

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Análisis de la morfología caníbal en larvas de *Ambystoma* spp. (AMPHIBIA:CAUDATA) en cautiverio.

TESINA

Que para obtener el título de

BIÓLOGO

PRESENTA

César Aldebarán González Márquez

Directora de Tesina

Dra. Sandra Fabiola Arias Balderas







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.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, quienes me cobijaron y me dieron la oportunidad y el conocimiento necesario para culminar mi etapa profesional con este trabajo.

Al ajolotario y vivario de la FES Iztacala por brindarme la confianza y las herramientas para cumplir mis metas académicas.

A todos mis profesores de asignaturas, que me orientaron, me enseñaron y me capacitaron durante toda mi carrera profesional.

A mi directora de tesis la Doctora Sandra Fabiola Arias Balderas, por permitirme ser parte del laboratorio y apoyarme en este trabajo, gracias por su orientación, conocimiento, experiencia y confianza, también por su paciencia durante todo este tiempo. A mis sinodales: Mtro. Felipe Correa Sánchez, Dr. Diego de Jesús Chaparro Herrera, Biol. Marisela Soriano Sarabia y Biol. Raúl Rivera Velázquez gracias a sus acertadas observaciones, correcciones y consejos pude culminar este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi hija Naty porque desde que naciste me haz hecho más humano, más responsable, más empatico, comprometido y cariñoso. Porque día a día me das energía y motivación para seguir adelante por difícil que sea la situación. Porque todos los días me recuerdas junto a tu madre lo hermoso que es vivir.

A mi esposa Pao por aguantarme en mis peores momentos y estar conmigo en las mejores experiencias, por insistir hasta el cansancio para que concluyera este trabajo, porque sin ti esto no sería posible y finalmente por darme el mejor regalo que pudiera tener. Una hermosa familia.

A mi padre por enseñarme que debo ser lo mejor que pueda ser y que debo luchar hasta el último de mis días. Y que, aunque ya no te encuentras con nosotros me sigues apoyando desde donde te encuentres con la inteligencia y estoicismo que siempre te caracterizo.

A mi "hermano" Dal por brindarme su amistad y demostrarme que ser autentico, dedicado y comprometido garantiza dejar huella en toda persona que te rodee. Se que a lado de mi padre allanaran el camino para cuando deba caminarlo a su lado.

A mi abuelo por enseñarme que siempre hay algo nuevo que aprender. Todos los días intentaba sorprenderte en la cena con conocimiento especializado de mi carrera y todos los días el sorprendido era yo porque tu ya lo sabias y mas sorprendente aun me enseñabas un extra que yo desconocía.

A mi madre por su dedicación y compromiso para educarme, por ser dura y a la vez amorosa como solo tu sabes má porque gracias a ti hoy soy la persona que soy y espero siempre poder hacerte sentir orgullosa de lo que a través de mi haz logrado.

A mi abuelita, porque no todo en la vida tiene que ser sacrificio tortuoso, gracias abue por consentirme tanto y apoyarme incluso cuando no estuvieras de acuerdo con mi decisión, gracias por dejarme experimentar y aprender de mis errores.

A mis hermanas Ingrid e Ilse porque aunque fuimos educados por los mismos padres somos tan diferentes y me hizo comprender que no importa el camino, con

buenas bases y un objetivo claro podemos ser tan excelentes personas como ellas. Las quiero mucho hermanas.

A mis compañeros y amigos de la carrera gracias a todos por las experiencias y aventuras a su lado, formaron parte de una de las etapas más maravillosas de mi vida no coloco el nombre de todos ustedes porque la lista seria incluso mas larga que mi pequeño trabajo.

INDICE

INTRODUCCION	1
ANTECEDENTES	3
OBJETIVOS.	4
General.	4
Particulares.	4
MATERIAL Y MÉTODOS	5
1 CAPITULO I. CANIBALISMO	ϵ
1.1 CANIBALISMO EN EL REINO ANIMAL	ϵ
1.2 CLASIFICACIÓN DEL CANIBALISMO	ϵ
1.2.1 Según el estadio de desarrollo de la presa	7
1.2.2 Según la relación genética del caníbal y la presa.	7
1.2.3 Según la relación de edades del caníbal y la presa	7
1.3 VARIABLES ECOLÓGICAS QUE CONTRIBUYEN AL CANIBALISMO EN ANIMALES.	8
1.3.1 Factores intraespecíficos endógenos	8
1.3.1.1 Estado nutricional	8
1.3.1.2 Tamaño, edad y estadio de desarrollo. Disparidad de tallas	8
1.3.1.3 Falta de parentesco genético	g
1.3.2 Factores intraespecíficos exógenos	g
1.3.2.1 Alimento	g
1.4 BENEFICIOS Y DESVENTAJAS DEL CANIBALISMO.	9
2. CAPITULO II. BIOLOGÍA DE Ambystoma spp.	11
2.2 DESCRIPCIÓN TAXONÓMICA	11
2.3 FISIOLOGÍA	13
2.4 CICLO DE VIDA	14
2.4.1 Reproducción	14
2.4.2 Fecundación	14
2.4.3 Embrión	15
2.4.4 Formación de estructuras orgánicas	15
2.4.5 Eclosión, larva y adulto.	16

2.5 HABITAT	16
2.6 DISTRIBUCIÓN	17
2.7 FACTORES DE RIESGO	18
3. CAPITULO III. CONSERVACIÓN EX SITU DE Ambystoma	19
3.1 MANTENIMIENTO EN CAUTIVERIO	19
3.2 CARACTERISTICAS DE LOS ACUARIOS	20
3.3 ALIMENTACIÓN	23
3.3.1 Crías recién eclosionadas	23
3.3.2 Crías	24
3.3.3 Juveniles	24
3.3.4 Adultos	24
3.3 REPRODUCCIÓN EN CAUTIVERIO	24
3.5 CANIBALISMO EN EL GÉNERO <i>Ambystoma</i> EN CAUTIVERIO.	26
3.5.1 Problemática de Ambystoma mexicanum en Xochimilco.	28
4. CAPITULO IV. PROPUESTA TEORICA EXPERIMENTAL.	29
CONCLUSIONES	32
BIBLIOGRAFÍA	33

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

INTRODUCCIÓN

Figura 1. A Dientes vomerianos de un morfo típico de <i>Ambystoma mavortium</i> . B y C Dientes vomerianos de un morfo caníbal de <i>A. mavortium</i> . Tomada de McLean, 2016
CAPITULO II BIOLOGÍA DE <i>Ambystoma</i> spp.
Figura 2. Esquema de <i>Ambystoma</i> spp. Tomado de SEMARNAT, 201811
Figura 3. Anatomía de <i>Ambystoma</i> : Tomado de Wright: Amphibian medicine and captive husbandry, 200112
Figura 4. El desarrollo de <i>Ambystoma</i> abarca tres etapas: embrionaria, larvaria y adulta. La adultez comenzará un par de semanas después de la formación de las extremidades. Un organismo completamente maduro, con capacidad para reproducirse, se constituirá entre los 18 meses y dos años. Tomada de Gaceta UNAM Numero 5306. Enero 2021
Figura 5. Mapa de distribución potencial de las especies de <i>Ambystoma</i> . Tomada de SEMARNAT, 201817
CAPITULO III CONSERVACIÓN EX SITU DE Ambystoma
Tabla 1. Parámetros fisicoquímicos para el mantemiento del axolote, tomado se Servin, 201120
Figura 6. A Bomba de aire ELITE 802 con regulador de aire manguera y filtro de esquina. B Filtro BOYU SP-603E. C Filtro de esquina. Tomada del Manual básico para el cuidado en cautiverio del ajolote de Xochimilco (<i>Ambystoma mexicanum</i>). Laboratorio de Restauración Ecológica IB-UNAM 2013
Figura 7. A y B Crías alimentadas con tubifex, Tomada del Manual básico para el cuidado en cautiverio del ajolote de Xochimilco (<i>Ambystoma mexicanum</i>).
Laboratorio de Restauración Ecológica IB-UNAM 201323

CAPITULO VI PROPUESTA TEÓRICA EXPERIMENTAL

Figura 8. Ejemplificación de Landmarks (puntos rojos) en la salamandra Hynob	ius
retardatus. Tomada de Zelditch 2012	29
Figura 9. Variables morfométricas utilizadas para describir la forma y el tamaño	de
la cabeza de las larvas de Ambystoma macrodactylum colombianum. Tomada o	de
Susan 1992	29

INTRODUCCIÓN

El canibalismo, la matanza y el consumo, al menos parcial, de las especies, es omnipresente en las comunidades naturales. Se ha registrado en más de 1.300 taxones de animales, desde protistas y rotíferos, pasando por invertebrados, hasta vertebrados (Woodward et al. 2005). Se sabe que el canibalismo afecta la dinámica de una comunidad, pero la intensidad de estos efectos depende fundamentalmente de las tasas de canibalismo, las cuales pueden variar tanto dentro de una misma especie como entre ellas. Parte de esta variación puede explicarse por diferentes factores: los ecológicos, la disponibilidad de recursos (Rudolf 2008), la presencia de depredadores y la estructura de la población (Persson et al. 2003). Sin embargo, se ha demostrado que existe una variación genética sustancial y la herencia de la propensión al canibalismo en anfibios (Cohen et al. 2005).

Los anfibios son sumamente importantes para los ecosistemas ya que son depredadores de grandes cantidades de insectos y muchos renacuajos son controladores de algas, además por su "doble vida" y debido a que las larvas son muy sensibles a agentes químicos presentes en el agua, son también considerados muy buenos bioindicadores de la salud ambiental, principalmente de los ambientes acuáticos (Diaz, 2003), no obstante, el humano tiene una estrecha relación con estos organismos, por ejemplo, en la gastronomía siguen estando presentes en guisados picantes, caldos y tamales, muchos de ellos destinados en la antigüedad a los grandes señores y actualmente en la comida gourmet. La medicina tradicional no los ha dejado de lado y se les incluye en rituales de sanación (limpias, curar de espanto), así como en infusiones tales como: jarabe para la tos, para diabetes e incluso como afrodisíaco. En la parte mística y religiosa también están representados como deidades o mensajeros de los dioses, un ejemplo claro de esto es el dios Xólotl mellizo de Quetzalcóatl, una figura muy importante y ampliamente conocida hasta en la actualidad (Aguilar, 2010).

Pero esta estrecha relación ha propiciado el excesivo aprovechamiento de los anfibios y el deterioro de su hábitat. Todo esto ha desencadenado que poco más de

la mitad de las especies que habitan en territorio mexicano se encuentre en alguna categoría de riesgo de extinción (SERMARNAT, 2010).

Uno de los grupos de anfibios que ha sido mayormente afectado es el género *Ambystoma*, llegando incluso al borde de la extinción para varias de sus especies, por lo que se ha tenido que recurrir a la conservación *ex-situ* para, de esta manera poder conservar su genoma y reproducirlos para posteriores programas de reintroducción (Lavilla, 2000). Si bien existen muchos factores para lograr con éxito la supervivencia de una camada de *Ambystoma* en cautiverio (tales como la calidad del agua y sus parametros fisicoquímicos), uno de los más importantes es tratar de disminuir la mortalidad en etapas larvarias prestando atención a la correcta alimentación y a mantener a los organismos en contenedores adecuados, separados de acuerdo al tamaño y evitar las altas densidades de población para impedir el canibalismo (Servin, 2011).

Algunos estudios han registrado en etapas larvarias de algunos ajolotes, morfos caníbales específicos como cabezas significativamente más largas y anchas, así como dientes vomerianos más grandes (Figura 1), que sus congéneres del mismo tamaño criados en el laboratorio (Susan et al.,1993), esto ayuda a identificar de manera oportuna a larvas caníbales y retirarlas de la camada para una mayor supervivencia de los organismos.

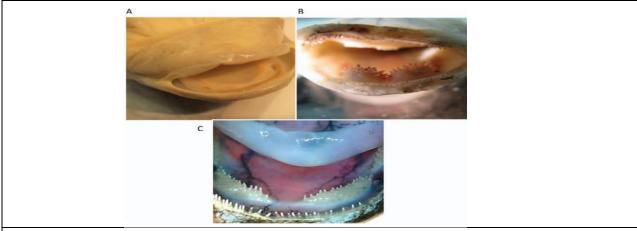


Figura 1. A Dientes vomerianos de un morfo típico de *Ambystoma mavortium*. **B** y **C** Dientes vomerianos de un morfo caníbal de *A. mavortium*. Tomada de McLean, 2016

ANTECEDENTES

Collins y Cheek en 1983 estudiaron una población de *Ambystoma tigrinum nebulosum* encontrando un polimorfismo caníbal que implica la aparición de morfos maduros branquiados y metamorfoseados en la misma población, controlados por el medio ambiente.

Nyman y colaboradores en 1993 examinaron el tamaño del cuerpo y las dimensiones de la cabeza en relación con el canibalismo en larvas de una salamandra que se reproduce en otoño, *Ambystoma annulatum* encontrando que la distribución del tamaño corporal fue amplia y discontinua.

Susan y colaboradores trabajaron con una población de *Ambystoma macrodactylum columbianum* en 1993 y observaron que las larvas poseían cabezas significativamente más largas y anchas, así como dientes vomerianos más grandes, que sus congéneres del mismo tamaño criados en el laboratorio durante 1 año.

Jefferson y colaboradores en 2014 estudiaron dos especies de salamandras larvarias, *Ambystoma macrodactylum y A. annulatum*. Los resultados de este estudio sugieren que existe relación entre canibalismo y la morfología de la cabeza (presentando una cabeza más grande) en ambas especies de salamandras larvarias.

OBJETIVOS.

General.

 Realizar una revisión bibliográfica de trabajos enfocados en la morfología caníbal del género Ambystoma spp.

Particulares.

- Recopilar información sobre la morfología caníbal en el género Ambystoma
- Plantear una propuesta de mejora en el mantenimiento en cautiverio del género *Ambystoma* spp. mediante la cual se apliquen los conceptos que de la investigación bibliográfica surjan.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizó una revisión bibliográfica de los temas que engloban el canibalismo desde su definición y tipos, hasta su beneficio adaptativo y desventajas, se describieron las características taxonómicas, fisiológicas, reproductivas y hábitat del género *Ambystoma*.

Por otro lado se abordó la problemática actual del género *Ambystoma* en su ambiente natural, sus causas y su relación con los ambientes antrópicos y actividades agrícolas y la importancia de su reproducción ex situ, así como los pasos y cuidados de la camada hasta el éxito promedio de supervivencia en laboratorio, dando entrada a un panorama de estudios relacionados con la morfología caníbal.

Por último, se señaló la importancia de algunas especies como *Ambystoma mexicanum* y si existen mecanismos utilizados para la mitigación del canibalismo en camadas de larvas de esta especie que se reproducen de manera *ex situ* y se planteó una propuesta teórica aplicada junto con un diseño experimental.

1 CAPITULO I. CANIBALISMO

1.1 CANIBALISMO EN EL REINO ANIMAL

El canibalismo, definido como depredación intraespecífica, no es una conducta anormal y puede encontrarse en una amplia variedad de animales. Cuando se investiga la biología del canibalismo, la primera idea que surge es que dicha conducta tiene ciertos costos, lo cual implica que deberá tener algunos beneficios para la especie. Un individuo caníbal se beneficia directamente al satisfacer sus requerimientos nutricionales o energéticos, e indirectamente al recuperar la inversión reproductiva cuando las condiciones son tan adversas que no permitirán la supervivencia de sus crías (Elgar y Crespi, 1992).

El canibalismo tiene varias implicaciones ecológicas y evolutivas, por ejemplo, puede llegar a ser una causa significativa de mortalidad, y tener una fuerte influencia denso-dependiente en la dinámica poblacional de determinada especie ya que cuando se habla de canibalismo, se hace referencia a la muerte y consumo parcial o total de un individuo por otro que es de la misma especie (Fox, 1975), este comportamiento ha sido observado en más de 1300 especies (Polis, 1981), dichas especies comprenden organismos tan disímiles desde el punto de vista filogenético como eucariotas y primates, pasando por arácnidos, insectos, gasterópodos, peces, anfibios, aves y roedores y usualmente está asociado con una asimetría entre el individuo caníbal y su presa: en general, la víctima se halla en un estadio de vida más vulnerable que el caníbal; los adultos consumen juveniles y huevos, y a su vez los juveniles consumen otros juveniles y huevos, siendo el canibalismo entre adultos particularmente raro (Elgar & Crespi, 1992).

1.2 CLASIFICACIÓN DEL CANIBALISMO

Se pueden encontrar en la literatura distintas clasificaciones del canibalismo en animales. Una completa clasificación fue propuesta por Smith & Reay (1991), según el estadio de desarrollo de la presa, la relación genética del caníbal y la presa, y la relación de edades del caníbal y la presa.

1.2.1 Según el estadio de desarrollo de la presa

- Canibalismo sobre huevos: este es uno de los casos de canibalismo más común; la depredación se produce sobre las ovas fertilizadas no eclosionadas, por lo tanto la presa es pasiva.
- Canibalismo sobre larvas, juveniles y adultos: el canibalismo ocurre sobre esos estadios posteriores a la eclosión del huevo. Este tipo de canibalismo demanda algún grado de depredación activa, aunque existe un período de duración variable posterior a la eclosión en el que la captura de la larva no requiere más esfuerzo que la depredación sobre huevos.

1.2.2 Según la relación genética del caníbal y la presa.

- Canibalismo filial (filial cannibalism): implica el canibalismo de los padres sobre las crías, independientemente del estadio de las mismas.
- Canibalismo de hermanos (sibling cannibalism): el canibalismo entre hermanos también es independiente del estadio de desarrollo de éstos.
- Canibalismo no sanguíneo (non-kin cannibalism): este canibalismo es común entre peces con fertilización externa, y se produce presumiblemente entre individuos no emparentados.

1.2.3 Según la relación de edades del caníbal y la presa

- Canibalismo intracohortes: aquí el canibalismo actúa sobre miembros de la misma cohorte. En este caso, el caníbal y la presa pertenecen a la misma clase anual.
- Canibalismo intercohortes: el canibalismo se produce sobre miembros de una cohorte de edad menor. El caníbal pertenece a una cohorte de mayor edad, aunque no necesariamente involucra canibalismo filial.

1.3 VARIABLES ECOLÓGICAS QUE CONTRIBUYEN AL CANIBALISMO EN ANIMALES.

En general son varios los factores citados en la literatura como responsables de condicionar y promover el canibalismo, sin embargo abordaremos los descritos por Polis en 1981 quien los separa en dos categorías: la primera, definida como factores intraespecíficos endógenos, se refiere a todas las características que tienen que ver con la especie, como la condición nutricional del individuo, diferencia de tallas, edad y estadio de desarrollo entre los adultos y sus crías y reconocimiento de parentesco entre el caníbal y su víctima; la segunda, indicada como factores intraespecíficos exógenos, la cual está asociada al hábitat en donde reside la especie. Entre estos factores podemos citar la disponibilidad de alimento y refugio.

1.3.1 Factores intraespecíficos endógenos

1.3.1.1 Estado nutricional

El canibalismo está facilitado bajo condiciones de escasa disponibilidad o calidad de alimento al incrementarse la duración y área de la actividad de forrajeo (Polis, 1981). Algunos factores pueden explicar el por qué la hambruna o la disminución del alimento alternativo promueven el canibalismo. Primero, la hambruna generalmente aumenta la actividad de forrajeo ya que se dispara la conducta de búsqueda de alimento (Polis, 1981). En segundo lugar, los depredadores adquieren una tendencia a expandir su dieta más allá de los límites de presas apetecibles durante períodos de hambruna o niveles bajos de alimento (Polis, 1981).

1.3.1.2 Tamaño, edad y estadio de desarrollo. Disparidad de tallas

En general, los animales de mayor tamaño y edad suelen ser caníbales más voraces que los más jóvenes y pequeños. Algunos otros estadios de desarrollo son también vulnerables al canibalismo como los huevos y crías recientes, ricos en energía y nutrientes, son relativamente indefensos a menos que exista algún tipo de cuidado parental, esto sucede en el caso de algunos anfibios como sucede en el caso de *Ambystoma microdactylium* (Bry & Gillet, 1980).

1.3.1.3 Falta de parentesco genético

Un factor que opera suprimiendo o disminuyendo el canibalismo es el parentesco genético en donde algún grado de reconocimiento entre individuos emparentados puede operar en al menos ciertos anfibios como en el caso de *Ambystoma tigrinum nebulosum*, por lo cual el canibalismo de parientes cercanos es evitado o suprimido. El reconocimiento de parentesco puede operar entre hermanos o entre padres y la prole (Loekle et al., 1982).

1.3.2 Factores intraespecíficos exógenos

1.3.2.1 Alimento

Probablemente, uno de los factores ecológicos que favorece el canibalismo y se encuentra en muchas especies es la escasa disponibilidad de alimento alternativo, el cual depende también de la densidad de la población. Los trabajos sobre canibalismo generalmente carecen de información sobre el tipo de alimentación que posee el depredador. Como hemos señalado anteriormente, la disponibilidad de alimento afecta la depredación intraespecífica, existiendo numerosos estudios que indican una relación inversa entre el canibalismo y la disponibilidad de presas alternativas (Fox, 1975).

1.4 BENEFICIOS Y DESVENTAJAS DEL CANIBALISMO.

Del canibalismo pueden obtenerse varios beneficios. En primer lugar, la alimentación con otras larvas ofrece una fuente adicional de nutrientes particularmente de proteínas (Alamo, 1996), que puede llevar a un mayor crecimiento y acelerar el desarrollo (Summers, 1999). Esto se debe a que el tejido animal tiene una mayor cantidad de proteínas y una menor cantidad de lípidos y carbohidratos que el tejido vegetal (De Angilis 1979). Sin embargo, también existen costos asociados a este comportamiento. En primer lugar, existe el costo de lesionarse al atacar a la presa, y de gastar demasiada energía al subyugarla (Pfennig *et al.* 1998). Asimismo, se ha reportado que uno de los principales costos del canibalismo es la transmisión de patógenos (Pfennig *et al.* 1998). Finalmente, cuando el canibalismo entre hermanos ocurre en exceso, el caníbal puede afectar la propagación de genotipos similares al suyo, lo cual es desventajoso en términos

del *fitness* inclusivo (Crump 1983). Se ha demostrado que, en algunas especies, los caníbales evitan en lo posible alimentarse de sus parientes como en el caso de *Ambystoma tigrinum nebulosum* (Summers & Symula 2001). Por otro lado, individuos de otras especies tales como *Ambystoma macrodactylum...*. se alimentan principalmente de su progenie, lo que ha sido interpretado como una estrategia adaptativa cuando la probabilidad de reproducción de los sacrificados es baja (Pfennig, 1997).

Ahora bien, gran parte de los registros de canibalismo en ajolotes ocurren en etapas larvarias, y en condiciones de laboratorio; muy escasos son los registros en condiciones de campo (Pájaro, 1996).

2. CAPITULO II. BIOLOGÍA DE Ambystoma spp.

2.1 CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

Reino:	Animalia
Phylum:	Chordata
Clase:	Amphibia
Orden:	Caudata
Familia	Ambystomatidae
Género:	Ambystoma
Especie:	Ambystoma spp.

La familia *Ambystomatidae* está representada por 37 especies de salamandras y ajolotes distribuidos en América. En México se encuentran 17 especies (Frost, 2018), de las cuales 16 son endémicas (Mendoza-Almeralla, et al., 2015). La distribución de los ambistomátidos es en Canadá, Estados Unidos, y México (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayen, 2010).

2.2 DESCRIPCIÓN TAXONÓMICA

Dentro de la familia Ambystomatidae encontramos a los Ajolotes y achoques que

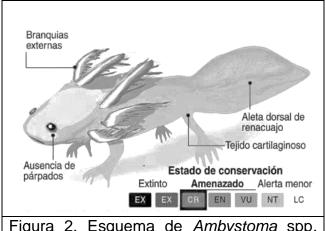


Figura 2. Esquema de *Ambystoma* spp. Tomado de SEMARNAT, 2018.

son anfibios del género *Ambystoma*; presentan un cuerpo parecido al de una lagartija, con piel lisa, glandular y húmeda (Afful et al., 2018).

La longitud promedio de la cabeza a la cola es de aproximadamente 23 cm, su peso varia de 60 a 110 g en su estado adulto y muestran doce pliegues costales en cada lado del cuerpo, la cola es algo aplanada

lateralmente, carecen de párpados y presentan pulmones y branquias (Shapiro, 2005). Tienen una boca de gran capacidad y dientes diminutos que se disponen en hileras a la entrada, tienen alrededor de 126 dientes maxilares y premaxilares, de 18 a 20 dientes vomero-palatinos con lengua retráctil como la de las ranas (Majchrzak A. 2004). Poseen patas con cuatro dedos en los miembros anteriores y cinco en los posteriores, careciendo de uñas. Su coloración varía entre café, negro, verde, manchados, amarillos y algunas veces rosados, existiendo también ajolotes albinos. El color de los ajolotes depende de ciertas células con pigmento que reflejan la luz llamadas *cromatóforos*. Son comunes en los anfibios, peces y algunos otros animales, como los pulpos o ciertos moluscos. Los cromatóforos pueden dividirse en diferentes tipos dependiendo del color del pigmento que tengan: a) los melanóforos contienen un pigmento marrón negruzco llamado eumelanina, b) los xantóforos. carotenoides pigmentos amarillos rojizos У conocidos como pteridinas y c) iridóforos, unos compuestos orgánicos denominados purinas que, al cristalizarse, producen una iridiscencia brillante (Frost, 2018).

Existen ajolotes albinos, es decir, su coloración es amarillenta o blanquecina con branquias y ojos rojos (Frost, 2018), lo que significa que están ausentes las proteínas que producen los genes que codifican para los cromatóforos. Existen ajolotes blancos (leucísticos), que sí producen células con pigmento de manera normal; sin embargo, durante su desarrollo, estas células pigmentarias nunca migran a todas las partes del embrión, lo que resulta en la coloración blanca. A diferencia de los ajolotes albinos, éstos presentan ojos oscuros y no rojos (Frost, 2019). Los ajolotes hipermelanísticos, por el contrario, tienen una pigmentación muy oscura o negra, resultado de que no tienen células pigmentarias reflectantes, es decir, no tienen iridóforos (Frost, 2018).

A diferencia de lo que les ocurre a las salamandras y otros anfibios metamorfoseados, los ajolotes no presentan muda de piel. En algunas especies los adultos son paedomórficos o neoténicos, es decir, que alcanzan la madurez sexual

con características larvarias, por ejemplo, la retención de branquias y la permanencia de su forma acuática (Lemos-Espinal, 1999).

2.3 FISIOLOGÍA

El sistema respiratorio consta de tres pares de branquias externas, cartilaginosas y ramificadas colocadas detrás de la base de la cabeza, la respiración se realiza como un intercambio de gases a favor del gradiente: El oxígeno del agua pasa a

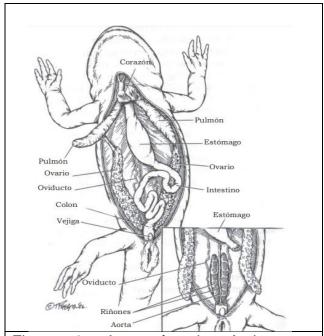


Figura 3. Anatomía de *Ambystoma*: Tomado de Wright: Amphibian medicine and captive husbandry, 2001.

los capilares, se distribuye a la sangre y el dióxido de carbono sale al agua, en la caja torácica se albergan pulmones que no participan en las funciones respiratorias (Frías-Alvarez et al., 2010).

Poseen un tracto gastrointestinal corto y simple. Para comer, este animal abre la boca y absorbe al alimento, junto con agua, y lo traga entero. La cavidad oral se separa del esófago por un esfínter, similar a la glotis (Afful et al., 2018).

Se ha documentado que *Ambystoma* se alimenta de insectos del orden *Trichoptera* y *Diptera*, además de pequeños invertebrados acuáticos como ostrácodos (Vega-López y Álvarez, 1992).

El proceso de la digestión se inicia en el esófago, que secreta una especie de moco que contiene enzimas digestivas. También tiene cilios, que transportan el alimento ingerido a través del esófago hasta el estómago. Este órgano digestivo es de tipo glandular y presenta 3 zonas: cardias, fondo y píloro (Afful et al., 2018).

La digestión se ve complementada por varios órganos, como el hígado y el páncreas. El hígado es grande y funciona como un almacén de proteínas y de grasa, además segrega líquidos biliares, que vierte en la parte inicial del intestino delgado, ayudando en la digestión de las grasas. El páncreas, ubicado entre el estómago y el intestino, produce enzimas pancreáticas que participan en la digestión. Los líquidos biliares y las enzimas pancreáticas son segregados en la parte anterior del intestino delgado, donde se realiza la absorción de los nutrientes (Canseco-Márquez, 2010)

Presenta un sistema circulatorio típico: El ventrículo impulsa la sangre hacia las branquias donde se oxigena y circula por arterias para repartirse por el cuerpo (Frías-Alvarez et al. 2010).

2.4 CICLO DE VIDA

2.4.1 Reproducción

En los ajolotes, la madurez sexual es alcanzada alrededor del año de edad. A pesar de esto, mantienen su estado larvario. Es a partir de ese momento cuando las diferencias entre los machos y las hembras son más notorias. Una de estas características es la inflamación en la zona de la cloaca. En los machos las glándulas cloacales están inflamadas, además suelen ser más delgados y con la cola más larga que la de las hembras (Browne, et al., 2019).

La actividad sexual del ajolote es generalmente de noche. Para aparearse, los machos presentan conductas asociadas a un cortejo (Browne et al., 2019).

2.4.2 Fecundación

Para iniciar el proceso de fecundación, el ajolote macho se dirige a una roca o a la arena y secreta, por la abertura cloacal, un saco gelatinoso que contiene los espermatozoides, esta envoltura granulosa es conocida como espermatóforo. Para fertilizarlos, la hembra se acerca al saco y lo absorbe a través de su cloaca (Casas-Andreu et al., 2003).

En la ovoposición, la hembra pone entre 100 y 600 huevos. La amplitud de la puesta es variable, podría ir desde 40, que correspondería a una hembra joven, hasta 1.500, que colocaría una hembra adulta, esto puede ocurrir en una sola puesta o con algunos días de por medio (Casas-Andreu et, al., 2003).

El tiempo de incubación de estos huevos fecundados va a depender de la temperatura del ambiente donde se encuentren. Sin embargo, por lo general se encuentra entre 12 y 18 días (Bartra, 2011).

2.4.3 Embrión

A las 21 horas de haber sido fecundado, ya es una blástula, teniendo una superficie lisa. Cuando tiene tres días, el embrión tiene forma alargada. Los pliegues neurales están delineados, comenzando a elevarse por encima de la zona de la cabeza (Bartra, 2011).

2.4.4 Formación de estructuras orgánicas

Esta etapa inicia entre los 3 y 4 días, en el embrión se fusionan los pliegues neurales a nivel de la zona espinal. Las vesículas ópticas están desarrollándose. Una pequeña hinchazón delimita la futura región donde se ubicarán las branquias (Casas-Andreu et al., 2003).

Aparece una depresión en el ectodermo, que se convertirá en el primordio de la oreja, cuando han transcurrido 10 días, las branquias son alargadas y ya tienen cuatro pares de filamentos. La boca está marcada con mayor claridad y las yemas ya sobresalen de las extremidades (Armstrong, 1989).

2.4.5 Eclosión, larva y adulto.

Finalmente inicia el proceso de eclosión en el día 12, donde la larva realiza movimientos convulsivos, desprendiendo así la capa de gelatina que lo cubría. Se les consideran larvas a las crías, después de 4 meses de haber eclosionado, estas solo tienen cabeza, branquias y cuerpo, las extremidades se desarrollarán posteriormente. Por último, cuando el ajolote tiene entre 4 y 12 meses es considerado un joven, generalmente ya mide unos 5 centímetros y a partir de los 13 meses se inicia la etapa donde podrá reproducirse, ya que está maduro sexualmente (Armstrong, 1989)

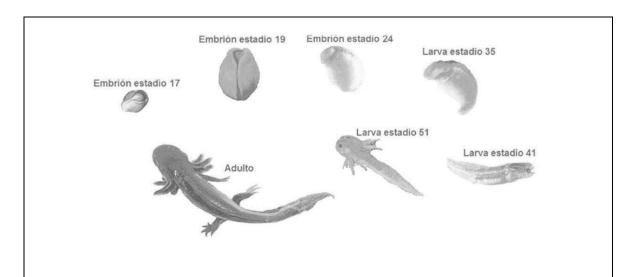


Figura 4. El desarrollo de *Ambystoma* abarca tres etapas: embrionaria, larvaria y adulta. La adultez comenzará un par de semanas después de la formación de las extremidades. Un organismo completamente maduro, con capacidad para reproducirse, se constituirá entre los 18 meses y dos años. Tomada de Gaceta UNAM Numero 5306. Enero 2021.

2.5 HABITAT

Dentro del área geográfica de México los ajolotes se dividen en dos grupos: *a*) los de arroyo o montaña y *b*) los de lagos o presas (Casas-Andreu *et al.*, 2003). Los de arroyos viven comúnmente en aguas frías, claras y limpias, con alto contenido de oxígeno por el movimiento constante del agua. Las especies que viven en lagos y

presas pueden soportar ciertos niveles de contaminación y menores cantidades de oxígeno disuelto en el agua, aunque esto no quiere decir que puedan vivir óptimamente si la calidad de su ambiente no es la adecuada. Se esconden entre las aberturas que dejan las rocas y las paredes del cuerpo de agua y entre la vegetación acuática. Es más frecuente observarlos durante la época en que se reproducen.

El hábitat dependerá en gran medida de la especie de *Ambystoma* sin embargo la mayoría habita en cuerpos de agua con poca corriente, en las formas larvarias y en los adultos transformados en las orillas de arroyos (Aguilar-Miguel, 2005).

2.6 DISTRIBUCIÓN

El género *Ambystoma* incluye a 33 especies de ajolotes que se distribuyen desde el sur de Canadá hasta la zona centro de México (Frost, 2019). Existen 17 especies del género *Ambystoma* en nuestro país y 16 de ellas son endémicas (Figura 5) varias de las especies están repartida a lo largo de tres importantes cadenas montañosas: la Sierra Madre Occidental, el Eje Volcánico Transversal y la Sierra Madre Oriental (Shaffer, 1989). La mayoría de los ajolotes mexicanos se encuentran en alguna categoría de riesgo de acuerdo con la NOM-059

(SEMARNAT, 2010) y todos están en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés).



Figura 5. Mapa de distribución potencial de las especies de *Ambystoma*.

Tomada de SEMARNAT, 2018

2.7 FACTORES DE RIESGO

En general, las actividades humanas han perturbado el hábitat de los ajolotes a causa de la urbanización, la contaminación del agua por uso de detergentes, fertilizantes, acumulación de basura y descarga de aguas residuales, la sedimentación, la tala ilegal, el sobrepastoreo, la introducción de especies exóticas a los cuerpos de agua (incluyendo truchas, carpas, lobina, tilapia, rana toro y otras especies), el turismo recreativo intensivo, la sobreexplotación para su consumo, e incluso por efectos del cambio climático que contribuyen a la reducción de las poblaciones de los ajolotes (González-Martínez et al., 2014). También se encuentran amenazados por la agricultura, en particular por el cultivo comercial de trigo, lo que lleva a la desecación y contaminación de los cuerpos de agua, así como por la tala de los bosques de coníferas y encinos, principalmente para el pastoreo, entre otras actividades productivas (Aguilar-Moreno, 2019).

En el caso de *Ambystoma mexicanum*, la venta ilegal con fines alimenticios, medicinales y su uso como mascotas (Zambrano et al., 2010) contribuye también al deterioro de sus poblaciones y también, en cierta medida, por su empleo como modelo en experimentos de laboratorio y en trabajos de biología del desarrollo. Sin embargo, la principal causa del declive de sus poblaciones es la contaminación y desecación de cuerpos de agua donde vive y el cambio de vocación del territorio asociado con la urbanización de su medio, lo que ha provocado la desaparición de las zonas chinamperas de Xochimilco y la contaminación de buena parte de los canales remanentes (Aguilar-Moreno, 2019).

3. CAPITULO III. CONSERVACIÓN EX SITU DE Ambystoma

En la actualidad el fenómeno de extinción de especies en anfibios es conocido y muy preocupante, lo que indica que estamos enfrentando la crisis de extinción más grande de especies observada por la humanidad (Roelants et al. 2007). La comunidad científica ha planteado como respuesta a esta crisis una estrategia de conservación, la cual consiste en la reproducción ex situ, debido a que muchas especies, especialmente las del género Ambystoma tienen la amenaza de extinción en su propio medio (Pavajeau et al. 2008). En México, más del ochenta y cinco por ciento de las especies de anfibios se encuentran en alguna categoría de conservación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2008). Las especies prioritarias con las que se debe trabajar esta estrategia de conservación con reproducción ex situ, deberían de ser las especies endémicas (Mccallum, 2007).

3.1 MANTENIMIENTO EN CAUTIVERIO

El fundamento del mantenimiento en cautiverio de las especies silvestres de *Ambystoma* consiste en proveer un alojamiento con características similares a las que se presentan en su hábitat natural. Esta condición promueve un desarrollo y estado de salud adecuados, que se verán reflejados en el bienestar del organismo. El ajolote habita en aguas lénticas (esto es, con poca o nula corriente de agua), a una temperatura que va de los 10 a los 18 °C y con poca iluminación. Utiliza refugios

como plantas acuáticas y diferentes tipos de sustratos, pues suele enterrarse en el fondo cuando se siente amenazado (Servin, 2011)

3.2 CARACTERISTICAS DE LOS ACUARIOS

Para mantener un ajolote en cautiverio se pueden acondicionar acuarios, tinas o estanques con diferentes capacidades. Lo importante es considerar que el tamaño y etapa de desarrollo en el que se encuentren los organismos que se alojan juntos sea similar y les permita un desplazamiento libre. Es posible alojar a las crías en grandes grupos, mientras que los adultos pueden estar separados o en grupos pequeños. Un acuario de 40 litros es adecuado para uno o dos ajolotes adultos. La calidad del agua es el factor más importante a considerar, ya que, si ésta no es adecuada los ajolotes serán susceptibles a enfermar. Los parámetros físico-químicos que pueden ayudar a evaluar la calidad del agua son: pH, nitritos, nitratos, amonio, oxígeno disuelto, concentración de cloro, dureza y temperatura. Esto se puede realizar de manera práctica y sencilla con el apoyo de kits comerciales. Los parámetros físico-químicos ideales para el mantenimiento del ajolote en cautiverio son los siguientes:

Tabla 1. Parámetros fisicoquímicos para el mantemiento del axolote, tomado se Servin, 2011

PARÁMETRO	VALOR IDEAL
рН	6.5 – 8
Cloro	0 mg/l
Dureza general (GH)	6 – 16 °dh
Dureza carbono (KH)	3-10 °dh
Nitritos (NO2-)	> 3 mg/l
Amonia	0% ó 0 mg/l
Densidad	1.000
Concentración CO2	< 5 mg/l
O2 disuelto	>80% de saturación
Temperatura	10 - 18°C

Para tener un mejor control de la calidad de agua se sugiere llevar el registro periódico de estos parámetros en los acuarios, pues de esta manera se mantendrán saludables los animales. El agua potable del grifo puede ser adecuada para el acuario, siempre y cuando cumpla con los parámetros anteriormente descritos. El único inconveniente es su alto contenido de cloro, el cual varía de una zona a otra. Para eliminar el contenido de cloro se puede utilizar productos químicos llamados anti-cloro diseñados para este fin, los cuales se consiguen con facilidad en acuarios y tiendas para mascotas (solamente hay que seguir las recomendaciones descritas en la etiqueta del producto). Otra manera para eliminar el cloro es poner nuestra agua con aeración constante por 24 horas, o bien exponerla al sol y a la intemperie por el mismo tiempo. El agua embotellada no es recomendable por su bajo contenido de minerales. Existe en la literatura sobre este tema una fórmula para preparar el agua con las características fisicoquímicas ideales. Esta solución se ha utilizado sobre todo en laboratorios y se llama solución Holtfreter. Se prepara de la

siguiente manera: NaCl: 3.46 gr, KCl: 0.05 gr, CaCl2: 0.1 gr., NaHCO3: 0.2 gr (buffer) en un litro de agua destilada a un pH: ajustado a 7.4. Para mantener la calidad del agua se pueden utilizar diferentes métodos de filtrado, similares a los utilizados para el mantenimiento de peces. Los filtros pueden ser mecánicos, químicos o biológicos, y generalmente se escogen de acuerdo a las instalaciones con las que se cuenta. Los filtros ideales para este género en particular son aquellos que no crean una fuerte corriente de agua (Figura 6B y 6C). La colocación de una bomba de aire no es tan importante como en los acuarios para peces, ya que los ajolotes pueden respirar y aprovechar el oxígeno que está disuelto en el agua (Figura 6A), al menos para la mayoría de especies de ajolotes. Esto lo logran a través de sus branquias y piel, además de la respiración pulmonar, que les permite aprovechar el oxígeno ambiental. En caso de alimentar a los organismos con alimento vivo, como peces, entonces se debe considerar el uso de bombas de aire en los contenedores (Servin, 2011).

Para la ambientación de los albergues se utilizan sustratos como grava y rocas; también se pueden colocar plantas acuáticas y escondites, ya sean naturales o artificiales, usando por ejemplo rocas huecas o tubos de PVC. Siempre se debe tomar en cuenta que al recrear un ambiente en un albergue, independientemente de la dimensiones del mismo, se está trabajando con un sistema dinámico, en el que se llevan a cabo ciclos biológicos, como el ciclo del nitrógeno, particularmente importante en anfibios acuáticos. Los compuestos nitrogenados surgen como resultado de la biodegradación que realizan las bacterias nitrificantes en la materia orgánica. Esta materia está formada por excremento de peces, restos de comida, plantas y peces muertos. Aunque este proceso disminuye la toxicidad de la materia orgánica, debemos recordar que los anfibios son sumamente sensibles a los desequilibrios que se presentan en su sistema. Por ello es aconsejable realizar dos cambios parciales de agua por uno total a intervalos de 15 a 20 días. Este último deberá incluir la limpieza y desinfección del contenedor y el equipo utilizado como filtro (grava, plantas artificiales etc.). La recomendación anterior se sugiere para una pecera de 40L con filtro sencillo, grava, no más de 2 ajolotes adultos y rutinas de alimentación de 1 a 2 veces por semana en cantidades adecuadas (Servin, 2011).



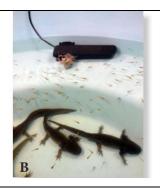




Figura 6. **A** Bomba de aire ELITE 802 con regulador de aire manguera y filtro de esquina. **B** Filtro BOYU SP-603E. **C** Filtro de esquina. Tomada del Manual básico para el cuidado en cautiverio del ajolote de Xochimilco (*Ambystoma mexicanum*). Laboratorio de Restauración Ecológica IB-UNAM, 2013

3.3 ALIMENTACIÓN

Los ajolotes son carnívoros estrictos, pero la dieta y la frecuencia de alimentación varía según la etapa de desarrollo. En los primeros días de vida se puede ofrecer alimento una vez al día. Ya que el alimento es muy pequeño, se aconseja ofrecerlo con la ayuda de una red de malla fina. Es importante no mover demasiado el agua del contenedor, pues las crías son muy sensibles a enfermar por estrés. El alimento que no sea consumido debe cambiarse diariamente. Con respecto a los adultos, éstos pueden ser alimentados cada tercer día variando el alimento. En algunos casos se puede ofrecer una cantidad que dure dos o tres días y después se retire por dos días. Si se decide alimentar diariamente, se sugiere ofrecer una cantidad moderada. El exceso de alimento, como en todas las especies, repercute en la salud del organismo (Mena, 2014).

3.3.1 Crías recién eclosionadas

Durante los primeros días de vida se alimentan del saco vitelino y en vida libre también de algunas microalgas. Existe en el mercado un producto comercial llamado MICRON®, de la marca Sera, que se basa en alga espirulina y está indicada para alevines en general (Mena, 2014).

3.3.2 Crías

Se sugiere alimentarlas a partir de los 11 días de eclosionadas con pequeñas presas vivas, como los nauplios de artemia salina, pequeñas larvas de insectos de aproximadamente 3 mm de largo, y tubifex; este último debe administrarse perfectamente desinfectado con una gota de acriflavina, una de azul de metileno, una de sulfato de cobre y una de permanganato de potasio (después de 1 hora se debe enjuagar perfectamente y queda listo para el consumo) (Mena, 2014).

3.3.3 Juveniles

A partir de los 5 cm de talla se les puede ofrecer artemia salina, alevines, tubifex, pellets pequeños, lombriz de tierra y pequeños trozos de carne (Mena, 2014).

3.3.4 Adultos

La dieta puede ser muy variada y consistir en peces pequeños (como charales y alevines), acociles, tubifex, lombrices de tierra, tenebrios, pequeños trozos de carne de res o pollo, grillos, pellets comerciales, entre otros (Mena, 2014).

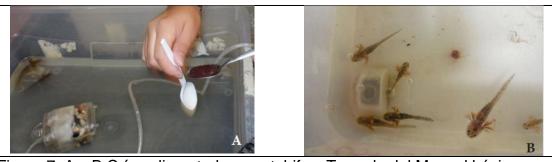


Figura 7. A y B Crías alimentadas con tubifex, Tomada del Manual básico para el cuidado en cautiverio del ajolote de Xochimilco (*Ambystoma mexicanum*).

Laboratorio de Restauración Ecológica IB-UNAM 2013

3.3 REPRODUCCIÓN EN CAUTIVERIO

Para la reproducción en cautiverio se debe realizar una selección de reproductores, para esto es importante considerar la utilización de hembras de un año de edad, con una talla a partir de los 21cm, de preferencia que no hallan ovopositado y que presenten el abdomen abultado. Los machos deberán tener una talla a partir de los 23 cm y un año de edad. En ambos casos se aconseja poner especial atención en

la morfología, la coloración, la ausencia de enfermedades visibles en la piel, el vigor de la pareja y el tamaño de las agallas (cuyo tamaño es directamente proporcional a la calidad estética de los ejemplares resultantes del apareamiento) (Ensástegui, 2003).

Posteriormente el macho y la hembra son puestos en un mismo alojamiento, lo cual por sí mismo suele estimular al macho, quien manifestará en poco tiempo un aumento en la sensibilidad para detectar a la hembra. La conducta de cortejo será entonces más intensa, y se promoverá un apareamiento más espontáneo y vigoroso, que aumentará las probabilidades de una reproducción exitosa (Ensástegui, 2003).

Una vez lograda la reproducción se pasa a la ovoposición, esta consta de 100 a 600 huevos por puesta, dependiendo de la edad de la hembra. El tiempo de incubación de los huevos dependerá de la temperatura ambiental, pero normalmente puede oscilar entre los 12 y los 18 días (Ensástegui, 2003).

Durante la incubación es importante mantener una buena calidad de agua que cubra todos los parámetros físico-químicos recomendados. De igual modo, es importante la aireación del agua para incrementar la concentración de oxígeno disuelto. El tipo de sustrato (como grava u otros) también es importante, pues en ocasiones puede ser fuente de contaminación. Por ello, para el mantenimiento de los huevos se sugiere no utilizar sustrato. El huevo consta de 3 capas y es permeable, lo que lo hace sensible a las sustancias tóxicas disueltas en el agua. En ocasiones los embriones mueren y si no se retiran del contenedor pueden ser fuente de infección para los demás embriones (Servin, 2011).

Una vez eclosionadas las crías, se recomienda mantener lo mejor posible la calidad de agua, ya que son muy susceptibles a enfermar por condiciones inadecuadas en su medio ambiente y cualquier contaminante podría ser mortal. Para disminuir la mortalidad en estas etapas es conveniente verificar de manera permanente la calidad de agua, prestar atención a la correcta alimentación, mantener los organismos en contenedores adecuados. En los juveniles de más de 6 cm, evitar

en todo momento el alojamiento en el mismo contenedor de animales con tallas diferentes, lo cual disminuirá de forma importante la presencia de canibalismo. Realizar las separaciones tratando de mantener el menor número posible de individuos juntos (Ensástegui, 2003).

3.5 CANIBALISMO EN EL GÉNERO Ambystoma EN CAUTIVERIO.

Como ya se había mencionado, gran parte de los registros de canibalismo en ajolotes ocurren en etapas larvarias, y en condiciones de laboratorio; muy escasos son los registros en condiciones de campo (Nishikawa, 2000). Para lograr un mayor éxito reproductivo del ajolote en cautiverio se realiza una separación de juveniles, sin embargo, han surgido algunos estudios de morfología caníbal en algunas especies de *Ambystoma*, esto permitirá identificarlos con más certeza y retirarlos del grupo de manera oportuna, disminuyendo así el índice de canibalismo. Algunos de los estudios son:

Collins y Cheek en 1983 estudiaron una población de *Ambystoma tigrinum nebulosum* encontrando un polimorfismo caníbal que implica la aparición de morfos maduros branquiados y metamorfoseados en la misma población, controlados por el medio ambiente.

Nyman y colaboradores en 1993 examinaron el tamaño del cuerpo y las dimensiones de la cabeza en relación con el canibalismo en larvas de una salamandra que se reproduce en otoño, *Ambystoma annulatum* encontrando que la distribución del tamaño corporal fue amplia y discontinua.

Susan y colaboradores trabajaron con una población de *Ambystoma macrodactylum columbianum* en 1993 y observaron que las larvas poseían cabezas significativamente más largas y anchas, así como dientes vomerianos más grandes, que sus congéneres del mismo tamaño criados en el laboratorio durante 1 año.

Jefferson y colaboradores en 2014 estudiaron dos especies de salamandras larvarias, *Ambystoma macrodactylum* y *A. annulatum*. Los resultados de este estudio sugieren que existe relación entre canibalismo y la morfología de la cabeza (presentando una cabeza más grande) en ambas especies de salamandras larvarias.

McLean y Stockwell (2016) encontraron en *Ambystoma mavortium* morfologías caníbales, que se distinguen por sus dientes vomeriformes agrandados, cabezas anchas, cuerpos delgados, se encuentran a menudo donde hay una alta densidad de congéneres.

Por otro lado Pfenning y Sherman (1994) investigaron la discriminación de parentesco entre las larvas de salamandra tigre de Arizona (*Ambystoma tigrinum nebulosum*) observando que los morfos "típicos" se alimentan principalmente de presas invertebradas y ocasionalmente de congéneres, y los morfos "caníbales" se alimentan principalmente de congéneres cuando se alojan con larvas más pequeñas notando que tanto los caníbales como los típicos consumían preferentemente a los individuos menos emparentados.

Los caníbales se comieron a los típicos mucho más rápido cuando la elección fue entre no parientes y hermanos. Los caníbales eran menos propensos a comer un hermano larvario que era un morfo caníbal que a un hermano con una forma típica.

Todos estos estudios sugieren que es posible determinar características morfológicas únicas en cada especie de *Ambystoma*, sin embargo, al realizar una revisión en la base de datos de Web of Science no se encontraron estudios de morfología caníbal en la especie endémica *Ambystoma mexicanum* (especie que más se ha utilizado como objeto de estudio, con innumerables trabajos en biología del desarrollo y en evolución). Recordemos que *Ambystoma mexicanum* se distribuye únicamente en los cuerpos de agua cercanos a la Ciudad de México. En particular en los sistemas de Xochimilco y Chalco. Esta especie de ajolote ha sido objeto de explotación con diferentes fines: alimenticios, para ornato, y de investigación en diferentes ramas de la medicina. A pesar de la explotación que ha sufrido esta especie desde hace cientos de años, y a que la ciudad ha crecido alrededor de los dos únicos cuerpos de agua donde vive (Lago de Xochimilco y Laguna de Chalco), las poblaciones de esta especie han sobrevivido hasta nuestros días. Sin embargo, sus condiciones son precarias. En Xochimilco, las poblaciones han venido disminuyendo significativamente en la última década (Benoy, 2008).

3.5.1 Problemática de *Ambystoma mexicanum* en Xochimilco.

Desde los primeros asentamientos, el lago de Xochimilco fue alterado al crearse las chinampas en la zona lacustre. Ya en la colonia, en el lago se explotaban los recursos pesqueros (entre ellos el ajolote). A principios del siglo XX la necesidad de obtener agua para la creciente Ciudad de México, hizo que se comenzaran a explotar los manantiales de Xochimilco. Además, el lago seguía siendo utilizado para las actividades pesqueras y comerciales de la región (Zimmer, 2000). Muchas de las plantas de tratamiento que arrojan agua al sistema, cuentan con la calidad normada incluso para uso agrícola, ocasionando que la calidad del agua no sea homogénea en todo el sistema (Benoy, 2008). Estos canales se encuentran rodeados tanto por zonas habitacionales e industriales como por zonas agrícolas de cultivo por lo que la pobre calidad del agua puede ser un factor que genere enfermedades en los ajolotes (Zimmer, 2002). En particular, los canales de Xochimilco han sido receptáculo de contaminación tanto biótica como abiótica. Algunos de los químicos contaminantes en el agua son extremadamente altos y pueden ser causa de la baja sobrevivencia de estos animales en ciertas zonas de Xochimilco.

Por otro lado, las especies de peces presentes en Xochimilco son una muestra de lo perturbado que se encuentra este sistema. Muchos de los peces que están ahí son introducidos, las especies exóticas que más afectan el ecosistema son la carpa (Cyrpinus carpio) y la tilapia (Oreochromis niloticus). Estas especies han generado grandes cambios en la red trófica en los sitios donde han sido introducidas en México (Zambrano, et al., 2001). Por lo que es de suma importancia lograr un mayor éxito reproductivo en cautiverio de esta especie para futuros programas de reintroducción y conservación. En la Ciudad de México existen por lo menos dos granjas de reproducción de esta especie, una en la Facultad de Estudios Superiores (FES) Iztacala de la UNAM y otra en la Universidad Autónoma Metropolitana Xochimilco. Estas y otras granjas son las proveedoras de parte del mercado nacional e internacional.

4. CAPITULO IV. PROPUESTA TEORICA EXPERIMENTAL.

El canibalismo ha sido documentado en diferentes taxa, ocurriendo con más frecuencia entre organismos de tamaños muy diferentes, cuando hay organismos vulnerables, o cuando hay escasez de alimento (Michimae, 2001). Las larvas de anfibios son sensibles a la competencia intraespecífica y pueden expresar adaptaciones morfológicas y/o de comportamiento que les permiten mejorar el éxito en la búsqueda de alimento y una mayor tasa de desarrollo, lo que permite a las larvas sobrevivir y escapar de las condiciones adversas. En las larvas de salamandras del género *Ambystoma* tales adaptaciones incluyen estructuras de alimentación ampliadas (es decir, mandíbulas y dientes), y un crecimiento de su cabeza, estos polimorfismos estructurales también se han asociado con el comportamiento caníbal porque facilitan el consumo de congéneres de tamaño similar (Blaustein et al., 2001). Los estudios que documentan el polimorfismo trófico han mostrado principalmente un comportamiento caníbal en *Ambystoma* en condiciones de laboratorio.

De manera experimental se realiza la propuesta del siguiente trabajo descrito a continuación: Trabajar con una puesta de *Ambystoma mexicanum* del Ajolotario de la FES Iztacala UNAM, una vez eclosionados se tomarán fotografías de los organismos por separado (con ayuda de una regla o papel milimétrico transparente para conocer la talla inicial). Para cuantificar rigurosamente la diversidad de formas, se realizará un análisis morfométrico geométrico basado en puntos de referencia (landmarks) con el programa Morpho J. Los landmarks son puntos específicos en una forma biológica establecidos según reglas comúnmente aceptadas por la comunidad morfométrica (Figura 8) (Zelditch et al., 2012).

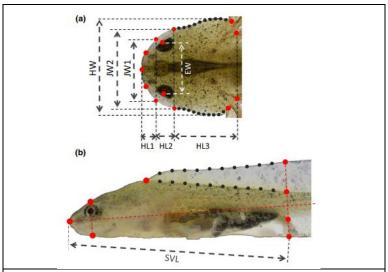


Figura 8. Ejemplificación de Landmarks (puntos rojos) en la salamandra *Hynobius retardatus*. Tomada de Zelditch 2012.

Las variables morfológicas que se tomarán serán las reportadas por Susan, (1992) en *Ambystoma microdactylum colombianum* las cuales son: ancho de la cabeza a la altura de los ojos, ancho de la cabeza en correspondencia con las mandíbulas, el ancho interocular y el ancho de la cabeza con respecto a las branquias tal como se muestra en la Figura 9.

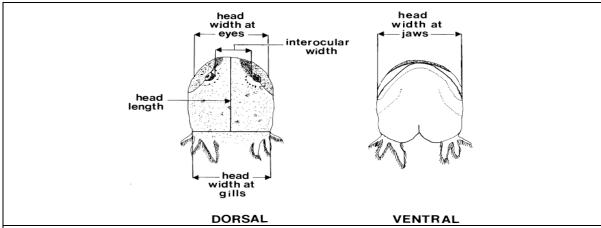


Figura 9. Variables morfométricas utilizadas para describir la forma y el tamaño de la cabeza de las larvas de *Ambystoma macrodactylum colombianum*. Tomada de Susan 1992.

Para evitar que la dieta sea un factor que influya en su crecimiento, se les alimentará con cladóceros de manera diaria.

La bibliografía recomienda transformar los datos brutos en logaritmos para eliminar los posibles efectos de escala, las varianzas desiguales y la no linealidad para posteriormente hacer un análisis de covarianza (ANCOVA) para comprobar diferencias en las pendientes e interceptos de las regresiones lineales. Por ejemplo, las diferencias entre las muestras de larvas en sus tasas de cambio de forma en relación con el tamaño pueden ser indicadas por diferencias significativas en las pendientes de sus líneas de regresión (Tissot, 1988). Asimismo, las diferencias significativas en los interceptos de las ecuaciones de regresión pueden indicar diferencias en el tamaño al inicio del desarrollo de la forma de la cabeza (Tissot 1988).

Algunos otros autores como Zelditch en el 2012, utilizan el coeficiente de Escoufier para cuantificar el grado de integración morfológica que es un método de correlación de bloques basado en mínimos cuadrados parciales (PLS).

CONCLUSIONES

- En México, más del ochenta y cinco por ciento de las especies de anfibios, se encuentran en alguna categoría de conservación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, por lo que es de suma importancia emplear la reproducción *ex situ* de estos organismos, principalmente de los endémicos.
- Gran parte de los registros de canibalismo en ajolotes ocurren en etapas larvarias, y en condiciones de laboratorio; muy escasos son los registros en condiciones de campo.
- -Las ventajas y desventajas del canibalismo deben ser balanceadas confrontando otros factores que pueden afectar la supervivencia. En algunas situaciones, las desventajas del canibalismo pueden ser menos severas que las consecuencias de la inanición o un fracaso reproductivo, debidos a una inadecuada nutrición.
- Al realizar una revisión en la base de datos de Web of Science no se encontraron estudios de morfología caníbal en la especie endémica *Ambystoma mexicanum* (especie que más se ha utilizado como objeto de estudio, con innumerables trabajos en biología del desarrollo y en evolución) por lo que se recomienda realizar estudios sobre morfología caníbal en esta especie y así poder lograr una mayor supervivencia del ajolote mexicano en sus centros de reproducción ex situ.

BIBLIOGRAFÍA

Afful, G.E., Luchko, E.N., Dyomina, Y.V. y Filiptsova, O.V. 2018. Biodiversidad y biología de los axolotls.

Aguilar-López, J. L. 2010. Habitat transformation and amphibian diversity in a tropical landscape in Southern Mexico] (Master of Science Thesis). Xalapa, México: Instituto de Ecología A. C.

Aguilar-Moreno, R. y Aguilar-Aguilar, R. 2019. El mítico monstruo del lago: la conservación del ajolote de Xochimilco. Revista Digital Universitaria, *20*(1), 1-15.

Alamo, A.; Navarro, I.; Espinoza, P. & Zubiate, P. 1996. Espectro alimentario y ración de alimentación de *Engraulis ringens* y de *Sardinops sagax sagax*, y mortalidad de huevos de la anchoveta peruana por predación. Informe Instituto del Mar de Perú, N° 119: 34-42.

Alford, R.A. 1999. Ecology: Resource use, competition and predation. Pp. 240-278 En: McDiarmid, R.W. and R. Altig. Tadpoles: The Biology of *Anuran Larvae*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Armstrong J.B, Duhon S.T, Malacinski GM. 1989. Raising the axolotl in captivity. In: Armstrong JB, Malacinski GM (eds) Developmental biology of the axolotl. Oxford University Press, New York, pp 220–227

Bartra, Roger. 2011. Axolotiada. Vida y mito de un anfibio mexicano, México, Instituto Nacional de Antropología e Historia/Fondo de Cultura Económica.

Benoy, G. A. 2008. Tiger salamanders in prairie potholes: a "fish in amphibian's garments?". Wetlands, 28:464–472.

Blaustein A. R., Wildy E. L., Belden L. K., Hatch A. 2001. Influence of abiotic and biotic factors on amphibians in ephemeral ponds with special reference to long-toed salamanders *Ambystoma macrodactylum*. Israel J Zool, 47:333–345.

Browne, R.K., Silla, A.J., Upton, R., Della-Togna, G., Marcec-Greaves, R., Shishova, N.V., Kaurova, S.A. 2019. Recolección y almacenamiento de esperma para la gestión sostenible de la biodiversidad de anfibios. Theriogenology, 133, 187-200.

Bry, C. & GILLET, C. 1980. Reduction of cannibalism in pike *Exox lucius* fry by isolation of fullsib families. Reprod. Nutr. Develop. 20: 173-182.

Canseco-Márquez, L. y G. Gutiérrez-Mayén. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Conabio, Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán, A. C, y la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México. 302 p

Canseco-Márquez, L., y Gutiérrez-Mayén, M. G. 2010. Anfibios y Reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán AC.

Casas-Andreu, G., R. Cruz-Aviña y X. Aguilar-Miguel. 2003. "Un regalo poco conocido de México al mundo: el ajolote o axolotl *Ambystoma: Caudata: Amphibia*. Con algunas notas sobre la crítica situación de sus poblaciones", Ciencia ergo sum, 10(3):304-308.

Cohen, M., R. Flam, R. Sharon, H. Ifrach, D. Yeheskely-Hayon, and M. R. Warburg. 2005. The evolutionary significance of intra-cohortcannibalism in larvae of a xeric-inhabiting salamander: an inter-cohort comparison. Current Herpetology 24:55–66

Collins J.P. y Cheek J.E.1983. Effect of Food and Density on Development of Typical and Cannibalistic Salamander Larvae in *Ambystoma tigrinum nebulosum*. Amer. Zool., 23:77-84

Crump, M.L. 1983. Opportunistic cannibalism by *amphibian larvae* in temporary aquatic environments. American Naturalist 121:281- 287

Crump, M.L. 1983. Possible growth and reproductive benefits of cannibalism in the mosquitofish. American Naturalist. 129: 203-212.

De Angelis, D.L.; Cox, D.K. & Coutant, C.C. 1979. Cannibalism and size dispersal in young of-the-year largemouth bass: experiment and model. Ecol. Modelling. 8: 133-148.

Díaz Páez, H. y J.C. Ortiz. 2003. Evaluación del Estado de Conservación de los Anfibios de Chile. Rev. Chil. Hist. Nat. 76: 509-525.

Elgar, M.A. y Crespi, B.J. 1992. Ecology and evolution of cannibalism. En: Cannibalism: Ecology and evolution among diverse taxa. M.A. Elgar & B.J. Crespi (eds.). Oxford University Press, Oxford, pp. 1-12.

Ensástegui L.J. 2003. Cultivo experimental del ajolote *Ambystoma mexicanum* como estrategia para su conservación en el parque ecológico Xochimilco", Tesis Licenciatura en biología UNAM, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. p. 68.

FIGURA 1. SEMARNAT, 2018. Programa de Acción para la Conservación de las Especies Ambystoma spp, SEMARNAT/CONANP, México

Fox, L.R. 1975. Cannibalism in natural populations. Annual Review of Ecology and Systematics. 6: 87-106.

Fox, L.R. 1975. Cannibalism in natural populations. Annual Review of Ecology and Systematics. 6: 87-106.

Frías-Alvarez, P., Zúniga-Vega, J. J., & Flores-Villela, O. 2010. A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. Biodiversity and Conservation, 19(13), 3699-3742

Frost, D. R. 2018. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. American Museum of Natural History, New York, USA. Electronic Database accessible. research. amnh. org/herpetology/amphibia/index. html.

Frost, D. R. 2019. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. Retrieved.

González-Martínez, T. M., Galicia-Valdés, A. y Ávila-Akerberg, V. 2014. Conservación del ajolote de montaña *Ambystoma altamirani* en bosques templados con alta presión antrópica, en Aguirre, P. y Muñoz, R. (comps.). Memorias del Simposio Internacional Biodiversidad, Conocimiento local y cambio climático en la Región Andino Amazónica: muchos desafíos un solo objetivo (pp. 179-187). Alemania: Cuvillier Verlag, Göttingen.

Jefferson D. M., Ferrari M. C., Mathis A., Hobson K. A., Britzke E.R. y Crane L. A. 2014. Shifty salamanders: transient trophic polymorphism and cannibalism within natural populations of larval *ambystomatidae* salamanders. Frontiers in Zoology, 11:76.

Kupferberg, S.J. 1997. The role of larval diet in anuran metamorphosis. American Zoologist 37:146-19

Lavilla, E.O. y M.L. Ponssa (Coord.). 2000. Categorización de los Anfibios de Argentina, Cap. 2, pp 11-34. En: Lavilla, E.O., E. Richard y G.J. Scrocchi y la Asociación Herpetológica Argentina (Eds.). Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina. Asociación Herpetológica Argentina.

Lemos-Espinal, J.A., G.R. Smith, R.E. Ballinger y A. Ramírez-Bautista. 1999. Status of protected endemic salamanders *Ambystoma: Ambystomatidae*: Caudata in the transvolcanic belt of México. British Herpetological Society Bulletin. 68: 1-4.

Loekle, D.M.; MADISON, D.M. & CHRISTIAN, J.J. 1982. Time dependency and kin recognition of cannibalistic behaviour among poeciliid fishes. Behavioural and Neural Biology. 35: 315- 318.

Majchrzak, A. 2004. *Ambystoma mexicanum* axolotl. Animal Diversity Web: http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Ambystoma_mexicanum.html. Consultado el 22 de junio del 2022.

Mccallum, M. 2007. Amphibian decline or extinction? Current declines dwarf background extinction rate. *Journal of Herpetology* 41: 483–91.

McLean K.I. y Stockwell C.A. 2016. Source: The American Midland Naturalist, 175(1):64-72.

Mena, G.H., y Servin, E. Z. 2014. Manual básico para el cuidado en cautiverio del axolote de Xochimilco *Ambystoma mexicanum*. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología.

Mendoza-Almeralla, C., Burrowes, P., y Parra-Olea, G. 2015. La quitridiomicosis en los anfibios de México: una revisión. Revista mexicana de biodiversidad, 86(1), 238-248.

Michimae H. 2001. Factors which affect the occurrence of cannibalism and the broad-headed "cannibal" morph in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. Behav Ecol Sociobiol, 50:339–345

Nishikawa K.C. 2000 Feeding in frogs.En K. Schwenk (ed.), Feeding: formfunction and evolution in tetrapod vertebrates. Academic Press, San Diego. 117-147 pp.

Nyman, S., Wilkinson, R. F., and Hutcherson, J. E. (1993). "Cannibalism and size relations in a cohort of larval ringed salamanders *Ambystoma annulatum*." *Journal of Herpetology*, 27, 78-84.

Pájaro, M. & Ciechomski, J.D. 1996. Canibalismo de la anchoíta adulta *Engraulis anchoita* sobre sus postlarvas, en un área de cría de la especie. Frente Marítimo. 16(A): 131-139.

Pavajeau, L. K. C. Zippel, R. Gibson & K. Johnson, 2008. Amphibian Ark and the 2008 year of the frog Campaign. International Zoo Yearbook 42:24–29

Persson, L., A. M. De Roos, D. Claessen, P. Bystrom, J. Lovgren, S.Sjogren, R. Svanback, E. Wahlstrom, and E. Westman. 2003. Gi-gantic cannibals driving a whole-lake trophic cascade. Proceedingsof the National Academy of Sciences of the USA 100:4035–4039

Pfennig, D. W., and W. A. Frankino. 1997. Kin-mediated morphogenesis in facultatively cannibalistic tadpoles. Evolution 51:1993-1999

Pfennig, D. W., S.G. Ho and E. A. Hoffman. 1998. Pathogen transmission as a selective forcé against cannibalism. Animal Behaviour 55:1255-1261

Pfenning, D. W y Sherman P.W. 1994. Kin recognition and cannibalism in polyphenic salamanders. Section of Neurobiology and Behavior, Mudd Hall, Cornell University, Ithaca.Behav Ecol 5:225-2

Polis, G.A. 1981. The evolution and dynamics of intraespecific predation. Annual Review of Ecology and Systematics. 12: 225-251.

Polis, G.A. 1981. The evolution and dynamics of intraespecific predation. Annual Review of Ecology and Systematics. 12: 225-251.

Roelants, K., D. J. Gower, M. Wilkinson, S. Loader, S. D. Biju, K. Guillaume, L. Moriau & F. Bossuyt. 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 887–892.

Rudolf, V. H. W. The impact of cannibalism in the prey on predator-prey dynamics. Ecology 89:3116–3127.

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010: Protección de especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. México.

Servin, E. 2011. "Manual para el mantenimiento en cautiverio y medicina veterinaria aplicada al axolote de Xochimilco *Ambystoma mexicanum* en el Zoológico de Chapultepec. Tesis de licenciatura, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 199 p. Shafer, Bradley. Natural history, ecology and evolution of the mexican "axololtls". En: axolotl newsletter, 1989, Vol.18 spring 1989. California, EUA 5-11.

Shaffer, H. B. 1989. Natural history, ecology, and evolution of the Mexican "Axolotls". *Axolotl Newsletter*, *18*, 5-12.

Shapiro, F. & Forriol, F. 2005. El cartílago de crecimiento: biología y biomecánica del desarrollo. Revista Española de Cirugía Ortopédica y Traumatología, 49(1), 55-67

Summers, K. 1999. The effects of cannibalism on Amazonian poison frog egg and tadpole deposition and survivorship in *Heliconia axil* pools. Oecologia 119:557-564

Summers, K. and R. Symula. 2001. Cannibalism and kin discrimination in tadpoles of the Amazonian poison frog, *Dendrobates ventrimaculatus*, in the field. Herpetological Journal 11:17-21

Susan C. W., Joseph J. B., Brian N. T. and Andrew R. B. Morphological variation and cannibalism in a larval salamander *Ambystoma macrodactylum columbian*. Canadian Journal of Zoology

Tissot, B.N. 1988. Multivariate analysis. In Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach. Edited by M. L. McKinney. Plenum Publishing Corp., New York. pp. 35-51.

Vega-López, A. y T. Álvarez. 1992. La herpetofauna de los volcanes Popocatépetl e Iztaccíhuatl. Acta Zoológica Mexicana 51: 1-131.

Woodward, G., D. C. Speirs, A. G. Hildrew, and C. Hal. 2005. Quantification and resolution of a complex, size-structured food web. Advances in Ecological Research 36:85–135

Wright, K. M., Whitaker, B. R. Book chapter: Amphibian medicine and captive husbandry 2001 pp.63-72.

Zambrano L., Scheffer, M. & Martinez-Ramos M. 2001. Catastrophic response of lakes to response to benthivorous fish introduction. Oikos. 94: 344-350

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. 2012. Geometric morphometrics for biologists, 2nd edn. New York, NY: Academic Press.

Zimmer, K. D., M. A. Hanson, AND M. G. Butler. 2000. Factors influencing invertebrate communities in prairie wetlands: a multi-variate approach. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 57:76–85. Zimmer, K., M. Hanson, AND M. Butler. 2002. Effects of fathead minnows and restoration on prairie wetland ecosystems. Freshwater Biol., 47:2071–2086.