake Monitoring Field Manual. U.S. Geological Service. EUA. Pp. 92.
- IUCN. 2008. Lista roja de especies amenazadas disponible en www.iucnredlist.org
- INECOL. 2002. Informe Final. Programa rector de restauración ecológica área natural protegida zona sujeta a Conservación ecológica “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco”. México.
- INEGI. 2006. Cuaderno estadístico de la delegación Xochimilco, Distrito Federal.
- Olvera-Blanco, Y.M; J.L., Gómez-Márquez; B., Peña-Mendoza; M.T., Gaspar-Dillanes y C., Pérez. 2009. Reproductive biology of *Menidia jordani* (Atheriniformes: Atherinopsidae) in Xochimilco Lake, Mexico. *Ciencia Pesquera*. 17(2): 65-75.
- Onofre, S. 2005. The floating gardens in México Xochimilco, World heritage risk site. *City and Time*. 1(3): 5-47.
- Opsahl, S; S.W., Golladay; L.L., Smith y S.E., Allums. 2010. Resource – consumer relationship and baseline stable isotopic signatures of food webs in isolated wetlands. *Wetlands*. 30: 1213 - 1224.
- Peacor, S.D. y C.A., Pfister. 2006. Experimental and model analyses of the effects of competition on individual size variation in the wood frog (*Rana sylvatica*) tadpoles. *J. Anim. Ecol*. 75: 990 – 999.

- Piatt, J. 1955. Regeneration of the spinal cord in salamander. *J. Exp. Zool.* 129: 177-207.
- Pounds, J.A; M.R., Bustamante; L.A., Coloma; J.A., Consuegra; M.P.L., Fodgen; P.N., Foster; E., La Marca; K.L., Masters; A., Merino-Viteri; R., Puschendorf; S.R., Ron; G.A., Sánchez-Azofeifa; C.J., Still y B.E., Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature.* 439: 161-167.
- Prado, C. y C., Haddad. 2005. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the pantanal, south-western Brazil. *Herpetol. J.* 15: 181-189.
- Pushendorf, R; A.C., Carnaval; J., VanDerWal; H., Zumbado-Ulate; G., Chaves; F., Bolaños y R.A., Alford. 2009. Distribution models for the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* n Costa Rica: proposing climate refuges as a conservation tool. *Divers. Distrib.* 15: 401-408.
- Ramos-Bello, R; L., Cajuste; D., Flores-Román y N., García-Calderón. 2001. Metales pesados, sales y sodio en suelos de chinampa México. *Agrociencia.* 3 (5): 385- 395.
- Ramsar. 2004. Ficha informativa de los humedales Zona Lacustre “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco”. Convención sobre los Humedales.
- Regester, K.J; M.R., Whiles, y K.R., Lips. 2008. Variation in the trophic basis of production and energy flow associated with emergence of larval salamander assemblages from forest ponds. *Freshwater Biol.* 53: 1754-1767.
- Robles-Mendoza, C; C., García-Basilio; S., Cram-Heydrich; M., Hernández-Quiroz y C., Vanegas-Pérez. 2009. Organophosphorus pesticides effect on early stages of the axolotl *Ambystoma mexicanum* (Amphibia: Caudata). *Chemosphere.* 74(5): 703-710.
- Rodríguez, P. y H., Arita. 2005. La diversidad beta como un elemento integrador de distintos patrones macroecológicos *In* Halffter, G; J, Soberón; P, Koleff y A, Melic. *Sobre la diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías tercer milenio. Vol.4. 41-52.
- Rojas-Rabiela, T. 1991. Ecological and Agricultural Changes in the Chinampas of Xochimilco-Chalco. *In* Harvey, H.R. *Land and Politics in the Valley of Mexico.* ed. University of New Mexico Press. EUA. Pp. 275-290.
- Recuero, E; J, Cruzado-Cortés; G, Parra-Olea y K.R, Zamudio. 2010. Urban aquatic habitats and conservation of highly endangered species: the case of *Ambystoma mexicanum* (Caudata: Ambystomatidae). *Ann. Zool. Fennici.* 47: 223-238.
- Ricciardi, A; R.J., Neves y J.B., Rasmussen. 1999. Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conserv. Biol.* **13**: 1–3.
- Sandoval, J. 2008. Evaluación de la calidad del agua en los canales de Xochimilco para su recuperación ecológica. Tesis de maestría. Instituto de Ecología, UNAM. Pp. 96.
- Saunders, D.L; J.J., Mecuwig y A.C.J., Vincent. 2002. Freshwater Protected Areas: strategies for conservation. *Conserv. Biol.* 16(1): 30-41.

- Scott, D.E. 1990. Effects of larval density in *Ambystoma opacum*: an experiment in large-scale field enclosures. *Ecology*. 71(1): 296-306.
- Scott, D.E. 1994. The effect of larval density on adult demographic traits in *Ambystoma opacum*. *Ecology*. 75(5): 1383-1396.
- Semlitsch, R. 1985. Reproductive strategy of a facultatively paedomorphic salamander *Ambystoma talpoideum*. *Oecologia*. 65: 305-313.
- Semlitsch, R. 1987. Density-dependent growth and fecundity in the paedomorphic salamander *Ambystoma talpoideum*. *Ecology*. 64 (4): 1003-1008.
- Semlitsch, R. 2002. Critical elements for biologically based recovery plans of aquatic-breeding amphibians. *Conserv. Biol.* 16 (3): 619-629.
- Shaffer, H. 1989. Natural history, ecology and evolution of the Mexican axolotls. *Axolotl Newsletter*, Indiana University. EUA. 18: 5-11.
- Shaffer, B. 1993. Phylogenetics of Model Organisms: the laboratory axolotl, *Ambystoma mexicanum*. *Syst. Biol.* 42 (4): 508- 522.
- Shaffer, B. y M., McKnight. 1996. The polytypic species revisited: genetic differentiation and molecular phylogenetics of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum* (Amphibia: Caudata) Complex. *Evolucion*. 50 (1): 417- 433.
- Sheffer, M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. Chapman & Hall. London. Pp. 357.
- Shine, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia. *Copeia*. 1979(2): 297-306.
- Skelton, P.H; J.A., Cambray; A., Lombard, y G.A., Benn. 1995. Patterns of distribution and conservation status of freshwater fishes in South Africa. *S. Afr. J. Ichthyol.* **30**:71–81.
- Smith, H. 1989a. Discovery of the axolotl and its early history in biological research *In* Armstrong, J y G, Malacinski. *Developmental Biology of the axolotl*. Oxford University Press. EUA. Pp 320.
- Smith, H. 1989b. The axolotl in its native habitat. *Axolotl Newsletter*. Indiana University, Axolotl Colony. 18: 12-16.
- Smith, S.C. 2000. Xolótl: god of monstrosities. *Clin. Genet.* 57: 176-177.
- Stuart S.N; M., Hoffmann; J.S., Chanson; N.A., Cox; R.J., Berridge; P., Ramani y B.E., Young. 2008. *Threatened amphibians of the world*. Ediciones Lynx. Barcelona.
- Suski, C.D. y S.J., Cooke. 2007. Conservation of aquatic resources through the use of freshwater protected areas: opportunities and challenges. *Biodivers. Conserv.* 16: 2015- 2029.
- Taylor, B.E. y D.E., Scott. 1997. Effects of larval density dependence on population dynamics of *Ambystoma opacum*. *Herpetologica*. 53(1): 132-145.

- Tovar-Garza, A. 2014. Determinación de la estructura trófica de refugios experimentales en Xochimilco, México. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Pp. 57.
- UNEP-WCMC. Electronic database disponible en <http://www.unep-wcmc.org/>
- Valiente, E. 2006. Efecto de las especies introducidas en Xochimilco para la rehabilitación del hábitat del ajolote (*Ambystoma mexicanum*). Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. Pp. 95.
- Valiente, E.; A., Tovar; H., González; D., Eslava-Sandoval y L., Zambrano. 2010. Creating refuges for the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Ecol. Rest.* 28(3): 257-259.
- Vander-Zander, M.J; T.E., Essington y Y., Vadeboncouer. 2005. Is pelagic top-down control in lakes augmented by benthic energy pathways? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 1422-1431.
- Voss, S.R. y H.B., Shaffer. 1997. Adaptive evolution via a major gene effect: paedomorphosis in the Mexican Axolotl. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* 94(14): 185-189.
- Werner, J.K. 1969. Temperature-photoperiod effects on spermatogenesis in the salamander *plethodon cinereus*. *Copeia.* 1969(3): 592-602.
- Wetzel, R. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems.* 3^{ra} edición. Academy Press. Pp. 1006.
- Whiteman, H.H. 1994. Evolution of facultative paedomorphosis in salamanders. *Q. Rev. Biol.* 69: 205-221.
- Wittier, J. M. y D., Crews. 1987. Seasonal reproduction: patterns and control In Norris, D. y R., Jones. *Hormones and reproduction in fishes, amphibians and reptiles.* ed. Springer. p. 385-409.
- Wildy, E. y D.P., Chivers. 2001. The effects of food level and conspecific density on biting and cannibalism in larval long-toed salamanders, *Ambystoma macrodactylum*. *Oecologia.* 128: 202-209.
- Wolter, C; J., Minow; A., Vilcinskis y U.A., Grosh. 2000. Long-term effects of human influence on fish community structure and fisheries in Berlin waters: an urban water system. *Fisheries Manag. Ecol.* 7: 97-104.
- Wright, D.I. y J., Shapiro. 1984. Nutrient reduction by biomanipulation: an unexpected phenomenon, and its possible cause. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 22(1): 518-524.
- Wurst, W.A. y R. M., Durborow. 1992. Interactions of pH, carbon dioxide, alkalinity and hardness in fish ponds. *SRAC.* 464: 1-4.
- Zambrano, L; V.H., Reynoso y G., Herrera. 2004. *Informe final.* Abundancia y estructura poblacional del axolotl (*Ambystoma mexicanum*) en los sistemas dulceacuícolas de Xochimilco y Chalco. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. SNIBCONABIO. Proyecto AS004, México, D.F.

- Zambrano, L; E., Martínez-Meyer; N., Menezes y A.T., Peterson. 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63(9): 1903-1910.
- Zambrano, L; E., Vega; L.G., Herrera; E., Prado y V.H., Reynoso. 2007. A population matrix model and population viability analysis to predict the fate of endangered species in highly manage water systems. *Anim. Conserv.* 10: 297-303.
- Zambrano, L; V., Contreras; M., Mazari-Hiriart y A.E., Zarco-Arista. 2009. Spatial heterogeneity of water quality in a highly degraded tropical freshwater ecosystem. *Environ. Manage.* 43: 249-263.
- Zambrano, L; E., Valiente y M.J., Vander Zanden. 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 (9): 3061-3069.
- Zambrano, L; E., Valiente; L., Sastré; A., Tovar-Garza; C., Sumano; K., Levy; J., Giménez y P., López. 2012. *Informe final* Programa de Análisis y Restauración del Sistema Lacustre de Xochimilco y del Axolote. Segunda etapa. Secretaría del Medio Ambiente, D.F. Pp. 268.