



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

---

ESCUELA DE BIOLOGÍA

El efecto de la tilapia (*Oreochromis niloticus*) sobre la  
elección del tamaño del acocil (*Cambarellus montezumae*)  
presa del ajolote (*Ambystoma mexicanum*).

Tesis que para obtener el título de

BIÓLOGA

PRESENTA:

Clara Andrade Santos

TUTOR: Dr. Manuel Falconi Magaña



Septiembre, 2015

# Índice

<b>1. Resumen</b>	<b>6</b>
<b>2. Introducción</b>	<b>8</b>
2.1. Impacto de las especies introducidas . . . . .	12
2.1.1. La tilapia como especie introducida . . . . .	12
<b>3. Metodología</b>	<b>15</b>
3.1. Adquisición del material de trabajo . . . . .	15
3.2. Obtención del material biológico . . . . .	16
3.2.1. Ajolotes adultos . . . . .	16
3.2.2. Acociles . . . . .	16
3.2.3. Tilapias . . . . .	16
3.3. Montaje del experimento y asignación de tratamientos . . . . .	17
3.3.1. Obtención de las variables peso y talla de los individuos durante asignación de tratamientos. . . . .	17
3.4. Asignación de los tratamientos . . . . .	18
3.4.1. Ajolotes . . . . .	18
3.4.2. Acociles . . . . .	18
3.4.3. Tilapias . . . . .	18
3.5. Selección de organismos y depósito en las peceras . . . . .	18
3.6. Terminación de los experimentos y obtención de datos de los organis- mos depredados . . . . .	19
<b>4. Análisis de datos</b>	<b>20</b>
4.1. Construcción de modelos . . . . .	21
<b>5. Resultados</b>	<b>23</b>
5.1. Probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 20 acociles . . . . .	28
5.2. Probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 25 acociles . . . . .	30
5.3. Probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 30 acociles . . . . .	32
5.4. Probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 35 y 40 acociles . . . . .	33
<b>6. Discusión</b>	<b>35</b>
<b>7. Conclusiones</b>	<b>44</b>

## Índice de cuadros

1.	Diferencias de la probabilidad de depredación entre el experimento de 0 y 12 tilapias. Las diferencias en la probabilidad de depredación entre los experimentos de 0 y 12 tilapias, tendieron a aumentar en función de la talla. . . . .	26
2.	Probabilidades de depredación de la presa bajo diferentes densidades de acocil y tilapia: 0 vs. 12 tilapias. . . . .	27
3.	Resultados de la estimación del modelo logit de la probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 20 acociles. Valores de significancia: 0 “***”, 0.001”***”,0.01”*”,0.05”.”, 0.1”#” . . . . .	28
4.	Valores para la probabilidad de ser depredado en la densidad de 20 acociles. La tabla muestra los valores de probabilidad de depredación en función de 2 variables: densidad de la tilapia y talla de acocil. (Los símbolos #T representan el número de tilapias; mientras que la talla de acocil esta expresada en cm). . . . .	29
5.	Valores para la probabilidad de ser depredado en la densidad de 25 acociles. La tabla muestra los valores de probabilidad de depredación en función de 2 variables: la densidad de la tilapia (los símbolos #T representan el número de tilapias) y la talla de acocil (se expresa en cm). . . . .	31
6.	Probabilidad de ser depredado para la densidad de 30 acociles. La tabla muestra los valores de probabilidad de depredación en función de 2 variables: la densidad de la tilapia (los símbolos #T representan el número de tilapias) y la talla de acocil (se expresa en cm). . . . .	33

7.	Valores para la probabilidad de ser depredado en la densidad de 35 acociles. La tabla muestra los valores de probabilidad de depredación en función de 2 variables: densidad de la tilapia y talla de acocil (los símbolos #T representan el número de tilapias; mientras que la talla de acocil esta expresada en cm). . . . .	35
8.	Valores para la probabilidad de ser depredado en la densidad de 40 acociles. . . . .	35

## Índice de figuras

1.	Probabilidad de ser depredado para la densidad de presa de 20 acociles, en las densidades de : 0, 2, 4 y 12 tilapias, las densidades 6, 8 y 10 tilapias son hipotéticas. En cuanto a la talla de acocil los individuos van ( $1.8 \leq Talla \leq 3cm$ ). . . . .	29
2.	Probabilidad de ser depredado para la densidad de presa de 25 acociles. El gráfico muestra la probabilidad de depredación en la densidad de 25 acociles en función de la densidad de tilapia y la talla de acocil. Es posible observar los valores de probabilidad para los experimentos de (0, 2, 4 y 12 respectivamente; las densidades 6, 8 y 10 tilapias son hipotéticas) en cuanto a la talla de acocil los individuos van ( $1.8 \leq Talla \leq 3cm$ ). . . . .	31
3.	Probabilidad de depredación en la densidad de presa de 30 acociles. Es posible observar en la gráfica, la probabilidad de depredación para la densidad de 30 acociles en función de la densidad de tilapia y la talla de acocil. La talla de los acociles oscila entre ( $1.8 \leq Talla \leq 3cm$ ). Es posible observar los valores de probabilidad para los experimentos de (0, 2, 4 y 12 respectivamente; las densidades 6, 8 y 10 tilapias son hipotéticas). . . . .	32

4.	Probabilidad de depredación en la densidad de 35 acociles. La gráfica ilustra la probabilidad de depredación para la densidad de 35 acociles en función de la densidad de tilapia y la talla de acocil. La talla de los acociles oscila entre $(1.8 \leq Talla \leq 3cm)$ . .	33
5.	Probabilidad de depredación para la densidad de 40 acociles, en función de la densidad de tilapia y la talla de acocil. La talla de los acociles esta en el intervalo $1.8 \leq Talla \leq 3cm$ . . . . .	34
6.	Porcentaje de las páginas de libros de ecología dedicada a las interacciones (tomado de: <i>Barbosa, (2005) [6]</i> ). . . . .	36

## 1. Resumen

En el presente trabajo se evaluó el efecto de la tilapia en la relación depredador-presa de dos especies nativas de Xochimilco Ajolote-Acocil. El trabajo se divide en cinco capítulos, a lo largo de ellos se analiza la problemática de la preferencia alimentaria del ajolote sobre un determinado tamaño de presa bajo la presencia de tilapia. En el primer capítulo se aborda el concepto básico de depredación y se ofrece un panorama general de las teorías aceptadas que tratan de explicar dicho fenómeno así como la hipótesis y los objetivos del trabajo, teniendo como objetivo principal evaluar la probabilidad de captura de la presa del ajolote en función de su tamaño, en presencia de tilapia, empleando como presa al acocil. El capítulo dos señala el desarrollo de la metodología, fase en la cual se realizarán 4 experimentos a lo largo de un año y medio, para la obtención de datos, mismos que más adelante ayudaron a determinar la probabilidad de captura. Es decir, “El primer experimento da una guía de la preferencia alimentaria del ajolote en ausencia de tilapia, mientras que los subsecuentes muestran la evaluación de la preferencia alimentaria bajo la influencia de diferentes densidades de tilapia y diferentes densidades de presa disponible en condiciones de laboratorio, con la finalidad de ilustrar una parte de las consecuencias que contrajo la introducción de carpa, tilapia y lobina en los años 70’s, centrando nuestra atención y basando nuestro modelo de estudio en el sistema acocil-ajolote-tilapia por ser esta última, la especie introducida con mayor éxito reproductivo que ha logrado desplazar a las poblaciones nativas de ajolote y acocil en el lago de Xochimilco [65, 70, 71, 51]. Por otra parte el capítulo tres contiene el análisis de los datos, la construcción de modelos estadísticos para determinar la probabilidad de depredación, así como la selección del modelo que mejor se adecuó a los datos. Este capítulo está fuertemente relacionado con el capítulo 4, en el que se exponen los datos obtenidos a partir de diferentes escenarios de estudio.

En éste se detallá lo ocurrido en las diferentes densidades de presa, así como en las diferentes densidades de tilapia. Se manejaron 5 densidades diferentes de acocil y 4 diferentes de tilapia (20, 25, 30, 35, 40 acociles y 0, 2, 4 y 12 tilapias respectivamente), mostrando las combinaciones y variaciones de probabilidad de captura en función a la densidad, tamaño de la presa y la densidad de tilapia. El penúltimo capítulo corresponde a la discusión, en él se contrastan los resultados obtenidos con otras investigaciones así como las teorías existentes a la depredación. Se hace referencia a la modificación de la preferencia alimentaria del ajolote, causada por la presencia de tilapia; lo cual se aborda a través de teorías como: la imagen de búsqueda, permutación de presa, estrategias de caza, factores alométricos así como la introducción de una nueva especie exótica de depredador. Respecto a las conclusiones (capítulo 5) de este trabajo, es posible señalar que la probabilidad de depredación disminuye considerablemente a partir de la densidad de 12 tilapias, dicho efecto resulta más evidente cuando se contrasta con la densidad de 0 tilapias.

Agradecemos el apoyo y el suministro de los recursos para la realización de este proyecto al PAPIIT IN112715, UNAM (2015-2017).

## 2. Introducción

En los ecosistemas así como en los organismos se mantiene una jerarquía estructural dada por pequeños ensambles o piezas de un aparente rompecabezas, que a su vez forman parte de un escenario mayor y más complejo. Es decir, en un organismo las células, (formadas por una serie de componentes más pequeños denominados organelos), representan la unidad estructural y funcional para la construcción de bloques mayores como son los órganos y sistemas, estos últimos se agrupan formando individuos [35, 40, 21], individuos que se agrupan formando poblaciones, poblaciones de diferentes especies que constituyen comunidades y finalmente comunidades que habitan e interactúan compartiendo un espacio en común donde existe una amplia gama de factores abióticos que en ocasiones limitan o favorecen el desarrollo y crecimiento de las poblaciones. De tal manera que la jerarquía estructural o de ensambles que existe entre individuos y comunidades, es el escenario propicio donde se desarrollan mecanismos que coadyudan y promueven diversas interacciones en las que miles de organismos de diferentes especies subsisten compartiendo un espacio en común, entendiendo así que cada ecosistema, constituye un intrincado complejo de factores bióticos y abióticos, en donde se dan diferentes tipos de relaciones tales como: mutualismo, comensalismo, canibalismo, depredación, parasitismo, etc. [32, 61, 21]. Así como también interacciones mixtas, que son el resultado de la combinación de 2 relaciones inter-específicas tales como la depredación Intra-gremio -IGP por sus siglas en inglés- que conjuga la competencia y la depredación [29, 25]. De todas las anteriores una de las más estudiada ha sido la relación depredador-presa, la que en términos conductuales aparenta ser una interacción sencilla, donde el depredador mata y consume a su presa [21, 48] en términos ecológicos se convierte en una interacción compleja a medida que el depredador y la presa interactúan con muchas otras especies [29, 25, 36]. Los depredadores al alimentarse de or-



ganismos vivos, funcionan como agentes de la mortalidad con el potencial de regular la población de presas [21], asimismo las poblaciones de presas por ser el recurso alimenticio tienen el potencial de influir en la población de depredador. Estas interacciones entre especies de depredadores y presas pueden tener consecuencias en la estructura de las comunidades, actuando como agentes de la selección natural e influyendo en la evolución tanto del depredador como de la presa [61, 50], hasta el grado de intervenir no tan sólo en el establecimiento de la estructura de la comunidad sino también en el funcionamiento de la red trófica, aunque en esta última en menor medida [67]. De tal manera que la depredación también ha demostrado ser uno de los mecanismos que determina el crecimiento de una población y su estructura de edades, a través de la relación de tamaño existente entre la presa y el depredador [59, 16].

En este contexto, el estudio de las relaciones entre depredadores y presas ha causado impacto durante las últimas décadas [33], autores como Mc Cann [45] y Loreau [41] señalan que es posible utilizar la relación de tamaño entre el depredador y su presa para entender los efectos y funcionamiento de interacciones en el ecosistema. Por otra parte, Granado [33] denota que el riesgo de depredación está determinado por los tipos y tamaños relativos de depredadores y presas. Un elemento importante del depredador durante la búsqueda de alimento consiste en adquirir una forma de reconocer a su presa como unidad potencial de alimento, acción que se conoce como imagen de búsqueda. La idea de la imagen de búsqueda propuesta por el conductivista L. Tinbergen sostiene que el depredador después de capturar y consumir a un individuo podría adquirir una preferencia alimentaria sobre un tipo de presa, convirtiéndose más tarde en “una presa deseada”, de manera que éste localizará más fácilmente a individuos de la misma especie y/o con características semejantes [60, 61] con el tiempo a medida que el depredador se vuelva experto para alimentarse de

una presa en particular, la densidad de esta podría disminuir y/o dispersarse, los encuentros con el depredador disminuirán, de tal manera que la imagen de búsqueda se verá modificada y esta también disminuirá, hasta que el depredador desvíe su atención hacia otro tipo de individuos, fenómeno al que los ecólogos denominan permutación de la presa que no es más que el acto de cambiar la preferencia sobre un tipo de presa o individuos de la misma especie por otros más abundantes. El punto de abundancia de la presa en el que el depredador realiza la permutación, depende considerablemente de la preferencia de alimento del depredador. De manera inversa, el depredador podrá cambiar de una especie “menos deseada” que existe en un nivel de abundancia mayor a una especie que le agrada más [34, 61]. En el contexto anterior resulta importante destacar los costos-beneficio que implica la selección de un tipo de presa, la teoría del aprovisionamiento óptimo ofrece una forma de evaluar cuál entre dos o más presas disponibles resulta ser la opción más rentable para el depredador en función de la energía neta obtenida por unidad de tiempo y toma como factores que podrían determinar la probabilidad de consumo: 1) al tiempo de búsqueda y 2) aquellos organismos que representen una mayor rentabilidad energética con el menor gasto energético. Siguiendo estas ideas una gran cantidad de estudios analizan la hipótesis de elección óptima de la presa en una amplia variedad de especies y hábitats, y en general, los patrones de selección de la presa siguen las reglas de un aprovisionamiento “eficiente” [43, 60, 61]. Asimismo, el estudio de las relaciones entre depredadores y presas da la posibilidad de inferir aspectos sobre la biología de las especies y su abundancia, a partir de las tasas de consumo por parte de los depredadores, este último aspecto se cataloga como un punto de gran importancia dentro la gestión y conservación de las especies. Otro aspecto importante relacionado con la depredación, es el estudio de la forma en la que se puede modificar la estructura y composición de una comunidad, debido

a la introducción de un nuevo depredador, se han reportado casos en los que dicha acción ha llevado a la extinción de una o varias especies, por citar alguno: la introducción de la perca de Nilo en el lago Victoria causó la extinción de más de 200 especies de peces [39, 64]. Por otra parte también se ha observado que la extinción de una sola especie (de depredador o presa) puede provocar efectos en cadena, con el potencial de cambiar de manera dramática la diversidad de especies de una red trófica [29, 25] este problema resulta acrecentarse cuando se ven involucradas especies nativas [22, 68, 27] una ejemplo de lo anterior, son los cambios importantes que se producen en las comunidades a partir de la introducción e invasión exitosa de una nueva especie [70]. Debido a lo anterior las interacciones entre especies nativas con especies exóticas, han sido identificadas como las principales causas de declive y extinción en los últimos años [22, 68, 27]. En México la introducción de especies exóticas está asociada con el declive de invertebrados, peces y anfibios nativos [18] , de manera particular tiene un fuerte impacto en las poblaciones naturales de anfibios, ya que éstas compiten por alimento, introducen enfermedades (infección por quitridio) o los depredan en algún estadio de vida. De acuerdo a lo reportado por Bradford y colaboradores [8] la introducción del género *Oncorhynchus* en la Sierra Nevada de California, causó el declive de las poblaciones de *Rana muscosa* en un periodo corto de diez años.

En ciertas situaciones la introducción de una nueva especie exótica de depredador puede generar un efecto negativo en la población del depredador más no de la presa, según Wooton [69] esto puede ocurrir cuando: I) la especie introducida afecta directamente la abundancia del depredador de manera que se amortigua la presión de selección de éste sobre su presa. II) Disminuyendo la tasa de consumo per cápita del depredador, sin afectar directamente su abundancia. Cabe señalar que esto dependerá de la relación entre la disponibilidad

de la presa y la preferencia alimentaria sobre un tipo específico de presa. Ya que se ha documentado que los depredadores poseen la capacidad de modificar sus preferencias alimentarias en función de la disponibilidad de su presa [52].

## 2.1. Impacto de las especies introducidas

El establecimiento de especies exóticas afecta el funcionamiento de las comunidades nativas puesto que puede: inducir cambios en las interacciones tróficas entre la biota nativa, producto de la depredación y/o competencia de recursos [46, 47], modificar aspectos estructurales del hábitat [4, 44, 27], alterar procesos ecosistémicos tales como: forrajeo, productividad [63, 56, 28]; hibridar con especies nativas estrechamente relacionadas, introducir nuevos parásitos y enfermedades [28, 20, 10] así como modificar los hábitos alimenticios de las especies nativas [3].

### 2.1.1. La tilapia como especie introducida

Las tilapias se agrupan en tres géneros: *Oreochromis*, *Sarotherodon* y *Tilapia* pertenecientes a la familia *Cichlidae* constituyen un grupo de peces de agua dulce tropical y subtropical originario de África. A partir de 1930, muchas especies de Tilapia se han dispersado en casi todo el mundo con fines comerciales, alimenticios y de explotación debido a sus características particulares como lo son: una gran capacidad para reproducirse, sobrevivir, desarrollarse y competir con otras especies [14, 1, 13].

Cabe señalar que entre todas las especies de tilapias, *Oreochromis niloticus* ha resaltado de entre las demás por su valor económico, rápido crecimiento y fácil manejo. Posicionándose como la especie de tilapia más cultivada del mundo, arrojando cifras que equivalen al 16% de la producción mundial de

peces [14, 38, 31, 51] [FAO, 2009]. Estos mismos atributos catalogados en el área comercial como una cualidad, la convierten en un organismo con un enorme potencial para competir y desplazar a especies nativas representando así enormes desventajas en condiciones naturales para otros individuos [53]. Dentro de sus características se resalta que todas las especies de Tilapia son: omnívoras, tienen una alta capacidad reproductiva y son organismos con estrategia R (organismos con altas tasas de reproducción y número de crías, en la mayoría de casos carecen de cuidado paterno) y cuidado parental, dichos atributos les confiere la facultad de ser una especie capaz de generar invasiones a muy corto plazo, incrementando la depredación de huevos y competencia con especies nativas [14, 1, 13].

Otro impacto potencial de la introducción de estos organismos es la eutrofización de cuerpos de agua que puede potenciar el crecimiento de algas tóxicas y finalmente causar la muerte de peces y fauna aledaña [62]. Debido a lo anterior existen un sinnúmero de estudios que pretenden explicar las consecuencias de su impacto y efecto sobre diferentes comunidades ecológicas a lo largo de países como Ruanda [24], Venezuela [53], Sudáfrica, Madagascar, Filipinas, Nicaragua y México [70]. Para este último un buen caso del efecto de la introducción de Tilapia puede observarse a través del declive de las poblaciones de Ajolote (*Ambystoma mexicanum*) y acocil (*Cambarellus moctezumae*) especies nativas del Lago de Xochimilco (décadas atrás habitantes de la zona lacustre de la ciudad de México; Canal de Chalco, Zumpango y Xochimilco). Sitio donde la densidad de ajolotes se ha visto afectada y disminuida seis veces su número quedando tan sólo ( $0.001$  organismos/ $m^2$ ) entre el periodo que abarca de 1988 al 2003, dicho fenómeno trasciende hasta el acocil, población que también se ha visto afectada y mermada en número en una zona donde la población de tilapias a diferencia de las especies nativas, presenta un registro de ( $0.093$  organismos/ $m^2$ ) mismo que continúa creciendo [71]. Las razones antes mencionadas son de suma importancia

para considerar a estas dos especies nativas, dentro de la categoría de especies amenazadas en peligro de extinción y colocadas bajo la Norma Oficial vigente NOM-059-SEMARNAT-2010. Por tanto el conocimiento del efecto de la tilapia sobre la relación depredador- presa en la interacción ajolote-acocil, así como los estándares de depredación en especies claves como *Ambystoma mexicanum* y *Cambarellus moctezumae* podrían fungir en un futuro como un dato importante para proponer estrategias de manejo para el mantenimiento y conservación de las especies.

En el presente trabajo se evaluó el efecto de la tilapia en la relación depredador-presa de dos especies nativas de Xochimilco Ajolote-Acocil.

## **Hipótesis**

La presencia de tilapia modifica la probabilidad de captura de los diferentes tamaños de la presa del ajolote.

## **Objetivo general**

Evaluar la probabilidad de captura de la presa del ajolote en función de su tamaño, en presencia de tilapia.

## **Objetivos particulares**

Evaluar la probabilidad de captura de la presa del ajolote en función de su tamaño, en ausencia de tilapia.

Evaluar la probabilidad de captura de la presa del ajolote, en función de la densidad de la población de tilapias.

### **3. Metodología**

Esta sección incluye la descripción del montaje de los experimentos, las variables que se tomaron en cuenta para clasificar a los organismos, así como los materiales y el tiempo de interacción. A lo largo de año y medio se realizaron muestreos para reunir la cantidad de organismos necesarios y montar 4 experimentos cada uno con una duración de 24 horas, donde se pusieron a interactuar: acociles, ajolotes y tilapias, bajo condiciones de laboratorio controlando las variables de: talla, peso, temperatura, pH, etc. En cada experimento se manejó una densidad constante de ajolotes: 3 individuos por pecera, 5 densidades de presa diferentes: 20, 25, 30, 35 y 40 acociles, cada densidad tuvo tres réplicas, dando un total de 15 peceras por experimento. Con el objetivo de reducir el sesgo así como garantizar las condiciones de las réplicas, el ingreso y selección de los organismos por pecera se realizó al azar. El primero de los experimentos, se denominó experimento nulo y sólo consistió en evaluar la preferencia alimentaria del ajolote sobre el tamaño y peso de su presa en ausencia de tilapia, mientras que los experimentos 2, 3 y 4 tuvieron la finalidad de evaluar el efecto de la tilapia durante la selección del tamaño y peso de la presa en presencia de: 2, 4 y 12 tilapias.

A pesar de que el experimento nulo y los experimentos de interferencia de tilapia corresponden a diferentes objetivos se pueden dividir en las siguientes etapas:

#### **3.1. Adquisición del material de trabajo**

El material de trabajo para cada experimento consistió en: 15 peceras de 80 litros cada una (32cm x 76cm x 33cm), 15 filtros en forma de caja, 2 kg fibra de vidrio para filtro, 2 kg de carbón activado, 10 metros de manguera para acuario,

10 tinas de plástico de 85 litros (71cm x 40cm x 30cm) y 10 tinas de 30 litros.

### **3.2. Obtención del material biológico**

Se utilizaron: acociles, tilapias y ajolotes adultos (de aproximadamente un año de edad). Los primeros fueron obtenidos en campo, mientras que los ajolotes adultos fueron proporcionados por el Centro de Investigaciones en Biología y Acuicultura de Cuemanco (CIBAC).

#### **3.2.1. Ajolotes adultos**

Se seleccionaron 90 ejemplares adultos con un peso promedio de  $65 \pm 5$  gramos de un estanque rectangular de 2,500 litros, los cuáles se repartieron equitativamente en 10 tinas de plástico de 85 litros (9 ajolotes por tina) donde se les mantuvo con alimento ad libitum hasta 6 días antes de cada experimento.

#### **3.2.2. Acociles**

Los acociles fueron extraídos de la laguna de Salazar localizada a los  $19^{\circ} 18'$  latitud norte y  $99^{\circ} 22'$  longitud oeste en el municipio de la Marquesa, Estado de México. Producto de un esfuerzo de 4 colectas, con el objetivo de reunir un total de 2,800 acociles (700 por cada una). Los acociles registraron un peso de 0.1 a 0.5 gramos y una longitud de 1.8 a 3.0 cm.

#### **3.2.3. Tilapias**

Las tilapias se capturaron en el Canal de Cuemanco localizado a los  $19^{\circ} 19' - 19^{\circ} 09'$  latitud norte y  $99^{\circ} 00' - 99^{\circ} 09'$  longitud oeste del lago de Xochimilco 8 días antes de cada experimento. Planificando un total de 5 colectas en las que



se reunieron 1000 tilapias entre los 12-16 cm de longitud con un peso de 45 a 70 gramos.

### **3.3. Montaje del experimento y asignación de tratamientos**

En todos los experimentos se manejaron 5 densidades diferentes de presa correspondientes a: 20, 25, 30, 35 y 40 acociles en donde cada una de las densidades tuvo 3 réplicas de manera que se trabajó con un total de 15 peceras, de las cuáles cada una contenía una cantidad constante de 3 depredadores (ajolotes) en todos los experimentos. Con excepción del experimento nulo se manejó una densidad diferente de tilapias, sin olvidar que el número de éstas será constante para las 15 peceras (análoga a la situación de los ajolotes), comenzando con el de 2 tilapias (en el segundo experimento) y continuando con los de 4 y 12 tilapias. Antes de introducir a los individuos en cada pecera se acondicionó un filtro, un termómetro y una bomba, cada uno de ellos fueron ubicados en la misma región y a la misma altura, con el objetivo de garantizar las réplicas. Una vez colocados en las peceras estas fueron llenadas con agua potable tratada con anticloro (2 gotas/litro) respetando un rango de pH 7.7-8.1.

#### **3.3.1. Obtención de las variables peso y talla de los individuos durante asignación de tratamientos.**

Se utilizaron verniers de diferentes longitudes para medir a los 3 tipos de organismos. El criterio para registrar la longitud total de los organismos fue la siguiente: acociles; se consideró desde la punta del rostro hasta la punta del telson, ajolotes y tilapias; de punta a punta, midiéndolos a partir de la cavidad oral (boca) hasta la punta de la cola, y aleta caudal respectivamente. Mientras que para la variable peso se ocupó: una balanza analítica; para ajolotes

y acociles, una balanza de pesca; para las tilapias.

### **3.4. Asignación de los tratamientos**

#### **3.4.1. Ajolotes**

Se seleccionaron ajolotes de un peso promedio 65 ( $\pm 5$ ) gramos y se depositaron en tinas de plástico en grupos de tres individuos.

#### **3.4.2. Acociles**

Con el objetivo de controlar y disminuir la mortalidad asociada al canibalismo y confrontamiento, los acociles se repartieron y separaron acorde a su peso y talla en cinco contenedores de 90 litros cada uno, agrupándolos por los siguientes pesos: 0.1, 0.2, 0.3, 0.4 y 0.5.

#### **3.4.3. Tilapias**

Las tilapias se depositaron en cajas de 120 litros, formando grupos de 10 tilapias por contenedor.

### **3.5. Selección de organismos y depósito en las peceras**

La elección de: pecera, tina de ajolotes, caja de acociles, así como el contenedor de tilapias, se realizó mediante un diseño aleatorio utilizando los siguientes comandos: del programa R Project; el comando `sample` y del programa Mathematica 9 el comando `Random Choice`. Para todos los individuos el universo de muestreo estuvo representado por las 15 peceras, en el caso de los ajolotes se elegía una de las tinas al azar, mientras que para los acociles y tilapias el depósito

se efectuó de uno en uno hasta completar el número deseado, repitiendo el proceso sistemáticamente, hasta obtener cada una de las densidades establecidas. El montaje de los experimentos se llevó acabo de las 17-19 horas permitiendo que la interacción iniciará por la noche con el objetivo de garantizar las prácticas de caza nocturnas y diurnas del ajolote, cada uno de los experimentos concluyó a las 19 horas del siguiente día, destinando así para cada experimento un total de 24 horas.

### **3.6. Terminó de los experimentos y obtención de datos de los organismos depredados**

Transcurrido el tiempo de interacción se retiró a todos los organismos de las peceras. Se contaron, pesaron y midieron a los acociles sobrevivientes de cada una de las densidades para compararlos con los pesos y tallas iniciales. Los datos se estandarizaron en 2 categorías: depredado y no depredado. Para conocer cuáles fueron los pesos más depredados, se pesaron a los acociles sobrevivientes identificando así los pesos depredados y empleando el mismo método para los datos de talla.

## 4. Análisis de datos

Para determinar la probabilidad de depredación en función de las variables de: peso, talla de acocil así como el número de tilapias, se hizo uso de los Modelos Lineales Generalizados (GLM por sus siglas en inglés), particularmente mediante el análisis de regresión logística. El sustento estadístico de los GLM reside en que permiten identificar la contribución de una o varias variables para explicar un fenómeno cuando la varianza no es constante. Por tanto la regresión logística consiste en un modelo predictivo, donde la variable dependiente se enuncia en términos de probabilidad de un evento [2, 15]. La forma específica del modelo de regresión logística para el presente estudio fue:

$$Probabilidad(Y = 1) = \frac{e^{\sum_{k=1}^K \beta_k X_k}}{1 + e^{\sum_{k=1}^K \beta_k X_k}}, \quad (1)$$

$$Probabilidad(Y = 0) = \frac{1}{1 + e^{\sum_{k=1}^K \beta_k X_k}} \quad (2)$$

« $Y = 1$  es organismo depredado y  $Y = 0$  organismo no depredado»

Un punto importante en la regresión logística es la transformación logit [37]. Esta transformación es definida en términos de:

$$Probabilidad(Y = 1) = \ln \left[ \frac{e^{\sum_{k=1}^K \beta_k X_k}}{1 + e^{\sum_{k=1}^K \beta_k X_k}} \right] = \beta_0 + \beta_1 X_i + \dots + \beta_k + X_k \quad (3)$$

La importancia de esta transformación es que posee las propiedades de un modelo de regresión lineal. El modelo logit, es lineal en sus parámetros, los cuáles pueden ser continuos y con rango de  $-\infty$  a  $\infty$ .

La regresión logística, parte de los siguientes supuestos [15]: Tamaño de la muestra elevado, variables independientes relevantes; no linealidad de la variable

dependiente; variables independientes continuas; ausencia de multicolinealidad y homocedasticidad.

En la regresión logística, los parámetros de la ecuación se estiman mediante el método de máxima verosimilitud, propuesto por Fisher en 1950 con la finalidad de maximizar la función logística, es decir, hacer máxima la probabilidad de ocurrencia de la variable dependiente, dados los valores de los parámetros de las variables explicativas.

#### 4.1. Construcción de modelos

Como siguiente paso, para estimar la probabilidad de depredación de la presa en función de la talla y peso de acocil, así como densidad de tilapias, de manera empírica se construyeron y desarrollaron diferentes modelos, en los que se incluían las variables de peso y talla del acocil, durante el proceso de construcción y ajuste del modelo fue posible observar que dichas variables se encuentran estrechamente relacionadas por lo que decidimos descartar la variable peso y realizar la elección del modelo sólo en términos de la variable talla. Finalmente se probaron 5 modelos (modelo: a, b, c, d y e respectivamente) los cuáles tuvieron la siguiente estructura.

```
# Modelo A
mod_20_a <- glm(depredado ~ densidad_til + talla + I(densidad_til^2) +
I(talla^2), family=binomial("logit"), data=datos_20)
# Modelo B
mod_20_b <- glm(depredado ~ densidad_til + talla, family=binomial
("logit"), data=datos_20)
# Modelo C
mod_20_c <- glm(depredado ~ densidad_til * talla, family=binomial
("logit"), data=datos_20)
# Modelo D
mod_20_d <- glm(depredado ~ densidad_til + I(talla^2), family=binomial
("logit"), data=datos_20)
# Modelo E
mod_20_e <- glm(depredado ~ I(densidad_til^2) + talla, family=binomial
("logit"), data=datos_20)
```

Con el objetivo de identificar que variable interviene más y explica mejor la depredación es decir: si la depredación de acocil está mejor explicada por el tamaño de la presa y/o su peso o la combinación de estas variables con el número de tilapias, los modelos fueron evaluados utilizando el Criterio de Información de Akaike, el cual es un criterio de máxima verosimilitud que da una penalización a los modelos estadísticos que contienen un mayor número de parámetros [11, 12].

Gracias a que las variables peso y talla se encuentran estrechamente correlacionadas, después de generar y comparar los modelos resultantes, se eligió trabajar con aquellos que tenían como variables explicativas a la: talla de acocil y la densidad de tilapia debido a que en una misma categoría de peso, se pueden encontrar individuos de varias tallas, complicando su interpretación.

Los datos de depredación, así como las pruebas y la selección de modelos fueron analizados y graficados con el paquete estadístico R utilizando la función `glm` para el análisis del modelo y librería `visreg` versión 2.0 para la visualización de la regresión [55, 9].

## 5. Resultados

En este capítulo se exponen los resultados obtenidos del análisis de datos y se muestran las diferentes combinaciones que resultan de la probabilidad de depredación de la presa en función de la densidad de tilapia, tamaño y densidad de acocil. En un inicio se señaló la elección de uno de los modelos que se construyeron durante la metodología: el modelo E, debido a que para todos los escenarios demostró ser el que mejor se ajustó a los datos. De manera general los resultados arrojan que a medida que aumenta la talla de acocil y la densidad de tilapia la probabilidad de depredación por parte del ajolote disminuye. Las diferencias mayores en cuanto a la probabilidad de depredación se localiza entre el experimento de ausencia de tilapias (0 tilapias) y el que maneja el número mayor de tilapias (12 tilapias).

Para todos los escenarios el modelo que presentó el mejor ajuste a los datos fue el modelo E el cuál enuncia: que la probabilidad de ser depredado depende tanto de la densidad de tilapia, como de la talla de acocil.

```
# Modelo E
mod_20_e <- glm(depredado ~ I(densidad_til^2) + talla,
family=binomial("logit"),data=datos_20)
```

### Describir el modelo

En todos los casos se encontró que tanto la variable densidad de tilapia como talla de acocil, están correlacionadas negativamente con la probabilidad de depredación. A medida que las tallas y la densidad de tilapias aumentan, la probabilidad de depredación disminuye, las diferencias más grandes se localizan entre los experimentos de 0 y 12 tilapias (tabla 1, es posible observarlo en todas las secciones: a, b, c, d, e).

Tanto en presencia como en ausencia de tilapia, el consumo preferente se concentra en tallas pequeñas de acocil: 1.8, 2.0, 2.2cm. Sin embargo, las probabilidades de depredación se ven afectadas por el efecto de tilapia. Los valores más altos de depredación de los ajolotes se dieron en ausencia de tilapias de ahí que a medida que aumentan las densidades de presa y tilapia la probabilidad de depredación de acocil disminuyen (tabla 1 secciones: a, b, c, d, e señalado con

bordes).

Se observó que para todas las tallas y densidades de acocil, las probabilidades de depredación más bajas, ocurrieron en las densidades más grandes de tilapia, haciéndose más evidente en el experimento de 12 tilapias, reportando sucesos donde las probabilidades de depredación son cercanas a 0. Para el caso contrario, los experimentos con densidades bajas de tilapia (0 y 2 respectivamente) mostraron los valores más altos de probabilidad, así como resultados casi idénticos con valores cercanos a 100 (para la talla más baja  $\leq 1.8cm$  en las 3 primeras densidades de acocil: 20, 25 y 30 individuos, tabla 2).



a) Densidad 20 acociles					
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T	Dif. Den 0 y Den 12
1.8	0.9619	0.9603	0.9554	0.8521	0.1098
2	0.934	0.9314	0.9231	0.7637	0.1703
2.2	0.888	0.8839	0.8707	0.6443	0.2435
2.4	0.8165	0.8102	0.7906	0.5042	0.3123
2.6	0.7139	0.7064	0.6793	0.3632	0.3507
2.8	0.5832	0.5732	0.5429	0.2424	0.3408
3	0.4397	0.4297	0.3998	0.1521	0.2876

b) Densidad 25 acociles					
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T	Dif. Den 0 y Den 12
1.8	0.9087	0.9075	0.904	0.8582	0.0505
2	0.8445	0.8426	0.8371	0.7675	0.077
2.2	0.7476	0.7449	0.737	0.634	0.1046
2.4	0.6176	0.6144	0.6045	0.4956	0.122
2.6	0.4684	0.465	0.4547	0.3489	0.1195
2.8	0.3246	0.3216	0.3126	0.2262	0.0384
3	0.2077	0.2054	0.1988	0.1375	0.0702

c) Densidad 30 acociles					
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T	Dif. Den 0 y Den 12
1.8	0.9677	0.9671	0.9651	0.9349	0.0323
2	0.9261	0.9247	0.9203	0.8572	0.0689
2.2	0.8397	0.837	0.8284	0.715	0.1247
2.4	0.6865	0.6821	0.6686	0.5118	0.1747
2.6	0.4779	0.4728	0.4575	0.3047	0.1732
2.8	0.2767	0.2726	0.2606	0.1548	0.1219
3	0.1378	0.1354	0.1284	0.0711	0.0667

d) Densidad 35 acociles					
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T	Dif. Den 0 y Den 12
1.8	0.754	0.7501	0.7383	0.5932	0.1608
2	0.7037	0.6994	0.6862	0.5305	0.1732
2.2	0.648	0.6432	0.6282	0.4669	0.1811
2.4	0.5879	0.5829	0.5677	0.4043	0.1836
2.6	0.5251	0.5199	0.5044	0.3447	0.1804
2.8	0.4614	0.4563	0.441	0.2896	0.1718
3	0.399	0.3941	0.3794	0.2401	0.1589
e) Densidad 40 acociles					
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T	Dif. Den 0 y Den 12
1.8	0.7836	0.7795	0.7668	0.6039	0.1797
2	0.7013	0.6968	0.6814	0.4979	0.204
2.2	0.6049	0.5992	0.5818	0.392	0.2129
2.4	0.4989	0.4929	0.4749	0.2959	0.2035
2.6	0.393	0.3873	0.3704	0.2143	0.1787
2.8	0.2963	0.2913	0.2767	0.1506	0.1457
3	0.215	0.2109	0.1992	0.1034	0.1116

Cuadro 1: Diferencias de la probabilidad de depredación entre el experimento de 0 y 12 tilapias. Las diferencias en la probabilidad de depredación entre los experimentos de 0 y 12 tilapias, tendieron aumentar en función de la talla.

Analizando el efecto de la tilapia en cada una de las densidades de acocil. Es posible observar que las probabilidades de depredación para las tallas acocil de los experimentos de 0, 2 y 4 tilapias (bajo la misma densidad de acocil) son bastantes similares, encontrando variaciones que no rebasan el 3% cuando se analiza la diferencia entre los valores de un experimento a otro. Las diferencias en los valores de probabilidad así como el efecto negativo de la densidad de 4 tilapias en comparación a los experimentos de 0 y 2 tilapias, es observable a partir de las tallas  $\geq 2.4cm$  (tabla 2, secciones: a, b, c, d, e, primeras 3 columnas de izquierda a derecha).

a) Densidad 20 acociles				
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.9619	0.9603	0.9554	0.8521
2	0.934	0.9314	0.9231	0.7637
2.2	0.888	0.8839	0.8707	0.6443
2.4	0.8165	0.8102	0.7906	0.5042
2.6	0.7139	0.7064	0.6793	0.3632
2.8	0.5832	0.5732	0.5429	0.2424
3	0.4397	0.4297	0.3998	0.1521
b) Densidad 25 acociles				
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.9087	0.9075	0.904	0.8582
2	0.8445	0.8426	0.8371	0.7675
2.2	0.7476	0.7449	0.737	0.634
2.4	0.6176	0.6144	0.6045	0.4956
2.6	0.4684	0.465	0.4547	0.3489
2.8	0.3246	0.3216	0.3126	0.2262
3	0.2077	0.2054	0.1988	0.1375
c) Densidad 30 acociles				
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.9677	0.9671	0.9651	0.9349
2	0.9261	0.9247	0.9203	0.8572
2.2	0.8397	0.837	0.8284	0.715
2.4	0.6865	0.6821	0.6686	0.5118
2.6	0.4779	0.4728	0.4575	0.3047
2.8	0.2767	0.2726	0.2606	0.1548
3	0.1378	0.1354	0.1284	0.0711
d) Densidad 35 acociles				
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.754	0.7501	0.7383	0.5932
2	0.7037	0.6994	0.6862	0.5305
2.2	0.648	0.6432	0.6282	0.4669
2.4	0.5879	0.5829	0.5677	0.4043
2.6	0.5251	0.5199	0.5044	0.3447
2.8	0.4614	0.4563	0.441	0.2896
3	0.399	0.3941	0.3794	0.2401
e) Densidad 40 acociles				
Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.7836	0.7795	0.7668	0.6039
2	0.7013	0.6968	0.6814	0.4979
2.2	0.6049	0.5992	0.5818	0.392
2.4	0.4989	0.4929 <sup>27</sup>	0.4749	0.2959
2.6	0.393	0.3873	0.3704	0.2143
2.8	0.2963	0.2913	0.2767	0.1506
3	0.215	0.2109	0.1992	0.1034

Cuadro 2: Probabilidades de depredación de la presa bajo diferentes densidades de acocil y tilapia: 0 vs. 12 tilapias.

### 5.1. Probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 20 acociles

En la tabla 3 se muestran los resultados del modelo logit, para la densidad de 20 acociles. El modelo muestra que a medida que aumentan las variables: talla y densidad de la tilapia, la probabilidad de depredación disminuye (tabla 2 y figura 1).

Variable	Coefficiente	Error estándar	Valor z	Prob.( $> z $ )
<b>Densidad_til<sup>2</sup></b>	-0.010249	0.002514	-4.077	4.56e-05***
<b>Talla</b>	-2.891336	0.832796	-3.472	0.000517***
<b>Intercepto</b>	8.431806	2.111315	3.994	6.51e-05***

Cuadro 3: Resultados de la estimación del modelo logit de la probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 20 acociles. Valores de significancia: 0 “\*\*\*”, 0.001”\*\*”, 0.01”\*”, 0.05”.”, 0.1”#”

Utilizando los coeficientes de la tabla 3 la ecuación logit queda:

$$\text{logit}(D) = 8.431806 - 0.010249 * x^2 - 2.891336 * y, \quad (4)$$

donde  $D$  es depredado,  $x$  la densidad de tilapia,  $y$  la talla de acocil.

Las curvas resultantes de los experimentos de 0 y 2 tilapias son similares, el efecto negativo comienza a partir de densidad 4 tilapias (a partir de la talla  $\geq 2.6\text{cm}$ ), hasta decaer drásticamente en la densidad de 12 tilapias (ver figura 1).

**Probabilidad de ser depredado densidad 20**

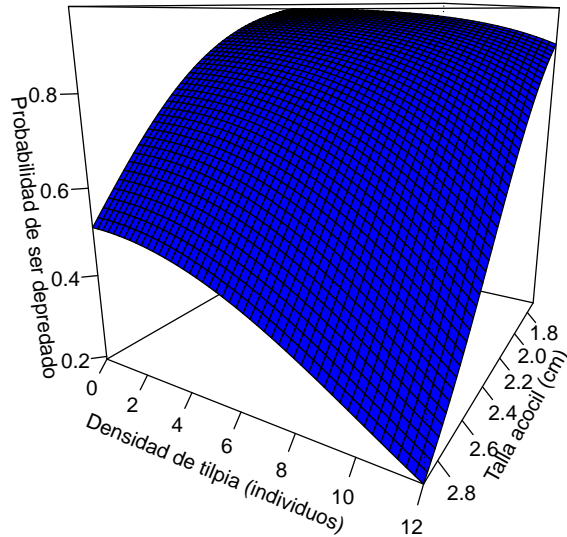


Figura 1: Probabilidad de ser depredado para la densidad de presa de 20 acociles, en las densidades de : 0, 2, 4 y 12 tilapias, las densidades 6, 8 y 10 tilapias son hipotéticas. En cuanto a la talla de acocil los individuos van ( $1.8 \leq Talla \leq 3cm$ ).

Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.9619	0.9603	0.9554	0.8521
2	0.934	0.9314	0.9231	0.7637
2.2	0.888	0.8839	0.8707	0.6445
2.4	0.8165	0.8102	0.7906	0.5042
2.6	0.7139	0.7054	0.6793	0.3632
2.8	0.5832	0.5732	0.5429	0.2424
3	0.4397	0.4297	0.3998	0.1521

Cuadro 4: Valores para la probabilidad de ser depredado en la densidad de 20 acociles. La tabla muestra los valores de probabilidad de depredación en función de 2 variables: densidad de la tilapia y talla de acocil. (Los símbolos #T representan el número de tilapias; mientras que la talla de acocil esta expresada en cm).

Las probabilidades de depredación para las tallas de menor tamaño 1.8, 2.0, 2.2cm

de los experimentos de 0, 2 y 4 tilapias son bastantes similares, encontrando variaciones que no rebasan el 3% (tabla 4).

## **5.2. Probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 25 acociles**

En la densidad de 25 acociles, los experimentos de 0 y 2 tilapias mostraron valores idénticos para todas las tallas de acociles ( $1.8 \leq Talla \leq 3cm$ ). De manera general para todas las densidades de tilapia a partir de la talla de ( $2.4cm$ ) la probabilidad de depredación desciende por debajo del 62%. En relación a las tallas de mayor tamaño ( $\geq 2.8cm$ ) los valores de probabilidad se encuentran por debajo del 33% en el experimento de 0 tilapias hasta tomar valores por debajo del 25% en el de 12 tilapias. En el caso de las tallas de menor tamaño ( $\leq 1.8cm$ ) las probabilidades de depredación se mantienen en el 90% para los experimentos (0, 2, 4 tilapias), los valores de probabilidad para los individuos alrededor de 2 cm son : 84-83% y 76% respectivamente, mientras que para el experimento de 12 tilapias para la talla ( $\leq 1.8cm$ ) los valores de probabilidad se ubican en el 85%, para los individuos alrededor de 2 cm en el 76% . (Figura 2, Tabla 5).

**Probabilidad de ser depredado densidad 25**

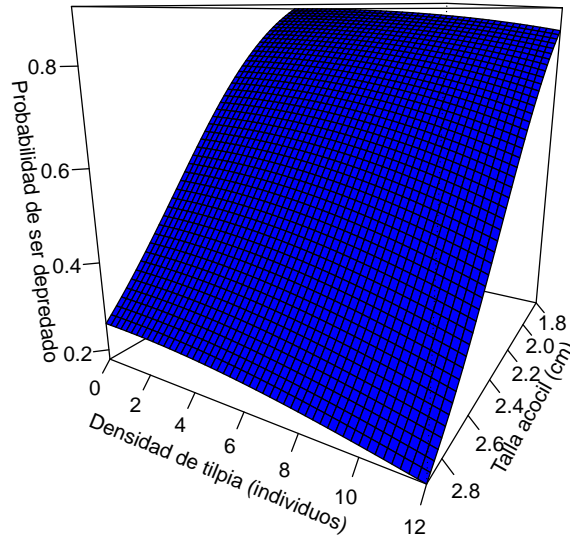


Figura 2: Probabilidad de ser depredado para la densidad de presa de 25 acociles. El gráfico muestra la probabilidad de depredación en la densidad de 25 acociles en función de la densidad de tilapia y la talla de acocil. Es posible observar los valores de probabilidad para los experimentos de (0, 2, 4 y 12 respectivamente; las densidades 6, 8 y 10 tilapias son hipotéticas) en cuanto a la talla de acocil los individuos van ( $1.8 \leq Talla \leq 3cm$ ).

Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.9087	0.9075	0.904	0.8582
2	0.8445	0.8426	0.8371	0.7675
2.2	0.7476	0.7449	0.737	0.643
2.4	0.6176	0.6144	0.6045	0.4956
2.6	0.4684	0.465	0.4547	0.3489
2.8	0.3246	0.3216	0.3126	0.2262
3	0.2077	0.2054	0.1988	0.1375

Cuadro 5: Valores para la probabilidad de ser depredado en la densidad de 25 acociles. La tabla muestra los valores de probabilidad de depredación en función de 2 variables: la densidad de la tilapia (los símbolos #T representan el número de tilapias) y la talla de acocil (se expresa en cm).

### 5.3. Probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 30 acociles

Las probabilidades más altas de depredación entre las diferentes densidades de tilapias se registraron en aquellos individuos que tienen las tallas más pequeñas ( $1.8 \leq Talla \leq 2cm$ ). Los individuos de mayor tamaño poseen las probabilidades de depredación más reducidas (figura3, tabla 6).

**Probabilidad de ser depredado densidad 30**

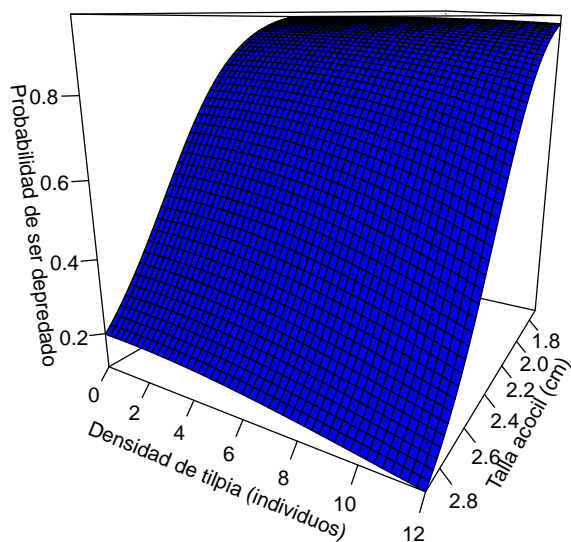


Figura 3: Probabilidad de depredación en la densidad de presa de 30 acociles. Es posible observar en la gráfica, la probabilidad de depredación para la densidad de 30 acociles en función de la densidad de tilapia y la talla de acocil. La talla de los acociles oscila entre ( $1.8 \leq Talla \leq 3cm$ ). Es posible observar los valores de probabilidad para los experimentos de (0, 2, 4 y 12 respectivamente; las densidades 6, 8 y 10 tilapias son hipotéticas).



Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.9677	0.9671	0.9651	0.9349
2	0.9261	0.9247	0.9203	0.8572
2.2	0.8397	0.837	0.8284	0.715
2.4	0.6865	0.6821	0.6686	0.5118
2.6	0.4779	0.4728	0.4575	0.3047
2.8	0.2767	0.2726	0.2606	0.1548
3	0.1378	0.1354	0.1284	0.0711

Cuadro 6: Probabilidad de ser depredado para la densidad de 30 acociles. La tabla muestra los valores de probabilidad de depredación en función de 2 variables: la densidad de la tilapia (los símbolos #T representan el número de tilapias) y la talla de acocil (se expresa en cm).

#### 5.4. Probabilidad de ser depredado según la talla y la densidad de tilapias para la densidad de 35 y 40 acociles

**Probabilidad de ser depredado densidad 35**

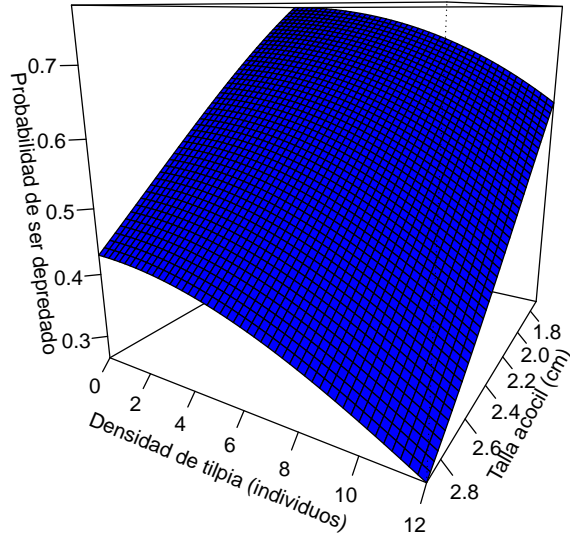


Figura 4: Probabilidad de depredación en la densidad de 35 acociles. La gráfica ilustra la probabilidad de depredación para la densidad de 35 acociles en función de la densidad de tilapia y la talla de acocil. La talla de los acociles oscila entre  $(1.8 \leq Talla \leq 3cm)$ .

### Probabilidad de ser depredado densidad 40

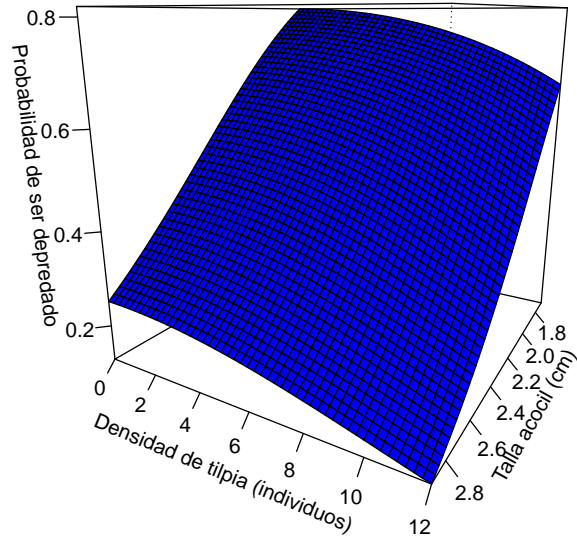


Figura 5: Probabilidad de depredación para la densidad de 40 acociles, en función de la densidad de tilapia y la talla de acocil. La talla de los acociles esta en el intervalo  $1.8 \leq Talla \leq 3cm$ .

En estas dos últimas densidades, se pueden señalar dos hechos importantes:

- 1) En las densidades más grandes de presa, las probabilidades de depredación tanto para las tallas pequeñas, se ubicaron por debajo del 80%. Situación que cambia drásticamente para las tallas más grandes tomando valores por debajo del 10% (tabla 7, 8).
- 2)

Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.754	0.7501	0.7383	0.5932
2	0.7037	0.6994	0.6862	0.5305
2.2	0.648	0.6432	0.6289	0.4669
2.4	0.5879	0.5829	0.5677	0.4043
2.6	0.5251	0.5199	0.5044	0.3447
2.8	0.4614	0.4563	0.441	0.2896
3	0.399	0.3941	0.3794	0.2401

Cuadro 7: Valores para la probabilidad de ser depredado en la densidad de 35 acociles. La tabla muestra los valores de probabilidad de depredación en función de 2 variables: densidad de la tilapia y talla de acocil (los símbolos #T representan el número de tilapias; mientras que la talla de acocil esta expresada en cm).

Talla	Densidad 0 T	Densidad 2 T	Densidad 4T	Densida 12 T
1.8	0.7836	0.7795	0.7668	0.6039
2	0.7019	0.6968	0.6814	0.4979
2.2	0.6049	0.5992	0.5818	0.392
2.4	0.4989	0.4929	0.4749	0.2954
2.6	0.393	0.3873	0.3704	0.2143
2.8	0.2963	0.2913	0.2767	0.1506
3	0.215	0.2109	0.1992	0.1034

Cuadro 8: Valores para la probabilidad de ser depredado en la densidad de 40 acociles.

## 6. Discusión

En este capítulo se comparan los resultados obtenidos en los experimentos, con estudios previos y las teorías existentes que tratan de explicar el fenómeno de la depredación, teniendo como punto central el análisis de la preferencia alimentaria del ajolote, sobre el rango de tallas de la presa, tanto en presencia de como en ausencia de tilapia. El objetivo particular de este trabajo consiste en estudiar las relaciones de depredación sobre un rango de tallas es obtener un panorama general de la preferencia alimentaria del ajolote sobre su presa el acocil.

La dinámica poblacional de todas las especies se rige por las interacciones que tienen con otras especies así como con el ambiente y su historia evolutiva. En el caso particular de las interacciones con otras especies; la depredación es una de las interacciones más comunes y fascinantes que existen en la naturaleza, de tal forma que también destaca como una de las más estudiadas [7, 6, 61] Figura 6).

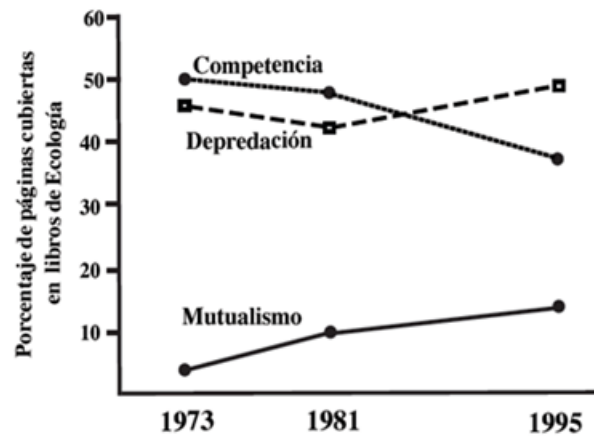


Figura 6: Porcentaje de las páginas de libros de ecología dedicada a las interacciones (tomado de: *Barbosa*, (2005) [6]).

A partir de los años 20's, el interés por analizar la dinámica depredación ha ido en aumento la literatura generalmente la describe a través, de los modelos matemáticos dependientes de densidad, tales como los modelos iniciales de Lotka y Volterra [66, 42] y los de MacArthur [33, 61]. Los cuáles expresan y analizan el sistema depredador-presa a partir de sus densidades poblacionales y estudian la dinámica de población de depredadores y presas por medio de ecuaciones di-

ferenciales; donde se asume que la presa experimentará una tasa de depredación dependiente a la densidad de la población del depredador. La mayoría de las veces el análisis de la depredación se concentra en una temática de densidad y en menor medida se analiza la relación de tamaño entre el depredador y la presa.

Existen una gran cantidad de experimentos cuyos estudios incluyen variables morfométricas y de alometría que aportan datos importantes por separado de depredadores y presas [5, 26, 54]. Aunque dichos trabajos no están encaminados directamente al fenómeno de depredación, suelen brindar información acerca de la estructura de una población determinada, así como de los parámetros demográficos de la misma. La aplicación de los trabajos mencionados reside principalmente para aquellas especies con fines comerciales y de explotación, cuya inquietud se centra en localizar la presión de selección para el consumo y comercio el ejercicio anterior, Granado [33] lo menciona como una práctica común en la Industria Pesquera; encaminada al manejo y extracción de los recursos con fines de sostenibilidad.

En la depredación, un mecanismo importante que permite la coexistencia entre especies involucradas y condiciona la forma en que se estructuran las comunidades, es la partición de recursos por ejemplo; las preferencias alimentarias sobre los tipos y tamaños de las presas [23, 58, 57, 60, 49, 54] . En este sentido, autores como Granado (2005), señalan que el riesgo de depredación está determinado por los tipos y tamaños relativos de depredadores y presas, complementándolo con otras observaciones no menos importantes como las de Rodríguez [57] y Quiroz [54] , los cuáles señalan que la relación entre el tamaño de la presa y el depredador, es un factor primordial que se asocia con las estrategias de caza como: el ataque y acecho, así como el consumo y la capacidad de ingesta. Por otra parte debido a que aún se desconocen los mecanismos que

determinan la susceptibilidad a la depredación, el estudio de ésta tomando en cuenta el tamaño de la presa, se convierte en un escenario aún más atractivo.

Se han documentado casos en los que las preferencias alimentarias de un depredador, así como la selección del tamaño de la presa, pueden modificarse [34, 60, 61]. Es posible relacionar estos casos con la teoría de la imagen de búsqueda en donde se expone que: «el depredador al capturar y consumir a una presa podría adquirir una preferencia alimentaria sobre ella, convirtiéndose más tarde en “una presa deseada”, de manera que éste localizará más fácilmente a individuos de la misma especie y/o con características semejantes [60, 61]. Con el tiempo a medida que el depredador se vuelva experto para alimentarse de una presa en particular, la densidad de esta podría disminuir y/o dispersarse, los encuentros con el depredador disminuirán, de tal manera que la imagen de búsqueda se verá modificada y esta también disminuirá, hasta que el depredador desvíe su atención hacia otro tipo de individuos, lo que los ecólogos denominan permutación de la presa» [60, 61, 21] . Éste último no es más que el acto de cambiar la preferencia sobre un tipo de presa o individuos de la misma especie por otros más abundantes. La disminución que se observó en la probabilidad de depredación del acocil por parte del ajolote entre los experimentos de 0 y 12 tilapias, puede analizarse a través de lo señalado por Wootton quién planteó que la introducción de una especie exótica puede generar un efecto negativo en la población del depredador. Lo anterior puede ocurrir cuando: I) la especie introducida afecta directamente la abundancia del depredador de manera que se amortigua la presión de selección de éste sobre su presa. II) Disminuyendo la tasa de consumo per cápita del depredador, sin disminuir su abundancia. Para este estudio se observó el caso II.

Mientras que el efecto de la densidad de tilapia, puede analizarse a través de lo reportado por Osorio [51] el cual señala que la tilapia tiene un efecto negativo

sobre la dinámica poblacional del ajolote-acocil, dicho efecto se incrementa a medida que la densidad de tilapia aumenta. Asimismo declara que es probable que densidades bajas de tilapia no afecten el desempeño del ajolote como depredador de acocil, como ocurrió en este caso para los experimentos de 0, 2 y 4 tilapias (con escenarios idénticos para los experimentos de 0 y 2 tilapias y ofreciendo una gran similitud entre los de 0, 2 y 4 tilapias).

Los resultados de Osorio [51] así como los del presente estudio, coinciden con lo que ocurre en condiciones naturales en el ecosistema, donde se ha reportado una relación negativa entre la gran densidad de esta especie exótica y la presencia tanto de ajolote como de acocil. Los datos acerca de las densidades de ajolotes y tilapias por  $m^2$ , han sido documentadas por autores como Zambrano [73], Valiente [65] y algunas instituciones: SEMARNAT; CONABIO [17]. Señalan que tanto el acocil como ajolote son especies muy escasas este último catalogado en la lista de especies en peligro de extinción NOM-059-SEMARNAT-2010.

A través de los censos con datos al año 2006, se documentó que las densidades de tilapia y ajolote son de 0.11 individuos/ $m^2$  y de 0.0012 individuos/ $m^2$  respectivamente, lo que representa 92 veces más tilapias que ajolotes en términos de número de individuos[65]. Diversos estudios señalan que la adición de un nuevo agente al sistema; en este caso una especie introducida, es capaz de modificar las tasas de depredación mediante la competencia y/o interferencia en la caza al grado de conducir a la extinción de una o varias especies. Finke y Denno [30] documentaron que la extinción de una sola especie (de depredador o presa) puede provocar efectos cascada, los cuales tienen el potencial de cambiar de manera dramática la diversidad de especies de una red trófica. Así mismo Czech & Krausman [22], Wilcove *et al.* [68], Zambrano [70], Elvira & Almódovar [27], Molles [49], Cortes [19] exponen que: este tipo de situación ocurre frecuentemente cuando se ven involucradas especies endémicas. De tal modo que las

interacciones entre especies nativas con especies exóticas, han sido identificadas como las principales causas de declive y extinción de especies en los últimos siglos [65, 19, 71, 72]. Algunos estudios de laboratorio realizados por Osorio [51] detallan que en la interacción ajolote-tilapia-acocil, la tilapia además de causar interferencia durante la dinámica de caza ajolote-acocil en etapas adultas, también es capaz de depredar ajolotes en edades tempranas es decir, alevines y crías de ajolote y en otros casos competir con él, por una presa común (acocil). Por otra parte la estrategia/hábitos de caza posicionan al ajolote como un cazador pasivo que detecta a sus presas sólo al alcance de su cabeza [19], esta característica propicia que la tilapia afecte el desempeño del ajolote como cazador debido a que provoca interferencia durante los encuentros entre el ajolote y el acocil así como en los intentos de captura[51]. Lo anterior concuerda con lo que se observó en los experimentos: “A medida que la densidad de tilapia aumenta, la probabilidad de captura de la presa disminuye” dado que los valores más altos de depredación de los ajolotes se dieron en ausencia y en las densidades bajas de tilapia. Algunas de las ventajas que ofrece el analizar las tallas es que permite describir los parámetros demográficos de una población, así como construir modelos matemáticos más realistas [26].

Tanto en presencia como en ausencia de tilapia, el consumo preferente se concentró en tallas pequeñas de acocil: 1.8, 2.0 y 2.2 cm. Sin embargo, no olvidemos que las probabilidades de depredación se vieron afectadas por la presencia de tilapia. Cortés [19] afirma que desde edades muy tempranas de desarrollo, el ajolote es capaz de alimentarse del acocil y que los ajolotes adultos depredan acociles de diferentes tamaños, desde que estos se separan del abdomen de la madre, por lo que resultaría interesante realizar este tipo de experimentos ampliando el intervalo de tallas hacia individuos más pequeños ( $<1.8$  cm), así mismo comenta que aparentemente muestran una preferencia por el consumo de



tallas entre (1.8 cm-2.2 cm), observación que coincide con los resultados de este estudio. Cabe señalar que el estudio realizado por Cortés ofrece al depredador un sólo ejemplar de cada talla, lo que provoca un comportamiento diferencial ante cada tipo de presa. Es decir debido a que se presenta sólo un ejemplar de cada talla por depredador, una vez cubierta su preferencia alimentaria, a cada ajolote adulto le queda la opción de intentar capturas entre las tallas restantes, consumiendo inicialmente individuos de tallas pequeñas y teniendo como opción posterior a los acociles de mayor tamaño.

Hughes [23] y Rodríguez *et al.* [57] expresan que la probabilidad de captura, depende tanto de: las propiedades físicas del depredador y de la presa, así como de la relación de tamaño entre ambas. En este trabajo se encontraron 2 aspectos importantes.

1) La variedad de presas consumidas está ligada a las propiedades físicas del depredador y la presa, tales como la relación entre el tamaño y apertura de la cavidad bucal del depredador y la longitud total de la presa sin olvidar la estrategia de caza.

2) Bajo el supuesto de que los ajolotes no dejasen de atacar a sus presas independientemente de su tamaño, su eficiencia de depredación disminuye a medida que las presas utilizadas son más grandes, de tal manera que conforme se utilizan presas de mayor tamaño, éstas son menos capturadas hasta llegar a un punto en que la probabilidad de escape es muy alta y la depredación prácticamente nula.

De manera similar las probabilidades de depredación más altas (probabilidades cercanas a 100%) se registraron para las tallas de menor tamaño, en contraste las tallas más grandes presentaron las probabilidades más bajas en ocasiones casi nulas, con valores cercanos a 0. Un patrón general para todas las densidades de tilapia fue que a partir de la talla de (2.4cm) la probabilidad de

depredación disminuyó, haciéndose más evidente a medida que nos acercamos a las tallas de ( $\geq 2.8cm$ ), resultados que se ligan directamente a los atributos intrínsecos y a la biología de los organismos; por ejemplo Barbeau y Scheibling [5] reportaron que lo anterior puede atribuirse tanto al tamaño de las presa (determinado por su carga genética, las propiedades y la estructura de edades de una población) como de una mayor habilidad de escape por parte de éstas. Cabe señalar que otro factor que hay que tomar en cuenta para comprender la selección de tallas por parte del ajolote, es su estrategia de captura; la cual es esencialmente pasiva conocida también como “sit and wait”.

La eficiencia de un depredador según Hughes y Dunkin [23] es producto de tres factores:

1) La composición de la comunidad de las presas, que considera la diversidad de las especies disponibles y las características propias de cada una. En este caso la diversidad reside en la variabilidad de tamaños ofrecidos al depredador puesto que se maneja una sola especie de presa, por lo que resultaría interesante evaluar la probabilidad de caza con diferentes especies de presa.

2) Las preferencias del depredador que derivan de las presas disponibles y la selección de estas. Bajo este escenario: la disposición y composición de tallas de los experimentos estuvo en función a la composición de la población natural de acocil muestreada en el Municipio de la Marquesa.

3) La efectividad del comportamiento anti-depredatorio de la presa que incluye a las conductas directas e indirectas, como el uso de estructuras punzantes; quelas en el caso del acocil y la búsqueda de refugios fuera del alcance del depredador, para esta investigación esto resulta análogo a la posición de los filtros en las peceras y la interferencia por parte de las tilapias.

En cuanto a las densidades de acocil (20, 25, 30, 35 y 40 individuos respectivamente) los experimentos muestran que a medida que aumenta la densidad de

la presa la probabilidad de depredación para todas las tallas disminuye, dicho efecto es más fuerte si se adiciona al sistema la densidad de tilapia. Un ejemplo de ello se observa al manejar una densidad pequeña de presa donde varía la densidad de tilapia es decir; en presencia de pocas presas (20 acociles) y muchas tilapias (12 tilapias) las probabilidades de depredación son menores en comparación al experimento nulo (de 20 acociles y 0 tilapias), por lo que se sugiere que la densidad de tilapias debe considerarse como un factor sumamente importante capaz de modificar las probabilidades de caza del ajolote.

Los escenarios anteriores concuerdan con diversas hipótesis que hablan acerca de la saturación del medio y el solapamiento de nicho. A medida que aumenta el número de individuos en el sistema: presas (acociles) y competidores y/o interferencia (tilapias), la capacidad del depredador de capturar con éxito a sus presas, se convierte en un ejercicio sumamente complicado. Por lo que en un medio saturado, donde aumenta las densidades de acocil y tilapia la preferencia alimentaria del ajolote se inclina aún más por tallas menores de acocil.

## 7. Conclusiones

El presente estudio pretendió evaluar en condiciones de laboratorio, la introducción de la tilapia y de como esta especie exótica ha sido capaz de modificar la dinámica ajolote-acocil en condiciones naturales. La densidad de tilapias es un factor sumamente importante capaz de modificar la preferencia alimentaria del ajolote, repercutiendo así en la dinámica de caza ajolote-acocil y afectando el desempeño poblacional de las especies. Los experimentos realizados concluyen que la probabilidad de caza de cada talla depende de la densidad de tilapias, es posible destacar que tanto la densidad de tilapia como la densidad de acocil están correlacionadas negativamente con la probabilidad de depredación. En particular para el análisis de talla el comportamiento de los datos de los experimentos de 0, 2 y 4 tilapias arrojaron resultados similares. Sin embargo a partir de una densidad de 12 tilapias el efecto es evidente. En ausencia de tilapias el consumo preferente de talla se sitúa entre 1.8 a 2.2 cm a medida que la densidad de Tilapia aumenta la distribución de probabilidad se modifica con tendencia hacia tallas mayores situadas en el rango de 2.4 a 2.8 cm. Conocer la probabilidad de captura de la presa en función de su tamaño y la caracterización de la preferencia alimentaria del depredador marcan la pauta para estudios más profundos que den seguimiento al desarrollo poblacional y la coexistencia entre especies, mismos que pueden ser utilizados como auxiliar: en el control de plagas y/o planes de sustentabilidad. En este contexto el conocimiento de dichos estándares en especies nativas como *A. Mexicanum* y *C. Montezumae* representa una alternativa para proponer estrategias de manejo en el mantenimiento de sus poblaciones naturales.

## Referencias

- [1] M. Abdel-Fattah. *Tilapia culture*. Universidad de Alexandria, Alexandria Egipto, 2006.
- [2] D. F Aldrich, H. J., Nelson. *Linear probability, logit, and probit models*. Beverly Hill: Sage Publications., 1989.
- [3] F. W. Allendorf. Ecological and genetic effects of fish introductions: Synthesis and recommendations. *Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.*, 48:178–181., 1991.
- [4] M. B. Bain. Assessing impacts of introduced aquatic species—grass carp in large system. *Environmental Management*, 17:211–224, 1993.
- [5] M A Barbeau and R E Scheibling. BEHAVIORAL MECHANISMS OF PREY SIZE SELECTION BY SEA STARS (ASTERIAS-VULGARIS VERRILL) AND CRABS (CANCER-IRRORATUS SAY) PREYING ON JUVENILE SEA SCALLOPS (PLACOPECTEN-MAGELLANICUS (GME-LIN)). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 180(1):103–136, 1994.
- [6] P Barbosa and I Castellanos. *Ecology of Predator-Prey Interactions*. Oxford University Press, USA, 2005.
- [7] C. Townsend R. Begon, M. , Harper. *Ecology, individuals, populations and communities*. Blackwell, S.C., 1990.
- [8] D. Wood L. Bradford , D. Fellers , G. Patt. *Experimental repatriation of Mountain Yellow-legged frogs (Rana muscosa) of California in the Sierra Nevada*. Research Center. U.S. geological, Survey, Virginia, 2008.
- [9] Patrick Breheny and Woodrow. Burchett. *Visreg: visualization on regression models.*, 2014.
- [10] M. N. Bruton. Have fish had their chips the dilemma of threatened fishes. *Environmental Biology of Fish*, 43:1–27., 1995.
- [11] Kenneth P. Burnham and David R. Anderson. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, 2002.
- [12] Kenneth P Burnham, David R Anderson, and Kathryn P Huyvaert. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1):23–35, 2010.
- [13] Poot D. C., S. R. A. Novelo, and H. M. F Hernández. *ABC en el cultivo Integral de Tilapia*. Centro de Estudios Tecnológicos del Mar y Fundación produce Campeche, A.C., Campeche México, 2009.

- [14] G. C. Canonico, A. Arthington, J. K. McCrary, and M. L. Thieme. The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and freshwater ecosystems.*, 15:463–483., 2005.
- [15] M. A. Cea D' Ancona. *Análisis multivariable. Teoría y práctica en la investigación.* Síntesis, Madrid, España, 2 edition, 2004.
- [16] Jonathan M Chase, Peter A Abrams, James P Grover, Sebastian Diehl, Peter Chesson, Robert D Holt, Shane A Richards, Roger M Nisbet, and Ted J Case. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters*, 5(2):302–315, 2002.
- [17] CONABIO. Fichas de especies prioritarias. . Ajolote Mexicano (*Ambystoma mexicanum*). 2011.
- [18] Salvador Contreras-B and M Lourdes Lozano-V. Water, Endangered Fishes, and Development Perspectives in Arid Lands of Mexico. *Conservation Biology*, 8(2):379–387, 1994.
- [19] Hugo Antonio Cortés Orrellana. *Interacción de depredación en el ajolote (*Ambystoma mexicanum*) y el acocil (*Cambarellus montezumae*) Especies nativas de Xochimilco.* Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 2010.
- [20] T. A. Crowl, C. R. Twonson, and A. R. McIntosh. The impact of introduced brown and rainbow on native fish: the case of Australia. *Reviews in fish biology and fisheries*, 2:217–241., 1992.
- [21] H Curtis, N S Barnes, and A Schnek. *Biología.* Editorial Medica Panamericana, 2008.
- [22] B. Czech and P.R. Krausman. Distribution and causation of species endangerment in the United States. *Sciences*, 277:1116–1117., 1997.
- [23] S. De B. Dunkin and R.N. Hughes. Behavioural components of prey-selection by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on barnacles, *Semibalanus balanoides* (L.), in the laboratory, 1984.
- [24] L. De vos and D.T. Van Den Audenaerde. the effects of tilapia introductions in lake luhondo, rwanda. *Environmental Biology of Fishes*, 27(4):303–308., 1990.
- [25] R F. Denno and Lewis Danny. Predator Prey Interactions. In Simon A Levin, editor, *The Princeton Guide to Ecology*, chapter 2.7, pages 202–211. Princeton University press, UK, 2009.
- [26] A. Dora, G. Trejo. Relaciones de tamaño entre depredadores y presa en un grupo de passeriformes patagónicos. *Ornitología Tropical*, 18:533–541, 2007.

- [27] B Elvira and A Almodóvar. Freshwater fish introductions in Spain : facts and figures at the beginning of the 21st century. *Environmental Biology of Fishes*, 59(Supplement A):323–331, 2001.
- [28] C. H. Fernando. Impacts of fish introductions in tropical Asia and America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.*, 48:24–32, 1991.
- [29] Deborah L Finke and Robert F Denno. Predator diversity dampens trophic cascades. *Letters to nature*, 429(May):22–24, 2004.
- [30] Robert Finke, Deborah L. Denno. Predator diversity dampens trophic cascades. *Letters to nature*, 22:22–24, 2004.
- [31] V. A. Galindo. *Rasgos productivos de una población sintética de tilapia roja Pargo-UNAM segregada en tres grupos que presentan diferencia en la velocidad de crecimiento al término de la inversión sexual*. Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF., 2011.
- [32] N. Gotelli. *A primer of Ecology*. 4 edition, 2001.
- [33] L. Granado. *Ecología de comunidades: El paradigma de los peces de agua dulce*. 2005.
- [34] Guma'a S.A. The food and feeding habits of young perch, *Perca fluviatilis*, in windermere. *Freshwater Biology*, 8:177–187, 1978.
- [35] H. A. Harper. *Bioquímica ilustrada*. Mc Graw Hill, México, DF., 2001.
- [36] R.D Holt. Predation and Community Organization. In S A Levin, editor, *The Princeton Guide to Ecology*, chapter 3.3, pages 274–281. Princeton University Press, Princeton, NJ., 2009.
- [37] Lemeshow S. Hosmer, D. W. *Applied logistic regression*. John Wiley & Sons, New York, 2000.
- [38] Helga Josupej. World tilapia trade. In *Proceedings of the Second International Technical & Trade Conference & Exposition on Tilapia*, pages 3–12, Kuala Lumpur, Malaysia, 2007. Fish Marketing Information Service (Infifish) of the Food and Agriculture Organization (FAO).
- [39] David M. Lodge. Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(4):133–137, 1993.
- [40] A. Matsudaira P. Lodish, H. Berk. *Biología Celular y Molecular*. Panamericana, México, DF., 5<sup>ª</sup> edición.
- [41] M Loreau, S Naeem, P Inchausti, J Bengtsson, A Hector, D U Hooper, M A Huston, D Raffaelli, D Tilman, D A Wardle, J P Grime, and B Schmid. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543):804–8, 2001.

- [42] A.J Lotka. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
- [43] R. H. & P. R. MacArthur. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100:603–609, 1966.
- [44] M. P. Marchetti. Assessing impacts of introduced bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Biological Invasions*, 1:55–65., 1999.
- [45] K S McCann. The diversity-stability debate. *Nature*, 405(6783):228–333, 2000.
- [46] G. K. Meffe. Effect of abiotic disturbance on coexistence of predator-prey fish species. *Ecology*, 65:1525–1534., 1984.
- [47] G. K. Meffe and S. L. Pimm. Principles of conservation Biology. chapter Community, pages 235–238. Sunderland, Sinauer., 1997.
- [48] A. Minelli. Predation. In S.E. Jorgensen and B.D. Fath, editors, *Encyclopedia of Ecology*, chapter 4, pages 2923–2929. Elsevier, Oxford, 2 edition, 2008.
- [49] R. Molles. *Ecología conceptos y aplicaciones*. Mc Graw-Hill, 2006.
- [50] P J Morin. *Community Ecology*. Wiley, 2011.
- [51] L. A. Osorio. *Determinación de la Respuesta Funcional del Ajolote (*Ambystoma mexicanum*) y modelación de su dinámica de crecimiento en presencia de Tilapia (*Oreochromis niloticus*)*. Tesis de maestría, UNAM, México D.F., 2013.
- [52] L. A. Osorio. *Determinación de la respuesta funcional del ajolote (*Ambystoma Mexicanum*) y modelación de su dinámica de crecimiento en presencia de Tilapia (*Oreochromis Niloticus*)*. PhD thesis, Universidad Autónoma de México, 2013.
- [53] J. E. Pérez, L. Huaquín, and M. Nirchio. Riesgos de la introducción de la tilapia en ecosistemas acuáticos de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77:195–199., 2004.
- [54] Juan Quiroz, Rodrigo Wiff, Claudio Gatica, and Elson Leal. Composición de especies, tasas de captura y estructura de tamaño de peces capturados en la pesquería espinelera artesanal de rayas en la zona sur-austral de Chile, 2008.
- [55] R Coreteam. R: a language environment for statistical computing, 2014.
- [56] J. Roberts, L. Oswald, and P. Thompson. Effect of carp, *Cyprinus carpio* L., an exotic benthivorous fish, on aquatic plants and water quality in experimental ponds. *Marine & Freshwater Research*, 46(8):1171–1180., 1995.



- [57] S. M. Rodríguez. *Biología y sistemática de los Cámbaridos del sudeste de México y su potencial aprovechamiento en la acuicultura*. Doctorado, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, 1999.
- [58] M L Rosenzweig and R H MacArthur. Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions. *The American Naturalist*, 97(895):209–223, 1963.
- [59] A Sih, G Englund, and D Wooster. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(9):350–355, 1998.
- [60] T.M. Smith, R. L., Smith. *Ecology*. Addison Wesley, Madrid, España, 4ª edición, 2000.
- [61] Smith R. Smith T. *Ecología*. Pearson, Madrid, España, 6 edición, 2007.
- [62] F. Starling, X. Lazzaro, C. Cavalcanti, and R. Moreira. Contribution of omnivorous tilapia to eutrophication of a shallow tropical reservoir: evidence from a fish kill. *Freshwater Biology*, 47:2443–2452., 2002.
- [63] R. J. Taylor. The functional response: the influence of predatory behavior upon dynamics. In R. J. Taylor, editor, *Predation*, pages 82–100. Chapman and Hall, New York, 1984.
- [64] Colin R Townsend. Invasion biology and ecological impacts of brown trout *Salmo trutta* in New Zealand. *Biological Conservation*, 78(1-2):13–22, 1996.
- [65] E. Valiente-Riveros. *Efecto de los peces introducidos en Xochimilco, en la población del ajolote*. Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 2006.
- [66] Vito Volerra. *Lecons sur la théorie Mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier- Villars, Paris, FR., 1931.
- [67] P. H. Warren. Structural constraints on food web assembly. In M.E. Hochberg, C. Clobert, and R. Barbault, editors, *Aspects of the Genesis and Maintenance of Biology Diversity*, pages 142–161. Oxford University Press, Oxford, 1996.
- [68] David S Wilcove, David Rothstein, Jason Dubow, Ali Phillips, and Elizabeth Losos. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48(8):607–615, 1998.
- [69] J T Wootton. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1):443–466, 1994.
- [70] L. Zambrano and C. Macías-García. Impact of introduced Fish for Aquaculture in Mexican Freshwater. chapter Nonindigen. México, DF., 1999.

- [71] L. Zambrano, V. H. Reynoso, and G. Herrera. Abundancia y estructura poblacional del axolotl (*Ambystoma mexicanum*) en los sistemas dulcea-cuícolas de Xochimilco y Chalco, 2004.
- [72] L. Zambrano, E. Vega, G. Herrera, E. A. Prado, and V. Reynoso. A population matrix model and population viability analysis to predict the fate of an endangered species in a highly managed water system. *Animal Conservation*, 10:297–303, 2007.
- [73] Luis Zambrano, Elsa Valiente, and M Jake Vander Zanden. Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions*, 12(9):3061–3069, 2010.

## Código para realizar los análisis

```
# Librerías
library(aod)
library(ggplot2)
library(visreg)
# Path de los datos
path <- "~/Dropbox/anova_clara/datos"
# Directorio de trabajo
setwd(path)
archivos <- list.files(pattern=".csv")
nombre_pdf_talla <- paste0("d",seq(20,40,by=5), "_Talla.pdf")
nombre_graf_talla <- paste0("densidad ", seq(20,40,by=5))
nombre_pdf_peso <- paste0("d",seq(20,40,by=5), "_Peso.pdf")
nombre_graf_peso <- paste0("densidad ", seq(20,40,by=5))
nombre_csv_talla <- paste0("Probabilidades_", seq(20,40,by=5), "_Talla.csv")
nombre_csv_peso <- paste0("Probabilidades_", seq(20,40,by=5), "_Peso.csv")
# Funcion logit
logit <- function (inter, coef_dens_til,dens_til,coef_talla,talla) {
  return(inter+coef_dens_til*dens_til^2+coef_talla*talla)
}
# Funcion logisitica
logistica <- function(x) {
  exp(x)/(1+ exp(x)) }
tallas <- seq(1.8,3,by=.2)
pesos <- seq(0.1,0.5,by=0.1)
# Directorios donde se guardaron los archivos generados
# dir.create("graficas_talla_U")
# dir.create("graficas_peso_U")
# dir.create("Tablas_talla")
# dir.create("Tablas_peso")
#-----
# Comienza loop para automatizar el analisis
# 1.- Leer datos
# 2.- Ajustar modelos
# 3.- Extraccion de coeficientes
# 4.- Aplicar funcion logistica
# 5.-
#-----
for (i in 1:length(archivos)){
  datos <- read.csv(archivos[i],header=TRUE)
  mod_e_talla <- glm(depredado ~ I(densidad_til^2) + talla,
  family=binomial("logit"),data=datos)
  mod_e_peso <- glm(depredado ~ I(densidad_til^2) + peso,
  family=binomial("logit"),data=datos)
  # Coeficiente talla
  coefi_T <- coef(mod_e_talla)
  # Para simulacion prob de depredacion (tallas)
  til_talla_0 <- round(logistica(logit(inter=coefi_T[[1]],coef_dens_til=coefi_T[[2]],
  dens_til=0,coef_talla=coefi_T[[3]],tallas)),4)

  til_talla_2 <- round(logistica(logit(inter=coefi_T[[1]],coef_dens_til=coefi_T[[2]],
  dens_til=2,coef_talla=coefi_T[[3]],tallas)),4)

  til_talla_4 <- round(logistica(logit(inter=coefi_T[[1]],coef_dens_til=coefi_T[[2]],
  dens_til=4,coef_talla=coefi_T[[3]],tallas)),4)
```

```

til_talla_12 <- round(logistica(logit(inter=coefi_T[[1]],coef_dens_til=coefi_T[[2]],
dens_til=12,coef_talla=coefi_T[[3]],tallas)),4)

# Coeficiente peso
coefi_P <- coef(mod_e_peso)
# Para simulacion prob de depredacion (peso)
til_peso_0 <- round(logistica(logit(inter=coefi_P[[1]],coef_dens_til=coefi_P[[2]],
dens_til=0,coef_talla=coefi_P[[3]],pesos)),4)

til_peso_2 <- round(logistica(logit(inter=coefi_P[[1]],coef_dens_til=coefi_P[[2]],
dens_til=2,coef_talla=coefi_P[[3]],pesos)),4)

til_peso_4 <- round(logistica(logit(inter=coefi_P[[1]],coef_dens_til=coefi_P[[2]],
dens_til=4,coef_talla=coefi_P[[3]],pesos)),4)

til_peso_12 <- round(logistica(logit(inter=coefi_P[[1]],coef_dens_til=coefi_P[[2]],
dens_til=12,coef_talla=coefi_P[[3]],pesos)),4)

prob_talla <- data.frame(Talla=tallas,Desida_0_T=til_talla_0,Desida_2_T=til_talla_2,
Desida_4_T=til_talla_4,Desida_12_T=til_talla_12)

prob_peso <- data.frame(Peso=pesos, Densidad_0_T=til_peso_0,Densidad_2_T= til_peso_2,
Densidad_4_T= til_peso_4,Densidad_12_T= til_peso_12)

write.csv(prob_talla,paste0("Tablas_talla/", nombre_csv_talla[i]),row.names=FALSE)
write.csv(prob_peso,paste0("Tablas_peso/", nombre_csv_peso[i]),row.names=FALSE)

pdf(file=paste0("graficas_talla_U/",nombre_pdf_talla[i]),height=6, width=10)

visreg2d(mod_e_talla, "talla", "densidad_til",whitespace=2,
plot.type = "persp",col="blue",scale="response",
main=paste("Probabilidad de ser depredado",nombre_graf_talla[i]),
xlab= "Talla acocil (cm)", ylab= "Densidad de tilpia (individuos)",
theta=120, zlab="Probabilidad de ser depredado")
dev.off()

pdf(file=paste0("graficas_peso_U/",nombre_pdf_peso[i]),height=6, width=10)

visreg2d(mod_e_peso, "peso", "densidad_til",whitespace=2,
plot.type = "persp",col="blue",scale="response",
main=paste("Probabilidad de ser depredado",nombre_graf_peso[i]),
xlab= "Peso acocil (g)", ylab= "Densidad de tilpia (individuos)",
theta=120, zlab="Probabilidad de ser depredado")
dev.off()
}

```