

1 03085

2ej.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA



ESTUDIO GENETICO Y DEMOGRAFICO DE LA POBLACION DEL ANFIBIO *Ambystoma mexicanum* (Caudata: Ambystomatidae) DEL LAGO DE XOCHIMILCO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN OCEANOGRAFIA BIOLÓGICA Y PESQUERA
P R E S E N T A

VIRGINIA GRAUE WIECHERS

MEXICO, D. F.

257685
1998

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

Para Emiliano, Santiago e Isabel.

Esta tesis está dedicada al estudio de unos animales que me han atraído desde que era niña: los ajolotes. Cuando eran abundantes en los charcos en época de lluvias los recogía en frascos y observaba feliz su metamorfosis en palanganas en el corredor. Mi madre hacía lo mismo, dice, aunque en cajones, así que también fatalmente este estudio fué dirigiéndose a la genética.

AGRADECIMIENTOS

A los Dres. Manuel Uribe Alcocer y Adolfo Gracia Gasca, mis directores de tesis, al Dr. Jorge Carraza Frazer, mi asesor académico a lo largo del trabajo, y a los miembros del jurado.

Al M. en C. Píndaro Díaz Jaimes, por el apoyo brindado a este estudio en el Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM.

Al M. en C. Jesús Sánchez Robles por su asesoría estadística.

Al Biol. Gilberto Binnquist por el trabajo realizado digitalizando el mapa de Xochimilco en el Laboratorio de Localización Geográfica de la UAM Xochimilco.

Al Dr. H. Bradley Shaffer por su apoyo en el trabajo de electroforesis en su laboratorio de la Universidad de Davis en California y por compartir conmigo sus datos.

Al Dr. George M. Malacinski, Susan Duhon y Sandra Borland por su hospitalidad durante mi estancia en la "Axolotl Colony" de la Universidad de Indiana y su continuo interés y colaboración por la conservación de esta especie.

A Salvador Soto, quien realizó la pesca del ajolote en este estudio, agradeciéndole su ejemplo de amor al trabajo y a Xochimilco.

A las autoridades y a la comunidad de Xochimilco que han confiado en la UAM para apoyar el Plan de Rescate Ecológico de Xochimilco.

I N D I C E

Resumen	1
Introducción	3
Capítulo I	
ANTECEDENTES	
La disminución mundial de anfibios	5
El ajolote de Xochimilco	8
El habitat original de la especie	14
Capítulo II	
ESTUDIO ELECTROFORETICO	
La genética poblacional	21
Medidas de variabilidad genética	25
La reducción de la variabilidad genética en especies en peligro de extinción	26
La variabilidad genética en anfibios	28
Objetivos	31
Materiales y métodos	32
Resultados	
- Análisis enzimático	37
- Frecuencias alélicas	42
Discusión de resultados	
- Variabilidad genética	45
- Equilibrio Hardy-Weinberg	49
- Índice de fijación	51
- Estadísticos F	53
- Heterogeneidad interpoblacional	55
- Distancia genética	57
Consideraciones finales	60

Capítulo III

ESTUDIO DEMOGRAFICO

Objetivos	61
Materiales y métodos	62
Resultados	
- Muestreo piloto	66
- Muestreo en un ciclo anual	68
- Distribución de la captura	73
- Estimación de la densidad poblacional	77
- Zonificación del sistema lacustre de Xochimilco	81
- Muestreo nocturno	85
- Proporción de sexos	87
- Temporada de reproducción	88
Discusión de resultados	91

Capítulo IV

DISCUSION GLOBAL	94
Conclusiones	97
Literatura citada	98

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.		
Axólotl ó ajolote		14
Figura 2.		
Región de los lagos de la cuenca México y principales centros urbanos en 1521		15
Figura 3.		
Evolución de los lagos de la cuenca de México		17
Figura 4.		
Desecamiento de los lagos de Xochimilco y Chalco		19
Figura 5.		
Alelo obtenido en gel de almidón para la enzima monomórfica MPI		39
Figura 6.		
Alelo obtenido en gel de almidón para la enzima monomórfica GAPDH		40
Figura 7.		
Alelo obtenido en gel de almidón para la enzima polimórfica PGM		41
Figura 8.		
Estaciones del muestreo piloto (1992-1993) en los canales de Xochimilco		63
Figura 9.		
Resultados del muestreo piloto (1992-1993) en número de individuos		67
Figura 10.		
Resultados del muestreo piloto (1992-1993) en biomasa		67
Figura 11.		
Estaciones del muestreo anual (1995-1996) en los canales de Xochimilco		69
Figura 12.		
Promedio del número de organismos capturados mensualmente		74
Figura 13.		
Captura en número de individuos de <i>A. mexicanum</i> en el lago de Xochimilco por estación (1995-1996)		75

Tabla 14.		
Resultados del muestreo anual (1995-1996)		
en número de individuos		70
Tabla 15.		
Resultados del muestreo anual (1995-1996)		
en biomasa (datos de peso vivo en gramos)		71
Tabla 16.		
Resultados del muestreo anual (1995-1996)		
en longitud hocico-cloaca (LHC) (datos		
en milímetros)		72
Tabla 17.		
Abundancia poblacional (1995-1996),		
resultados mensuales		78
Tabla 18.		
Abundancia poblacional ajustada (1995-1996)		
resultados mensuales		79
Tabla 19.		
Intervalos de confianza para el estimado de		
abundancia		80
Tabla 20.		
Diferentes densidades (en individuos por		
hectárea) encontradas para especies de		
<i>Ambystoma</i>		93

INDICE DE TABLAS

Tabla 1.	Soluciones amortiguadoras utilizadas y enzimas examinadas	33
Tabla 2.	Arbol genealógico de los ejemplares de la colonia de la Universidad de Indiana utilizados en este estudio	35
Tabla 3.	Frecuencias alélicas en dos poblaciones de <i>Ambystoma mexicanum</i> (silvestre y en cautiverio)	42
Tabla 4.	Frecuencias alélicas en la población de <i>A. mexicanum</i> de Mixquic	43
Tabla 5.	Frecuencias alélicas en tres poblaciones	44
Tabla 6.	Variabilidad genética en la familia Ambystomatidae	46
Tabla 7.	Desviación del equilibrio Hardy-Weinberg	50
Tabla 8.	Coefficientes de exceso o deficiencia de heterócigos	52
Tabla 9.	Resumen de estadísticos F en los loci examinados	54
Tabla 10.	Heterogeneidad interpoblacional	56
Tabla 11.	Distancia genética	58
Tabla 12.	Coefficientes de similitud o distancia genética entre tres poblaciones	59
Tabla 13.	Captura por estación en el muestreo preliminar	66

Figura 14.		
Captura de <i>A. mexicanum</i> en biomasa en el lago de Xochimilco por estación (1995-1996)		75
Figura 15.		
Captura de <i>A. mexicanum</i> en número de individuos en el lago de Xochimilco por mes (1995-1996)		76
Figura 16.		
Captura de <i>A. mexicanum</i> en biomasa en el lago de Xochimilco por mes (1995-1996)		76
Figura 17.		
Zonificación del área lacustre de Xochimilco		82
Figura 18.		
Frecuencia de tallas (1995-1996)		90

RESUMEN

Se realizó una evaluación de la población del anfibio *Ambystoma mexicanum* (Caudata: Ambystomatidae) del lago de Xochimilco mediante dos diferentes enfoques metodológicos. El estudio genético consistió en un análisis de 16 loci aloenzimáticos mediante la técnica de electroforesis de proteínas en geles de almidón de una muestra de 14 ejemplares del lago y de 14 de una colonia mantenida en cautiverio, que sirvió como testigo. Asimismo se analizaron los datos de ejemplares de esta misma especie procedentes de la localidad de Mixquic, cuerpo de agua separado del de Xochimilco hace aproximadamente cien años. Los resultados mostraron que la variabilidad genética en estas tres poblaciones se encuentra dentro del intervalo de valores registrados en otras especies de la misma familia y del grupo de los anfibios. La mayor similitud genética se da entre la población de Xochimilco y la de colonia, mientras que Mixquic se separa de ambas. Los resultados del estudio no muestran que la población de Xochimilco haya sufrido algún cuello de botella en su historia evolutiva reciente. En el estudio demográfico, la abundancia de la población silvestre de Xochimilco se determinó mediante muestreos mensuales a lo largo de un ciclo anual. La distribución de la captura fué mayor en la zona agrícola de los canales que en las zonas semi-urbana y urbana. La densidad estimada fué de 0.006 individuos por m², valor muy bajo en comparación con los datos publicados acerca de especies de esta familia en otros cuerpos de agua. El análisis de la frecuencia de tallas de la captura permitió identificar que la temporada de reclutamiento ocurre en los meses de abril a julio. Se sugieren medidas de protección que impidan que la disminución en la abundancia lleve a la especie a un cuello de botella poblacional futuro que la ponga en riesgo de extinción.

ABSTRACT

The population of the amphibian *Ambystoma mexicanum* (Caudata: Ambystomatidae) in lake Xochimilco was studied by two different methods. A genetic study examined sixteen alloenzymatic loci using starch gel electrophoresis. Fourteen animals from the lake and fourteen other animals from a colony kept in captivity, used as a control, were used as a sample. Data from this same species from Mixquic, body of water separated from Xochimilco a century ago, were also analyzed. Results showed that the genetic variability in these three populations of *A. mexicanum* lies within the range of variation reported for other species of the same family and for amphibians. The largest genetic similarity is found between the population of Xochimilco and the colony, Mixquic specimens being separated from both of them. The population of lake Xochimilco does not show evidence of a bottleneck in its recent past history. The demographic study determined the abundance of the natural population from Xochimilco by means of a monthly sampling program in an annual cycle. The distribution of the catch was higher in the agricultural area of Xochimilco's channels than in the semi-urban and urban areas. The estimated density was 0.006 organisms per m², a very low value in comparison with published data for species of this family in other bodies of water. Length-frequency analysis allowed the identification of the recruitment season from april to july. Protection measures are suggested to prevent the decrease in abundance that may lead the species to a population bottleneck in the future and to the risk of extinction.

INTRODUCCION

El objetivo principal de este estudio fué conocer el estado de la población natural del anfibio urodela *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1798) del lago de Xochimilco y la magnitud del riesgo de que se encuentre en peligro de extinción.

La legislación internacional (la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres ó CITES, Apéndice II) otorga protección a esta especie enlistándola como especie en peligro. Por su parte, la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-94), publicada en el Diario Oficial de la Federación el 16 de mayo de 1994 sólo considera a *Ambystoma mexicanum* bajo la categoría de especie sujeta a protección especial. Esta discordancia entre ambas legislaciones debe ser resuelta ya que ha provocado situaciones como el no poder decomisar ajolotes que se vendían en el Mercado de Sonora más que con fundamento en el CITES (Reforma, 4/IV/1996).

El problema de conocer si la especie se halla o no en peligro de extinción fué abordado como una cuestión de estimación de la abundancia poblacional, a través de la obtención de datos demográficos en un ciclo anual. La búsqueda de una ruta alternativa para complementar estos datos, condujo a este estudio al campo de la genética de poblaciones.

La relación entre datos demográficos y moleculares se establece a través de la estimación de la variabilidad genética, cuyos valores permiten inferir una caída drástica en la abundancia o cuello de botella en la historia de la población, disminución que puede entonces confrontarse con los datos obtenidos a través del muestreo directo de la abundancia poblacional en el campo.

Los pobladores del lago de Xochimilco relatan que ha existido una drástica disminución de este anfibio, por lo que la idea inicial fue que se encontrarían evidencias de un cuello de botella poblacional, con valores de diversidad genética por debajo de los registrados para otras poblaciones de anfibios de la familia Ambystomatidae (heterocigosis promedio=0.07), y que el estudio de la abundancia poblacional confirmaría la presencia de menos de los 500 individuos que se recomienda conservar para evitar la erosión a largo plazo de la variabilidad por deriva génica (Avise, 1994).

La diversidad genética fue valorada mediante un análisis de aloenzimas con electroforesis en geles de almidón de una muestra de individuos de la población del

lago de Xochimilco. Dos muestras de poblaciones de esta misma especie sirvieron para hacer comparaciones: una procedente de una colonia en cautiverio y otra de la localidad de Mixquic, cuerpo de agua separado geográficamente de Xochimilco hace aproximadamente un siglo.

Para el estudio de los parámetros demográficos de esta especie se realizó un muestreo anual en la zona lacustre de Xochimilco que permitió obtener datos de abundancia, densidad, distribución, temporada de reproducción y proporción de sexos.

ANTECEDENTES

La disminución mundial de anfibios

México está incluido entre los siete países biológicamente más ricos del mundo, junto con Colombia, Brasil, Zaire, Madagascar, Indonesia y Australia. La situación de su territorio, en la que convergen las dos grandes regiones biogeográficas del continente americano, la Neártica y la Neotropical, su complicada fisiografía, el mosaico de sus climas y la gama de ecosistemas que se dan en la variedad de altitudes y latitudes que abarca su territorio, favorecen esta gran riqueza (Ramírez-Pulido y Müdespacher, 1987).

Dentro de esta biodiversidad, la riqueza herpetológica está reconocida como la más importante, ya que los anfibios y reptiles representan un 10.5% del total mundial, con una proporción de endemismo de 60.7% en los anfibios y 53.7% en los reptiles.

En conjunto, poco más de la mitad de las especies de anfibios y reptiles mexicanos es endémica al país: 55.7%. Todavía faltan especies por describir y "no existe hasta la fecha una lista completa y actualizada de la fauna de anfibios y reptiles de México y aún menos una referencia general sobre la distribución de estas especies en el país" (Flores Villela, 1993).

El registro científico del incremento en las tasas de extinción de especies biológicas, especialmente en vertebrados, que incluye a los anfibios, ha llevado recientemente a hablar de una "crisis de biodiversidad".

Aunque las extinciones en masa en el tiempo geológico y las extinciones locales en un tiempo ecológico son fenómenos naturales, el panorama mundial muestra actualmente que la extinción de especies y ecosistemas se ha acelerado debido a la acción humana.

La reducción en la biodiversidad se debe principalmente a la destrucción de hábitats naturales. La aceleración en la pérdida de especies es tan grave que se ha calculado que de continuar las tasas de deforestación actuales, una cuarta parte o más de los organismos en la tierra desaparecerán en 50 años (Ehrlich y Wilson, 1991). Esto se ve reflejado en los anfibios, ya que en muchas partes del mundo se han registrado disminuciones poblacionales, reducción en su hábitat y extinciones (Wake, 1991).

Aunque otros grupos animales pueden recolonizar áreas de las que desaparecieron, existen razones fisiológicas y ecológicas para temer que los anfibios no puedan hacerlo ya que sus movimientos se hallan restringidos por necesidades de termorregulación y por el peligro de desecación.

En comparación con otros tetrápodos pequeños como reptiles, aves o pequeños mamíferos, los anfibios se mueven a distancias menores. El ámbito hogareño (área en la que un animal lleva a cabo normalmente sus movimientos de búsqueda de alimento o pareja y en la cual cuida a sus crías) de pequeños mamíferos, como roedores y otros, se ha encontrado que abarca varias hectáreas (Vaughan, 1986), igual que el de las serpientes (Porter, 1972) y las tortugas del desierto (Orr, 1982). Las lagartijas se mueven en áreas de miles de metros cuadrados (Stamps, 1983). En comparación, el ámbito hogareño de las salamandras de la especie *Ambystoma talpoideum* se encontró que está entre 0.02 y 0.21 m² (Semlitsch, 1981) y para las salamandras del género *Desmognathus* de sólo 0.1 a 3.6 m² (Ashton, 1975).

Asimismo, muchas especies de anfibios, al igual que otros vertebrados, muestran gran fidelidad al sitio, retornando a su lugar original después de ser desplazados de él (Sinsch, 1990).

La restricción de sus movimientos y su fidelidad al sitio son pues razones para temer poco éxito de este grupo animal en la recolonización en un corto plazo.

La destrucción de su hábitat es, sin duda, la principal causa de la pérdida mundial de especies de anfibios, que podría tener un impacto importante en otros organismos: los anfibios son componentes abundantes e integrales de ecosistemas muy diversos - son carnívoros que se ubican al final de la cadena trófica, como grandes consumidores de invertebrados, especialmente de insectos. Su disminución generalizada puede ocasionar serios problemas ambientales. Se han propuesto otras causas de la disminución de esta clase de vertebrados, como la contaminación química, la lluvia ácida, el aumento en la radiación ultravioleta, la introducción de peces exóticos, patógenos, sobreexplotación humana y fluctuaciones poblacionales naturales (Blaustein y Wake, 1990).

Es urgente ante el panorama mundial de disminución de esta clase de vertebrados, analizar rigurosamente la variabilidad de la densidad de sus poblaciones a través de estudios que abarquen periodos que vayan mas allá de unos cuantos años y cubran por lo menos un periodo de recambio de la población. Sin este conocimiento, se puede estar subestimando la variación natural (Blaustein, Wake

y Sousa, 1994), ya que en muchos casos se ha puesto a algunas especies de anfibios en la lista de especies amenazadas, con base en información sobre reducción de su habitat, pero sin datos demográficos o genéticos.

La clasificación de la biota de un país en categorías de riesgo o vulnerabilidad a la extinción, con todo y ser una tarea básica para la conservación de la biodiversidad biológica, es en los países en desarrollo una tarea difícil por su costo económico y por el tiempo tan limitado con el que se cuenta para generar tal información. En México, el análisis del estado de conservación del grupo de los reptiles y anfibios, señala que el 22% de ellos (218) se halla en vías de extinción. La información sobre la situación actual de este grupo es, quizá la más limitada de todos los vertebrados del país (Ceballos, 1993).

Dentro de las poblaciones de anfibios requeridas de esta atención se encuentra el ajolote de Xochimilco, *Ambystoma mexicanum*.

El ajolote de Xochimilco

La literatura científica extranjera se refiere al ajolote de Xochimilco por su nombre náhuatl: "axolotl" ("perro de agua", "esclavo del agua", "duende del agua", "gemelo del agua" significados todos válidos según Smith y Smith, 1971) para distinguirlo de otras especies de ambistómidos.

La primera referencia escrita sobre este anfibio data del libro de historia natural de Ximénez (1615). El ajolote recibió un nombre científico entonces de acuerdo con las reglas de nomenclatura aceptadas hasta casi 200 años después: *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1798). Aunque muy estudiado en el laboratorio, permanece casi desconocido en la naturaleza y de acuerdo con los relatos de pescadores de Xochimilco, ha sufrido una gran disminución en abundancia. Everard Home (1824) relata que en el mes de junio su amigo Bullock vió miles de ellos vendiéndose en el mercado procedentes del lago de Texcoco. Hoy es, en cambio, muy escaso. A pesar de que casi toda la literatura sobre herpetología mexicana es de naturaleza taxonómica, *Ambystoma mexicanum* cuenta con una temática extensa y variada. Hobart Smith, uno de los pioneros de la herpetología mexicana, dedicó en 1971 una recopilación bibliográfica a los estudios dedicados exclusivamente a esta especie (Smith y Smith, 1971). Encontró 3311 artículos y libros que abarcan diversos campos de la investigación experimental, en especial sobre su genética, embriología, regeneración y endocrinología. Su celebridad rebasa el campo científico hasta ocupar espacios en la mitología nacional. Roger Bartra (1987) se ocupa de esto en un hermoso libro sobre la metamorfosis.

Gran parte del interés que despierta esta salamandra se debe a su neotenia o paedomorfosis, estos anfibios no evolucionan a la condición terrestre, maduran reteniendo la morfología larvaria (branquias externas, aleta caudal de gran tamaño, ausencia de párpados movibles) y son obligadamente acuáticos al madurar sexualmente. La retención de características juveniles de los antecesores en los descendientes adultos es un ejemplo de "heterocronía": un cambio en los tiempos en que se dan los eventos en el desarrollo del ciclo de vida (Gould, 1977). Diversos autores han argumentado que la heterocronía es una estrategia de cambio evolutivo mucho más eficaz que los cambios morfológicos, los cuales al incorporar mutaciones pueden desorganizar el estado de adaptación que ha alcanzado la especie.

La pedomorfosis ha jugado un papel importante en la evolución de las salamandras, a las que pertenece la familia Ambystomatidae, aunque la mayor parte de ellas son terrestres o semi-terrestres en la vida adulta.

La reproducción en un estado esencialmente larvario pareció a los científicos del siglo pasado que contradecía la teoría de la evolución y ejerció una enorme fascinación por esta especie.

El primer y famoso embarque en 1863 de treinta y cuatro ajolotes vivos al Museo de Historia Natural de París durante la ocupación francesa - enviados por el General Forey - asombró al discípulo y colaborador de Cuvier, Auguste Duméril.

Cuvier había examinado con anterioridad dos ajolotes que Humboldt le llevó desde México a París y presentó sus resultados en una solemne sesión del Instituto Nacional en 1807. Reconoció entonces la calidad de la primera descripción científica del ajolote debida en el siglo XVI al médico Francisco Hernández (1648), corrigió la idea de Clavijero quien en el siglo XVIII sostuvo que el ajolote poseía útero y flujos menstruales y se pronunció sobre la extraña persistencia de sus branquias al alcanzar la madurez; el ajolote no era más que la larva de una gran salamandra (Cuvier, 1811).

Duméril obtuvo en 1865 la primera generación de ajolotes nacidos en Europa. Mandó especímenes vivos a Inglaterra, Irlanda, Italia, Holanda, Bélgica, Suiza, Bavaria, Prusia, Rusia y Suecia (Smith y Smith, 1971).

Una apasionada literatura científica (Duméril, 1865; Velasco, 1879; Weismann, 1880; Herrera, 1899) da cuenta del asombro que produjo a los naturalistas de la época el que una salamandra pudiera reproducirse en un estado aparentemente larvario. El ajolote estaba lleno de contradicciones ya que varios de los ajolotes nacidos en París sí sufrieron metamorfosis.

De este primer grupo que Duméril repartió tan generosamente provienen los organismos que poblaron los laboratorios europeos, con lo cual el ajolote puede considerarse como uno de los animales de laboratorio con una de las líneas más puras de descendencia.

Ambystoma mexicanum ha cumplido ya más de un siglo de popularidad en los trabajos experimentales de laboratorio. La razón de esta popularidad se debe a que su estudio es indispensable para especialistas en los campos de biología del desarrollo y evolución. Para los primeros, el ajolote representa un sistema manejable para realizar manipulaciones embriológicas y para estudios de formación de patrones - debido a que sus huevos son grandes, el desarrollo del embrión es observable a simple vista y son muy resistentes a las prácticas quirúrgicas necesarias en embriología experimental.

Para los segundos, el ajolote ha representado un importante modelo para el estudio de la heterocronía. Este tiene una larga historia de utilización en investigaciones sobre el control endocrino y el resultado morfológico de la neotenia (Shaffer, 1993).

Asimismo sus capacidades de regeneración, inusitadas en un vertebrado, son objeto de mucho interés en investigaciones de biología del desarrollo, genética y neurología.

Muchos centros de investigación mantienen actualmente colonias de esta especie para surtir el trabajo científico en laboratorios de todo el mundo. Como su propagación en cautiverio ha sido exitosa y abundante se puede decir que esto es lo único que lo protege de la extinción actualmente, ya que su área de distribución natural ha ido disminuyendo drásticamente.

Biología

Mientras que la mayor parte de las ranas presentan fecundación externa, los huevos de casi todas las salamandras son fecundados internamente.

Generalmente en los urodelos, las secreciones químicas de diversas glándulas juegan un papel importante en el apareamiento. Existe un cortejo que tiene como resultado el que el macho ponga un espermátforo. Este es secretado por las glándulas cloacales y tiene la forma de un cono gelatinoso con el esperma en la punta (Armstrong, Duhon y Malacinski, 1989).

La hembra se posa sobre el espermátforo para introducirlo en su cloaca, sus secreciones disuelven la matriz gelatinosa, permitiendo que los espermatozoides entren a los túbulos de la espermateca, donde se almacenan hasta que se inicie el desove. En ese momento unos cuantos son expulsados contra la superficie de cada huevo mientras van pasando desde el oviducto hacia la cámara cloacal.

El huevo del ajolote, como el de los demás urodelos, es poliespérmico, esto es, varios espermatozoides lo penetran. La hembra es el sexo heterogamético (Malacinski, 1988; Armstrong y Duhon, 1989).

Los embriones eclosionan a las dos y media semanas en promedio, con una longitud de 1 cm. aproximadamente. Su crecimiento depende de la alimentación y bajo condiciones óptimas maduran sexualmente al año. Su vida reproductiva dura entre 5 y 6 años aunque en condiciones

de laboratorio un ajolote puede alcanzar una longevidad de 10 años.

Importantes caracteres taxonómicos del género *Ambystoma* son los dientes prevomerianos de los adultos, arreglados en una línea transversal por detrás de las coanas y la aleta caudal, que en la larva se extiende hasta más allá de las extremidades posteriores para formar una aleta dorsal en el cuerpo que se reduce a un pliegue en las forma adultas neoténicas (Casas y Mc Coy, 1987).

La hembra pone un promedio de 800 huevos. La espermatogénesis ocurre en el verano; los espermatozoides maduros son liberados en el vaso deferente en otoño y principios de invierno. Se almacenan en el vaso durante el invierno y los espermátóforos son puestos durante la primavera.

La reproducción está bajo el control ambiental del fotoperiodo y por tanto sincronizada estacionalmente, lo cual es característico de la mayoría de los urodelos de zonas templadas (Lofts, 1974), que inician su temporada reproductiva al alargarse en diciembre las horas-luz y terminan aproximadamente en junio al llegar a su máximo éstas.

Distribución

El orden Urodela (Caudata) comprende a las salamandras y los sirénidos, con cerca de 300 especies.

Las salamandras son el clásico ejemplo de un grupo de una distribución Holártica (de las regiones templadas del norte, tanto del Hemisferio Occidental como Oriental) ya que ocho de sus nueve familias se encuentran completamente en regiones al norte de los trópicos.

Los estudios de biodiversidad han demostrado un gradiente latitudinal mundial general en la diversidad; esto es, todos los grupos taxonómicos alcanzan su mayor riqueza de especies en los trópicos, particularmente en las selvas tropicales y los arrecifes coralinos. Precisamente las excepciones son las salamandras, los áfidos y las coníferas (Ehrlich y Wilson, 1991).

Algunos ambistómidos llegan hasta el límite sur de la Meseta Central mexicana, aunque sólo las salamandras sin pulmones (Pletodontidae) realmente han penetrado en los trópicos, ambiente en el que han tenido mucho éxito, igual que el orden Anura, que comprende al grupo más numeroso de anfibios.

En el suborden Ambystomidae, la familia Ambystomatidae es la más numerosa, con treinta y tres especies, exclusivamente en el continente americano. Se distribuye a través de todo Norteamérica, desde el sur de Canadá en el este y Alaska en el oeste hasta el Eje Volcánico Central en el límite sur de la Meseta Central de México.

Con algunas excepciones (*Ambystoma opacum*, *A. maculatum* y *A. texanum* y las formas diploides, triploides, tetraploides e híbridas del complejo *Ambystoma jeffersonianum/Ambystoma laterale*) sus áreas de distribución son pequeños.

Sólo la salamandra tigre *Ambystoma tigrinum* se halla presente en casi todo el área de distribución de la familia, lo cual la convierte en una de las especies de salamandra más ampliamente distribuidas que se conozcan. Sin embargo, una revisión taxonómica probablemente mostrará que no es una sola especie sino un complejo de especies estrechamente relacionadas, como ha sucedido con el reconocimiento de la diversidad de especies de ranas leopardo de Norteamérica que anteriormente eran todas clasificadas como *Rana pipiens* (Brandon, 1989).

La distribución geográfica restringida es especialmente cierta de las especies mexicanas, ya que la mayor parte de ellas sólo se conocen en su localidad tipo. El nivel de endemismo parece ser grande a través de la parte central de México, donde la radiación de los ambistómidos es relativamente reciente, probablemente de hace sólo unos 10 a 12 millones de años (Shaffer, 1984). La variación en la respuesta metamórfica de este grupo ha tenido una influencia central en esta diversificación relativamente reciente y rápida de los ambistómidos mexicanos (Reilly y Brandon, 1994).

Diecisiete especies de *Ambystoma* se reconocen actualmente en México, de las cuales cinco son neoténicas (Brandon, 1989). Se encuentran por encima de los 1600 metros de altitud y en estanques, lagos y otros reservorios de aguas lénticas (Casas y McCoy, 1987). En la Sierra Madre Occidental se localiza *Ambystoma rosaceum*, especie endémica a esta región. *Ambystoma tigrinum* se encuentra tanto en la Sierra Madre Occidental como Oriental. Es en el Eje Volcánico Central donde se encuentran las otras 15 especies de *Ambystoma*. Las neoténicas se restringen a lagos aislados en los estados de Puebla, México, Distrito Federal y Michoacán. Ecológicamente, esta es una región asombrosa en comunidades vegetales y microambientes (Shaffer, 1989) y de gran diversidad biológica por ser donde se fusionan la región biogeográfica Neártica con la Neotropical.

Debido a que la inestabilidad geológica de la Meseta Central durante el inicio del Pleistoceno aisló cuencas que originalmente formaron parte del sistema del Lerma, los estudios de especiación geográfica de los peces del género *Chiostoma* (Barbour, 1973) proporcionan una importante pauta a seguir para estudiar el origen de la distribución de las especies de anfibios del género *Ambystoma* (Shaffer, 1984). El aislamiento de las poblaciones en el lago de Pátzcuaro produjo una especie endémica de pescado blanco, *Chiostoma estor*, y una especie endémica de ajolote, *Ambystoma dumerilii*.

Esta distribución biogeográfica que sugiere la especiación a partir de un antecesor común, podría explicar la producción de híbridos fértiles entre algunas especies del género *Ambystoma* en el laboratorio (Brandon, 1974).

El habitat original de la especie

La distribución original de *Ambystoma mexicanum* se remonta al lago extenso y somero que durante el Pleistoceno cubría el Valle de México, alimentado por manantiales (especialmente en Xochimilco y Chalco), gran precipitación pluvial, agua de deshielo de los volcanes Popocatepétl e Iztaccíhuatl y agua de desague (Brandon, 1989).

Ya desde la llegada de los españoles, el "axólotl" constituía una importante pesquería con gran valor en la cocina y en las prácticas médicas prehispánicas. Dice Fray Bernardino de Sahagún:

"hay unos animalejos en el agua que se llaman axólotl y tienen pies y manos como lagartijas y tienen la cola como anguila y el cuerpo también, tienen muy ancha la boca y barbas en el pescuezo. Es muy bueno de comer, es comida de señores" (1565).

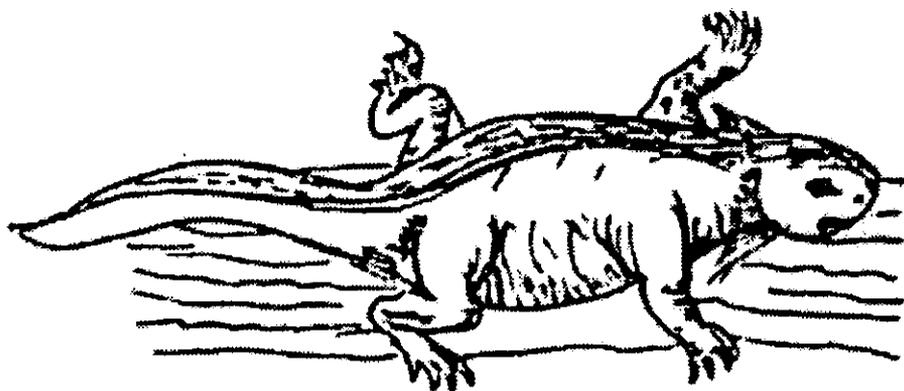


Figura 1. Axólotl ó ajolote. Códice Florentino, lib. 11, f. 68r., ilustr.57 (Tomado de Rojas, 1985).

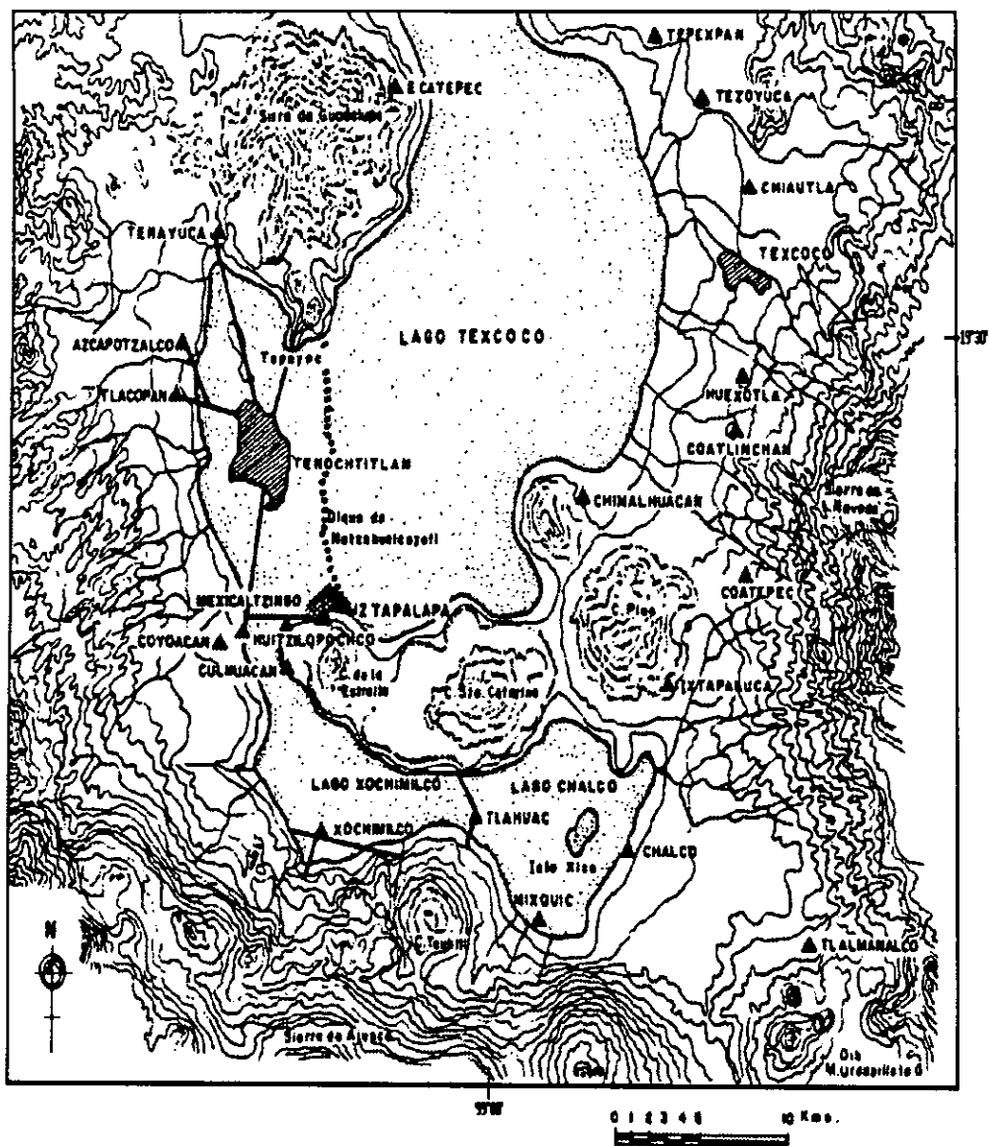


Figura 2. REGION DE LOS LAGOS DE LA CUENCA DE MEXICO Y PRINCIPALES CENTROS URBANOS EN 1521
(Tomado de: Avila, 1991)

Como ya se mencionaba, se cree que a la llegada de los españoles la especie se distribuía en este gran lago cuya superficie ocupaba una décima parte del Valle de México.

Su superficie aproximada era de 600 km² antes de 1521 y la cota de 2 240 m. encerraba el nivel mas alto (Avila, 1991). La formación de la cuenca de México se inició en la era cenozoica y quedó conformada como cuenca cerrada al nacer la Sierra del Chichinautzin que obstruyó el drenaje en su parte sur.

Esta región lacustre de poca profundidad tuvo una alta productividad orgánica. De su biodiversidad a la llegada de los españoles, conservamos la lista de 21 aves acuáticas, crustáceos, tortugas, anfibios (incluyendo el ajolote) y peces que elaboró Fray Bernardino de Sahagún que vino a México en 1529 (y que desconocía la historia natural) en su *Historia general de las cosas de Nueva España*.

Su riqueza biótica es representativa de la economía lacustre sobre la que se sustentaba la Tenochtitlán que encontraron los españoles ya que la utilización que los aztecas hicieron de su medio ambiente lacustre fué mucho más allá que la de cualquier sociedad de su tiempo. Además de las aves, sapos, ranas y el "axolotl", aprovecharon invertebrados como insectos (moscos, efíridos y corixidos) en etapas de larva y pupa que eran elaborados como tortas. Existen también registros de algas, cuyo nombre náhuatl era "tecuiltlatl", las cuales despues de secarse en el lodo y hornearse se comen "como nosotros comemos el queso" dice el historiador.

En cuanto a los peces, Cortés relata que algunas aves de Moctezuma eran alimentadas diariamente con 250 kilos de peces pequeños y numerosos capturados en los lagos salados como Texcoco, seguramente aterínidos y goodeidos.

En su etapa de mayor extensión, estos lagos, junto con los de Apam, Tóchac y Tecomulco en el noreste de la cuenca, alcanzaron su etapa de juventud al formar un gran lago en el que sobresalían las formaciones geológicas, entre las que se encuentra el Cerro de la Estrella, en el cual se han hallado depósitos lacustres sobre cotas altas que atestiguan los niveles del lago.

Durante períodos de secas este lago retrocedía hacia las diferentes secciones que se conocieron como México, Chalco, Xochimilco, Zumpango, Xaltocan y Texcoco. El envejecimiento fué avanzando con las regresiones hasta que los lagos quedaron separados entre sí.

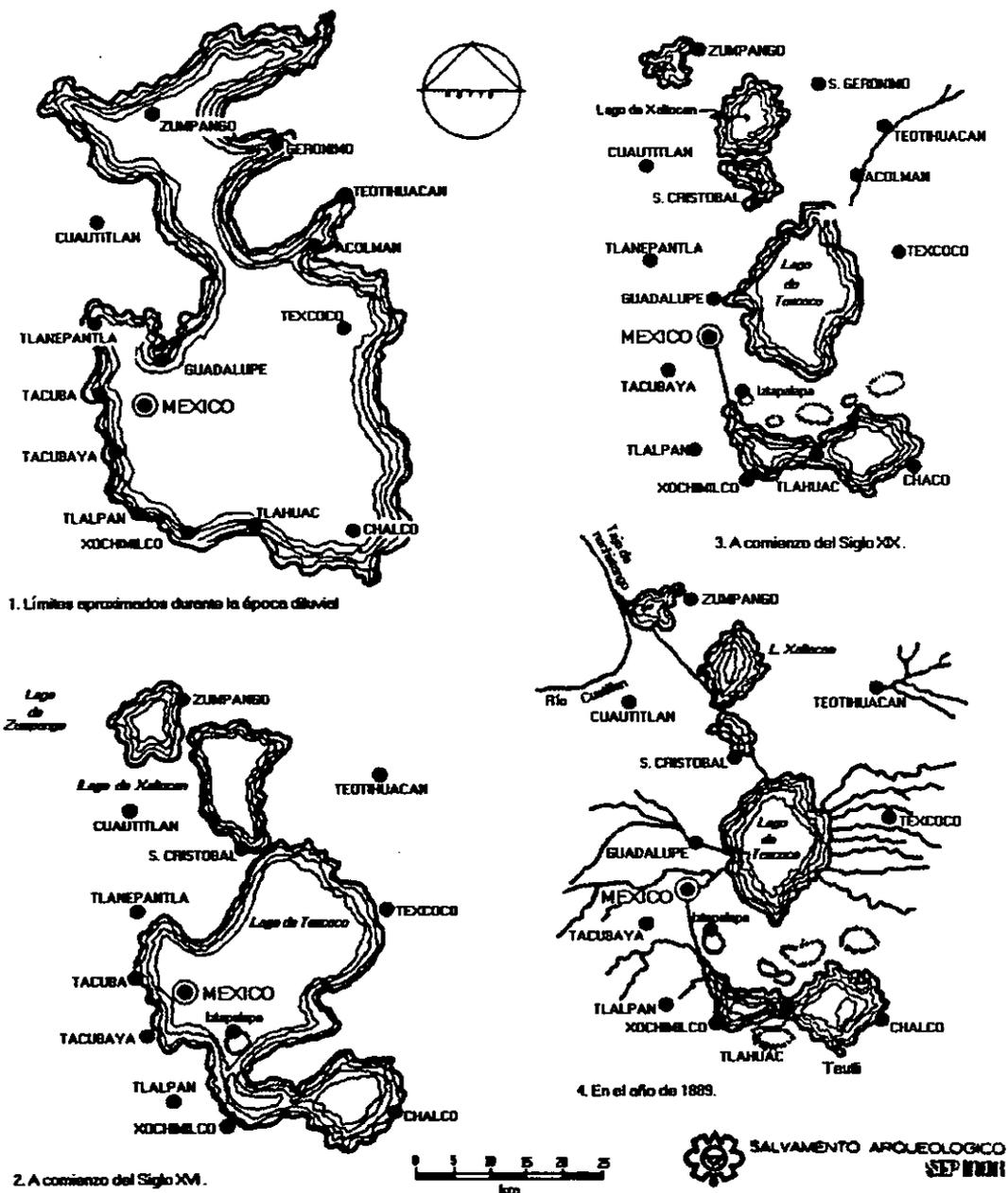


Figura 3. EVOLUCIÓN DE LOS LAGOS DE LA CUENCA DE MEXICO (Tomado de: Linné, 1948)

El área aproximada del par de lagos del sur de la Cuenca de México (Xochimilco y Chalco) ha sido calculada entre 200 y 260 Km² durante el periodo de 350 años que va de 1500 a 1850. De 1850 a 1940 la reducción fué de 200 a 35 Km². De 1940 a 1959 de 35 a 8 Km² y de 1959 a 1989 de 8 a 1 Km² (Bojórquez, 1991).

Chalco quedó desecado a principios del siglo XX, por lo cual cesó de abastecer de agua al lago de Xochimilco, lo que produjo una disminución importante en su nivel al finalizar el siglo pasado.

La separación entre Xochimilco y Mixquic data así de hace aproximadamente un siglo.

Actualmente subsisten un número reducido de canales en Tláhuac y Mixquic y alguna laguna intermitente formada en época de lluvias (Roldán y Bojórquez, 1995).

De estos lagos que ocupaban la cuenca, el lago central de Texcoco era el más bajo de los lagos del norte que contenían aguas salinas, mientras que los lagos del sur tenían aguas dulces y muy fértiles. Con el establecimiento de las culturas prehispánicas y la invención de las chinampas, los lagos comenzaron a sufrir una serie de transformaciones a causa del uso del espacio lacustre, de la construcción de obras hidráulicas, de calzadas y de la explotación de la flora y la fauna. Durante el dominio de los mexicas se hicieron importantes obras civiles, entre las cuales está el albaradón de Nezahualcóyotl para separar una porción del lago de Texcoco integrando su caudal a las aguas dulces de los lagos del sur (Avila, 1991).

"En el presente, sólo queda el remanente del lago de Texcoco y la zona de los canales de Xochimilco, que representan los últimos restos de lo que en una época fué un esplendoroso lago" (Gómez y Arenas, 1987).

La desecación debida al crecimiento urbano ha desaparecido casi totalmente el hábitat original de *Ambystoma mexicanum* (Lazcano-Barrero, *et al.*, 1986) excepto por lo que queda del lago de Xochimilco: 2.3 Km² (Roldán y Bojórquez, 1995).

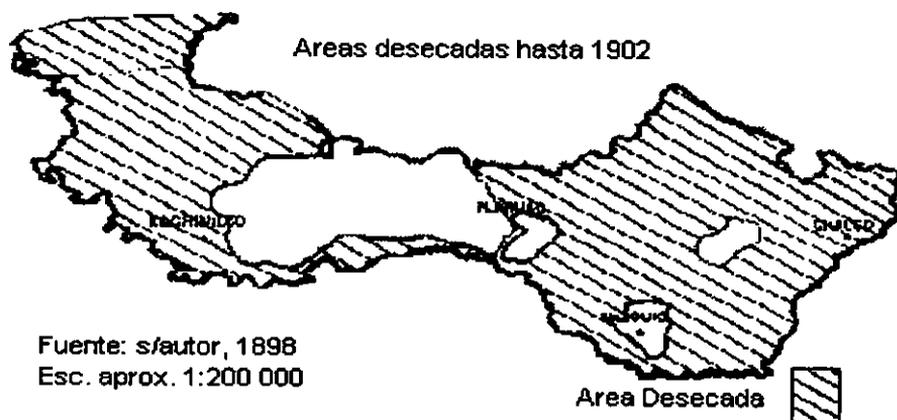
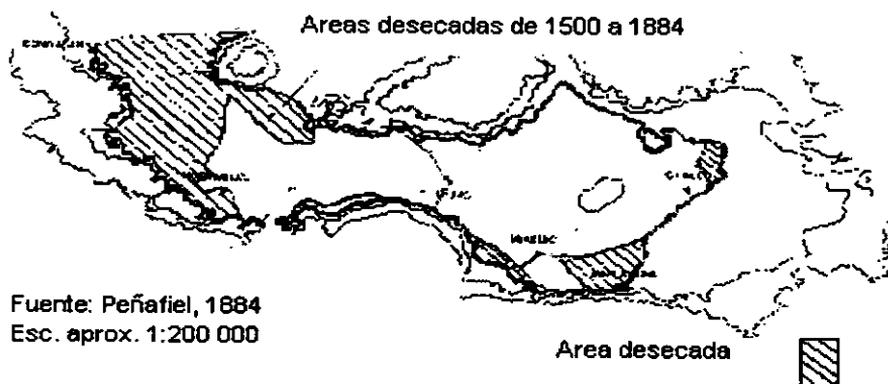


Figura 4. DESECAMIENTO DE LOS LAGOS DE XOCHIMILCO Y CHALCO (Tomado de: Roldán y Bojórquez, 1995)

Diversos problemas históricos en Xochimilco, como la canalización de sus manantiales a la ciudad de México (entre 1905 y 1914), la utilización de 4 m³ por segundo de aguas del Canal Nacional para el lavado de las atarjeas de la ciudad para vaciarse en el Gran Canal del Desagüe (Gama, 1920) y la introducción de aguas semitratadas a partir de la construcción en 1958 de la Planta Tratadora de Aguas Negras del Cerro de la Estrella para solucionar el problema de la disminución del nivel de los canales, han provocado una degradación del ecosistema.

La hipertroficación en Xochimilco es producto de la adición de aguas semitratadas y de las descargas directas de aguas negras y grises (éstas con una gran proporción de detergentes) que se han hecho a los canales desde hace muchos años (Bojórquez, 1994). Además de la contaminación, la introducción de peces exógenos plantea serias dificultades a la supervivencia de esta especie.

El 7 de mayo de 1992, fué publicado en el Diario Oficial de la Federación, el decreto que establece como zona prioritaria de preservación y conservación del equilibrio ecológico y se declara como área natural protegida, bajo la categoría de zona sujeta a conservación ecológica, la zona lacustre de Xochimilco.

Esta legislación es un importante paso que debe respaldarse con estudios sobre la fauna acuática de la zona lacustre. En el caso del ajolote, se desconoce el estado de la población natural a pesar de la gran cantidad de estudios existentes en otros campos sobre esta especie. Flores Villela (1978) considera a este género dentro de las especies de anfibios que si bien son de importancia comercial, sus volúmenes de explotación son muy bajos y su utilización se da básicamente, a nivel local; sin embargo, se desconoce el volumen de la captura que se hace en el lago. La falta de información sobre *Ambystoma mexicanum* en la naturaleza es la causa de que la única información con la que se cuenta sobre su ciclo de vida haya sido obtenida en colonias de laboratorio.

Un primer acercamiento al estudio de la población natural del lago de Xochimilco debe abordar el problema de determinar parámetros demográficos básicos, conocimiento necesario para su manejo. Aunque la alteración profunda de su hábitat natural por la acción humana "elimina virtualmente cualquier oportunidad de deducción de su ecología original" (Smith, 1989), el conocimiento de los parámetros poblacionales básicos de esta especie en el lago de Xochimilco permanece como condición básica para su preservación.

ESTUDIO ELECTROFORETICO

ANTECEDENTES

La genética poblacional

La evaluación de poblaciones naturales adquirió una poderosa herramienta con el desarrollo en las primeras décadas de este siglo, de la genética de poblaciones.

Esta disciplina ha evolucionado en diversos e importantes sentidos. Este estudio sólo se enfocará a la variabilidad genética, dato fundamental en la descripción de una población ya que para subsistir, ésta debe permanecer adaptada a un medio ambiente cambiante por lo que requiere de una provisión de variabilidad intrínseca sin la cual no podría haber evolución.

El cambio genético causado por la selección natural presupone diferencias genéticas ya existentes sin las cuales ésta no podría operar (Hubby y Lewontin, 1966).

La plasticidad genética de una población se basa en la variación producida por las mutaciones y la recombinación, resultado de los ciclos sexuales. Aunque parte de esta variabilidad se halle encubierta, pues no toda es expresada en los fenotipos de los individuos, ésta permanece en la población. En organismos diploides de reproducción sexual la condición heterociga es el mecanismo que permite almacenar una gran cantidad de variación.

El análisis de la variación genética en poblaciones naturales surgió en 1966 con la adaptación de Hubby y Lewontin en la Universidad de Chicago, Johnson y colaboradores en la Universidad de Texas y Harris en la Universidad de Pensilvania de los métodos para el aislamiento y la purificación de moléculas orgánicas a partir de los cuales la biología molecular saltó a la búsqueda de la variabilidad genética en poblaciones al nivel molecular. Los primeros dos grupos trabajaron con *Drosophila* mientras que Harris investigó las proteínas sanguíneas en humanos (Mettler, et al., 1988).

Antes de este gran adelanto, durante la década de los treinta, la escuela clásica, representada por Muller, sostenía que las poblaciones presentan muy poca variabilidad genética, y que la principal fuente de variación era la mutación, sobre la que operaba la

selección natural, fuerza "purificadora", que jugaba así un papel negativo y no creativo (Avice, 1994).

Por el contrario, Dobzhansky (1937) postulaba gran variación genética en las poblaciones mantenida por selección balanceadora (ventaja del heterócigo). Posteriormente Kimura (1968) sostuvo una teoría de la interacción entre la deriva génica y la mutación que se conoce como la escuela "neutralista" de la evolución molecular (Avice, 1994).

La controversia entre estas distintas escuelas radica principalmente en el peso que se asigna a las distintas fuerzas evolutivas que actúan sobre la variabilidad poblacional en el tiempo.

En uno de los primeros estudios en este campo, Lewontin y Hubby (1966) trataron de abordar el problema formulándose la pregunta más elemental acerca de la estructura genética de una población: "¿en que proporción de sus loci podemos esperar que un individuo diploide sea heterócigo?". La respuesta los sorprendió: de los 18 loci que examinaron, encontraron variación en 9 de ellos. A partir de los estudios electroforéticos la noción sobre variabilidad de la escuela clásica fué desechada dada la gran cantidad de variabilidad genética encontrada a nivel molecular.

No existe ninguna explicación sencilla acerca del mantenimiento de cantidades tan grandes de variación en las poblaciones.

La herencia es básicamente un proceso conservador que no debe ser, sin embargo, demasiado rígido para que pueda existir el cambio evolutivo. Las poblaciones deben tener suficiente variación genética para ser flexibles, pero no deben tampoco producir una sobreabundancia de genotipos mal ajustados a expensas de los adecuados o la población disminuirá su tamaño y se extinguirá.

Para que la evolución sea efectiva, las poblaciones deben continuar produciendo una preponderancia de individuos adecuados, con lo cual contribuyen al mismo tiempo nuevas combinaciones que sirvan para afrontar cambios ambientales.

El método electroforético se basa en que gran cantidad de mutaciones en los genes estructurales deben resultar en la sustitución, delección o adición de aminoácidos en los polipéptidos producidos por esos genes. Tal cambio, en algunos casos, resultará en una modificación en la carga electrostática neta del polipéptido. De este modo, si se examina un gran número de enzimas u otras proteínas y se determina su movilidad electroforética en organismos individuales, debe ser

posible detectar la variabilidad en loci específicos de un individuo a otro.

Existe la posibilidad de error cuando el método subestima la variación por no separar polipéptidos diferentes. La electroforesis no puede detectar alelos diferentes que codifiquen proteínas de movilidad idéntica. Se estima que sólo cerca de dos terceras partes de todas las sustituciones de aminoácidos resultan en un cambio en la carga eléctrica neta de una proteína (Ayala, 1982).

La electroforesis permite; sin embargo, en un primer orden de aproximación, equiparar a una proteína sin ninguna variación detectable, con un gen sin variación detectable.

La variación aloenzímica detectada se comporta según un patrón mendeliano, de modo que los fenotipos pueden equipararse con genotipos homocigos o heterocigos en loci particulares.

Los estudios de isoenzimas, han tenido numerosas aplicaciones en biología evolutiva, entre las que se encuentran estimaciones de heterocigosis en las poblaciones (Lewontin y Hubby, 1966; Selander y Levin, 1980; Selander et al., 1987); descripciones de la estructura poblacional (Allendorf y Phelps, 1981); estimaciones del grado de similitud genética entre especies (Hubby y Throckmorton, 1968; Webster et al., 1972; Gottlieb, 1973; Ward et al., 1992), entre poblaciones conespecíficas (Selander et al., 1969), y determinación de los patrones de variación geográfica de frecuencias alélicas (Johnson et al., 1966; Kennedy et al., 1985). Asimismo esta metodología ha proporcionado una poderosa herramienta a la sistemática.

La evaluación de historias filogenéticas basadas en distancias genéticas representó una revolucionaria innovación a los métodos de la morfometría clásica en este campo.

Aunque las conclusiones de los conjuntos de datos moleculares y morfológicos generalmente muestran la concordancia que es de esperarse, a veces presentan disparidades (Shaffer, 1991) que llevan a decidirse por el conjunto de datos más informativo: con mayor fortaleza estadística o menor ambigüedad por estar basado en independencia de caracteres.

En ocasiones, un nuevo conjunto de datos puede proporcionar una comparación independiente.

Nuevas técnicas han permitido pasar del examen de la variabilidad genética a nivel del polipéptido al nivel del genotipo mismo: las secuencias de nucleótidos. La

cantidad de variación encontrada a este nivel es de uno a dos órdenes de magnitud mayores.

Existe una concordancia general entre los datos que proporcionan las aloenzimas y el ADN mitocondrial, pero éste último tiene mayor poder de discriminación y resolución (Awise, 1987).

La validez e importancia de los estudios de aloenzimas sigue radicando en que su menor costo y facilidad representan, sin duda, la mejor opción para realizar un primer acercamiento a un estudio de genética poblacional. Esto ha llevado a su uso generalizado, lo que ha permitido una sólida y extensa base de datos en poblaciones vegetales y animales.

Medidas de variabilidad genética

Existen dos indicadores de variación que son rutinariamente calculados en estos estudios: H (heterocigosis promedio) y P (porcentaje de loci polimórficos). Una tercera medida es a veces añadida: A (número promedio de alelos por locus).

La pregunta sobre qué cantidad de variación existe en una población dada se encontró con la necesidad de conocer la variación del genoma como un todo a partir de una muestra al azar de loci estructurales. La extrapolación de un conjunto limitado de loci a genomas completos debe tomarse con ciertas reservas dada la ignorancia sobre la composición de estos genomas y sobre la proporción del ADN total involucrado en genes estructurales.

Sin embargo, según Selander y Kaufman (1973), la consistencia general de las estimaciones realizadas en muy diferentes tipos de organismos sugiere que representan algún parámetro básico de la variación genética. Ayala, Powell y Dobzhansky (1971) estimaron que de 20 a 50% de loci en una población son polimórficos y que el individuo promedio es heterocígo en un 5 a 20% de sus loci.

Se ha calculado que la población promedio es polimórfica en un 30% de sus loci (Lewontin y Hubby, 1966), cifra muy por encima de lo que los primeros planteamientos predecían. El individuo promedio es heterocígo en un 8% a 15% de sus loci, con un promedio de 12% (Lewontin y Hubby, 1966).

Los valores de heterocigosis (H) en tetrápodos se hallan de un modo consistente entre 5 a 6 %, mientras que los de invertebrados son más altos, promediando 15% (Selander y Johnson, 1973).

La gran cantidad de publicaciones científicas sobre niveles de variabilidad genética que abarcan casi todos los taxa, da una ventaja más a la electroforesis de proteínas consistente en un importante grupo de datos que sirven de base para comparaciones.

En una recopilación de este tipo de estudios que abarcó 243 especies de plantas y animales (Nevo, 1978), se encontró que la cantidad de heterocigosis y polimorfismo genético varía entre loci, poblaciones, especies y habitats y se relaciona directamente con la heterogeneidad ecológica. Sin embargo, el establecimiento de relaciones causa-efecto entre perfiles ecológicos y genéticos es muy difícil.

La reducción de la variabilidad genética en especies en peligro de extinción

Los estudios electroforéticos han demostrado claramente que un alto nivel de variación genética es mantenido en una condición de equilibrio en la mayor parte de las poblaciones naturales de plantas y animales, mientras que existe una reducción general en esta variabilidad en poblaciones pequeñas y aisladas.

El factor que influye de un modo determinante sobre el nivel de variación genética, en ausencia de una fuerza selectiva importante, es el tamaño efectivo de la población. Esto se debe a que los genes tienden a fijarse en la condición homociga por la ganancia y pérdida al azar de gametos o individuos en las poblaciones pequeñas. Este efecto ocurre independientemente del cambio debido a la selección natural, mutación o migración y es llamado "deriva génica".

El término "cuello de botella" en genética de poblaciones ha sido aplicado al periodo en la historia de una población en que se reduce drásticamente el número de individuos, por causas como enfermedades ó condiciones ambientales extremas. Un cuello de botella puede tener como resultado la deriva génica.

La interpretación de estos hallazgos de reducción en la variabilidad en situaciones insulares o semi-insulares, además de invocar el efecto de la deriva génica, señala la posibilidad de que el efecto se deba a la adaptación a intervalos estrechos de heterogeneidad ambiental.

La disminución de la variación genética en la población trae consigo efectos indeseables ya que la homogeneidad genética afecta la adecuación de los individuos a través de la expresión de caracteres deletéreos recesivos en el homocigo y conduce a la pérdida de heterosis (ventaja heterociga).

Estudios en una variedad de especies agrícolas han mostrado que aun una pérdida del 10% de variación genética tiene efectos nocivos en características tan importantes como supervivencia y tasa de crecimiento (Falconer, 1981).

Está bien establecido que la consanguinidad puede reducir la fertilidad de los adultos y aumentar la mortalidad juvenil (Wright, 1977; Ralls y Ballou, 1983). En cambio, efectos adaptativos de la heterosis son mayores tasas de crecimiento y supervivencia, resistencia a las enfermedades y estabilidad en el desarrollo (Allendorf y Leary, 1986).

Puesto que la ausencia de variabilidad genética deja a la población especialmente vulnerable a la modificación de las condiciones del medio ambiente, los estudios sobre variabilidad genética son útiles en los casos de especies de las que se sospecha se encuentran en peligro de extinción.

En vertebrados que habitan islas o cuevas donde las poblaciones son pequeñas o están sujetas a cuellos de botella periódicos, se ha detectado una severa reducción en la variabilidad genética. Esto fué demostrado en el clásico estudio sobre poblaciones del ratón de campo *Peromyscus polionotus* en Florida (Selander, 1971).

En este mismo sentido apuntan los también clásicos estudios de las poblaciones del pez habitante de cuevas *Astyanax mexicanus* (Avise y Selander, 1972) y algunas especies de lagartijas del género *Anolis* en la isla Bimini (Webster et al., 1972) en las que se encontró una ausencia o una severa reducción de la variabilidad.

El elefante marino *Mirounga angustirostris* fué examinado electroforéticamente (Bonnell y Selander, 1974) para explorar las consecuencias genéticas de su drástica disminución en números debido a su caza indiscriminada en el siglo pasado. De 21 proteínas analizadas, todas fueron monomórficas.

Estudios más recientes han mostrado ausencia de variación genética en el cheetah *Acinonyx jubatus* (O'Brien et al., 1985), los leones de la India *Panthera leo* (Wildt et al., 1987), el bisonte *Bison bison* (Mc Clenaghan et al., 1990), el lobo gris *Canis lupus* (Wayne et al., 1991) y en especies de plantas con características de autopolinización, endemismo, relictuales o que han pasado por cuellos de botella recientes.

La conservación y el manejo de las especies en peligro de extinción tradicionalmente ha enfocado de una manera diferente las poblaciones en cautiverio (zoológicos, reservas naturales) de las comunidades de organismos de vida libre.

En el manejo de poblaciones en cautiverio se toman en cuenta consideraciones genéticas mientras que los estudios de poblaciones y comunidades en la naturaleza son mayoritariamente demográficos y a veces meramente taxonómicos.

Esta tendencia debe ser revertida por la interacción entre ecologistas y genetistas si se quiere conservar de un modo efectivo a las especies en peligro.

La variabilidad genética en anfibios

El grupo taxonómico al que pertenece la especie aquí estudiada ha sido objeto de numerosos estudios de variabilidad genética en poblaciones naturales.

De la revisión ya señalada (Nevo, 1978) se observa que tres grandes taxa (plantas, invertebrados y vertebrados) difieren significativamente en sus valores de P y H. Estos valores disminuyen en el siguiente orden: invertebrados > plantas > vertebrados.

Dentro de los cinco grupos de vertebrados, con excepción de los reptiles partenogenéticos, los anfibios tienen el promedio más alto de diversidad genética.

Por otro lado, los vertebrados acuáticos, marinos o de agua dulce, tienen valores significativamente más altos de H que las especies terrestres, aunque comparten una P similar. Las especies de agua dulce no difieren de las marinas en P o en H.

Sin embargo, Avise (1987) señala que estudios de ADN mitocondrial en especies marinas han mostrado una menor diferenciación geográfica de estas poblaciones en comparación con las especies terrestres o de agua dulce. La posible explicación de este hecho es que las especies de agua dulce han estado confinadas en cuencas aisladas durante el tiempo suficiente para diferenciarse genéticamente, mientras que las especies marinas han habitado un medio continuo mucho más vasto.

La menor heterogeneidad global del ambiente marino explica también la mayor diversidad existente de especies terrestres y dulceacuícolas que de marinas. En niveles taxonómicos más altos, lo cierto es lo contrario: los 33 phyla animales se hallan presentes en el mar, mientras que sólo la mitad, 17, se encuentran en la tierra o en el agua dulce (May, 1988).

Es interesante que los vertebrados que atraviesan en su ciclo de vida por ambientes tanto acuáticos como terrestres - los anfibios - muestren unos valores significativamente mayores de P y de H que las especies exclusivamente terrestres o acuáticas. Nevo (1978) califica como evidente en estas comparaciones el que las especies generalistas presenten una variación genética significativamente mayor que las especialistas.

En un estudio posterior (Nevo y Beiles, 1991) se revisaron datos de diversidad de aloenzimas en 189 especies de anfibios: 123 urodelos y 66 anuros, y trataron

de encontrar correlaciones significativas entre diversidad genética y variables ecológicas.

El patrón encontrado fué que la diversidad genética disminuye al disminuir la heterogeneidad ecológica y la amplitud del nicho: desde hábitats terrestres y arbóreos hasta acuáticos y subterráneos. Asimismo, la variabilidad genética disminuye al aumentar la predictibilidad y estabilidad del ambiente.

El estudio de un nivel extraordinariamente bajo de variabilidad genética en la salamandra que no presenta metamorfosis *Cryptobranchus alleganiensis* (Merkle, 1977) condujo a otros investigadores (Shaffer y Breden, 1989) a buscar una relación entre el patrón de variación en el ciclo de vida (metamorfosis contra reproducción larvaria) y la variabilidad genética en urodelos. Estos autores realizaron estudios electroforéticos y recopilaron investigaciones que abarcaron 102 especies de 19 géneros y 6 familias de urodelos.

Los resultados confirmaron que la variación genética, en el nivel que revela la electroforesis de proteínas, está correlacionada significativamente con la metamorfosis.

Las salamandras que no sufren metamorfosis presentan en promedio una reducción en la variabilidad genética con respecto a las que poseen un ciclo de vida tanto acuático como terrestre.

La explicación tradicional del fenómeno de la reproducción larvaria en anfibios es que ésta representa una respuesta evolutiva a un medio ambiente terrestre adverso: por medio de la neotenia las salamandras pueden permanecer en hábitats acuáticos libres de depredadores con lo cual evitan los rigores fisiológicos de condiciones terrestres xéricas (Sprules, 1974).

Lo que los estudios mencionados sugieren es que dicha respuesta a condiciones ecológicas adversas tiene, en promedio, la consecuencia de reducir la variabilidad genética de la población.

Shaffer y Breden (1989) argumentan que ya que no siendo esta relación no es causal y mecanicista sino estadística, no todas las poblaciones mostrarán una reducción en la variabilidad genética cuando exista reproducción larvaria. Sin embargo, en general, la relación es válida y muestra que el potencial evolutivo de las poblaciones que no sufren metamorfosis se halla limitado genéticamente.

Estos hallazgos apoyan las correlaciones ecológicas sugeridas por Nevo (1984), ya que en términos generales lo que él llama "especies amortiguadoras" (habitantes de

ambientes subterráneos o acuáticos) como opuestas a "especies expuestas" (en ambientes más heterogéneos y fluctuantes: terrestres o hábitats combinados acuático-terrestres) son categorías que pueden aplicarse a las salamandras que no se transforman (habitantes de ambientes homogéneos) y las que sí (habitantes de ambientes heterogéneos), respectivamente.

Las especies "amortiguadoras" muestran un patrón de menor diversidad genética en la revisión de Nevo (1984). La heterocigosis de estas especies fué en promedio $H=0.051$, mientras que para las especies "expuestas" el promedio fué de $H=0.078$.

Estos resultados son un fuerte argumento en contra del neutralismo en la teoría de la evolución molecular. El análisis abarcó 188 diferentes especies, con amplia distribución filogenética y geográfica, lo cual muestra el papel decisivo de la selección natural como causa de diferenciación genética. Tal estructuración global y regional íntimamente asociada con el ambiente es imposible de explicar exclusivamente por factores como la neutralidad o el azar.

OBJETIVOS

Para alcanzar el objetivo general del presente trabajo se establecieron los siguientes objetivos particulares para el estudio electroforético:

1. Estimar el índice de heterocigosis y el porcentaje de loci polimórficos (P) de una muestra de *A. mexicanum* obtenida en su hábitat natural mediante el estudio de 16 loci aloenzimáticos a través de la técnica de electroforesis de proteínas en geles de almidón.
2. Comparar estos valores con los obtenidos mediante las mismas técnicas de una muestra de la colonia en cautiverio mantenida en la Universidad de Indiana en Bloomington, con el objeto de servir de testigo.
3. Determinar los valores de diversidad genética para una muestra de esta especie procedentes de Mixquic.
4. Comparar los valores de variabilidad genética obtenidos en estos tres grupos con los registrados en otras especies de ambistómidos y en anfibios en general.

Materiales y métodos

Catorce organismos de la población natural del lago de Xochimilco, producto del muestreo realizado, sirvieron de base para el análisis electroforético. Un grupo de catorce animales de esta misma especie, procedentes de la colonia de ajolotes de la Universidad de Indiana, fundada con 200 animales en 1957 por Rufus R. Humphrey - quien descubrió y caracterizó casi todos los genes mutantes que hoy se reconocen en esta especie (Malacinski, 1978) - fueron el segundo grupo utilizado para este análisis. Se escogió este grupo como control para efectos de comparación, ya que tratándose de la misma especie, por descender de un pequeño grupo de fundadores y haber sufrido entrecruzamiento en los 40 años a partir de su fundación, se esperaría que presentara menor variabilidad genética. Al momento de tomar la muestra, la colonia de Indiana contaba con una población de entre 560 a 600 ajolotes, aproximadamente (S. Duhon, asistente del Director de la colonia, com. pers.).

Los animales fueron anestesiados en una solución de ácido etil ester 3-aminobenzoico (MS-222) con el objeto de amputarles un pedazo de la aleta caudal. Las muestras se refrigeraron a -70°C inmediatamente.

La preparación del tejido para el análisis consistió en limpiar la piel de la muestra y suspender el músculo resultante (aprox. 1 gr.) en una solución refrigerada de 0.5% de Tritón X-100 y 2.5% de glicerol en agua (Cooper, et al., 1985), en una proporción de 1:1. Esta solución extractante tiene como objetivo solubilizar las proteínas.

En seguida las muestras se maceraron en esta solución en un tubo eppendorf, rodeándolas de hielo y utilizando una mano de mortero de cristal para propiciar aún más que las proteínas salieran de las células.

Se procedió a separar el paquete de restos celulares de la solución de proteínas centrifugándolas a 3000 rpm durante 10 minutos. Se separó cada muestra de sobrenadante para correrla en el gel.

La preparación de los geles de almidón y las condiciones de corrimiento siguieron los métodos de Shaffer (1983). La nomenclatura y las abreviaturas de las enzimas siguen las recomendaciones de la Unión Internacional de Bioquímica (1984).

TABLA 1. SOLUCIONES AMORTIGUADORAS UTILIZADAS Y ENZIMAS EXAMINADAS

SOLUCION AMORTIGUADORA	ENZIMA (LOCUS)
Tris-citrato (pH 8.7)	Lactato deshidrogenasa (LDH-1,2) Fosfoglucomutasa (PGM-1,2) Aconitasa (ACON-1,2) Isocitrato deshidrogenasa (IDH-1,2) Aspartato aminotransferasa (mAAT)
Tris-citrato (pH 8.0)	Malato deshidrogenasa (MDH-1,2) Manosa-6-fosfato isomerasa (MPI) Glicerol-3-fosfato deshidrogenasa (G3PDH-1,2) Glucosa fosfato isomerasa (PGI) Gliceraldehído-fosfato deshidrogenasa (GAPDH)*
Tris-HCL	Creatina kinasa (CK) Aspartato aminotransferasa (sAAT)
Fosfato-citrato	Peptidasas: Leucina-alanina substrato (LA -1,2) Leucina-glicina-glicina (LGG) Fenilalanina-prolina (PP-1,2)
Poulik	Aspartato aminotransferasa (sAAT)

* Se agregó NAD y mercaptoetanol al gel.

Las muestras de los dos grupos se corrieron en el mismo gel. Los geles se corrieron dentro de un refrigerador cubriéndolos con hielo a una corriente constante de 80 miliamperes y un voltaje aproximado de 200 voltios.

El tiempo de corrimiento dependió del marcador visual (azul de bromfenol) colocado en el último carril. Aproximadamente en 4 horas éste alcanzaba el extremo del gel. El origen se estableció en el cátodo para las enzimas estudiadas y el sentido de la corriente fué del cátodo (-) al ánodo (+).

Al terminar el corrimiento, el gel se rebanó para proceder a tefir las diferentes enzimas, permaneciendo en la incubadora a 30° C hasta la aparición de las bandas. Cuando esto sucedió, se pusieron en solución fijadora (agua destilada, alcohol, ácido acético y glicerol en una proporción de 5:4:2:1) y se registraron los resultados.

Dieciseis loci detectables electroforéticamente que codifican enzimas fueron registrados en dos los individuos.

Los alelos se designaron de acuerdo con los productos de su movilidad electroforética relativa al ánodo como: "f" (el producto alélico que hubiera migrado más hacia el ánodo), "m" (el intermedio) y "s" (la forma que hubiera permanecido más cerca del cátodo).

Las medidas de variación genética se calcularon para los dos grupos utilizando el programa BIOSYS-1 (Swofford y Selander, 1981).

A continuación se muestra parte del árbol genealógico de los ajolotes de la colonia de la Universidad de Indiana utilizados en este estudio.

TABLA 2. ARBOL GENEALOGICO DE LOS EJEMPLARES DE LA COLONIA DE LA UNIVERSIDAD DE INDIANA UTILIZADOS EN ESTE ESTUDIO (*Los números corresponden al registro individual de cada ejemplar. **En negritas y cursivas se señalan las relaciones de parentesco)

7759.2*	padre:	7380.1	
		abuelo:	6967.1
		<i>abuela:</i>	<i>6958.1**</i>
	madre:	7428.3	
		abuelo:	7005.4
		<i>abuela:</i>	<i>6958.1**</i>
7131.1	padre:	6235.4	
		abuelo:	5148.1
		abuela:	5911.1
	madre:	6933.2	
		abuelo:	6591.1
		abuela:	6372.1
7588.2	padre:	7211.2	
		<i>abuelo:</i>	<i>6569.8</i>
		<i>abuela:</i>	<i>6640.2</i>
	madre:	6942.3	
		abuelo:	6650.3
		abuela:	6607.1
7448.1	padre:	6549.3	
		abuelo:	6255.2
		abuela:	6235.11
	<i>madre:</i>	<i>6666.6</i>	
		<i>abuelo:</i>	<i>6061.1</i>
		abuela:	4921.5
7416.2	padre:	7005.3	
		<i>abuelo:</i>	<i>6569.8</i>
		abuela:	6702.3
	madre:	6958.6	
		<i>abuelo:</i>	<i>6569.8</i>
		<i>abuela:</i>	<i>6640.2</i>
7483.3	padre:	7020.5	
		abuelo:	6677.1
		abuela:	6676.1
	madre:	7121.2	
		abuelo:	6694.2
		abuela:	6921.2

7498.1	padre:	6707.2	
		abuelo:	6490.3
		abuela:	6365.1
	madre:	7110.1	
		abuelo:	6724.3
		abuela:	6910.3
<hr/>			
7462.2	padre:	6679.5	
		abuelo:	6162.5
		abuela:	6326.4
	madre:	6666.6	
		abuelo:	6061.1
		abuela:	4921.6
<hr/>			
7856.1	padre:	7090.1	
		abuelo:	6675.1
		abuela:	6595.1
	madre:	7489.1	
		abuelo:	7020.3
		abuela:	7140.4
<hr/>			
7956.2	padre:	7118.2	
		abuelo:	6807.6
		abuela:	6516.4
	madre:	7127.2	
		abuelo:	6571.2
		abuela:	6629.2
<hr/>			
7833.1	padre:	7124.1	
		abuelo:	6883.5
		abuela:	6910.0
	madre:	7418.1	
		abuelo:	6662.6
		abuela:	7004.2
<hr/>			
7468.1	padre:	6987.3	
		abuelo:	6717.4
		abuela:	6709.4
	madre:	6524.6	
		abuelo:	x.12
		abuela:	6197.13
<hr/>			

Registros de 12 de los 14 ajolotes
analizados obtenidos gracias a la
cortesía de Sandra Borland,
curadora de la colonia de la
Universidad de Indiana.

RESULTADOS

Análisis enzimático

La enzima lactato deshidrogenasa (1.1.1.27) es tetramérica, presenta dos loci en la mayor parte de los tejidos en vertebrados. En este caso, se encontraron dos y no presentó variación.

La enzima malato deshidrogenasa (1.1.1.37) es monomérica con la presencia de dos loci (citoplásmico y mitocondrial); cuando ambos se expresan, los productos isozimicos de cada locus tienen generalmente la misma movilidad electroforética. En este caso se encontraron dos loci, sin que se haya presentado variación.

La enzima fosfoglucomatasa (2.7.5.1) es monomérica con tres loci generalmente presentes en vertebrados, aunque por lo general sólo un loci es registrable. Los productos isozimicos de diferentes loci frecuentemente se traslapan, lo cual dificulta su interpretación. En este estudio se encontró polimorfismo en esta enzima (fig. 7).

La enzima aconitasa (4.2.1.3) es monomérica, con dos loci (citoplásmico y mitocondrial) cuando ambos loci se expresan, los productos isozimicos de cada uno tienen generalmente la misma movilidad electroforética.

La enzima isocitrato deshidrogenasa (1.1.1.42) es dimérica y con dos loci (citoplásmico y mitocondrial) cuando ambos se expresan, los productos isozimicos de cada locus tienen generalmente la misma movilidad electroforética.

La enzima aspartato aminotransferasa (2.6.1.1) es dimérica, con la presencia de dos loci (citoplásmico y mitocondrial). No presentó variación.

La enzima manosa-6-fosfato isomerasa (5.3.1.8) tiene una estructura monomérica, las isoenzimas migran hacia el ánodo. En nuestro caso no presentaron variación (fig. 5).

La enzima glicerol-3-fosfato deshidrogenasa (1.1.1.8) es dimérica con la presencia de dos loci en vertebrados, uno prominente y otro expresado débilmente. Los productos isozimicos de los dos loci pueden hibridizarse.

La glucosa fosfato isomerasa (5.3.1.9) es dimérica con un locus. Su distribución filogenética es ubicua, por lo cual es una enzima muy útil. En algunas situaciones puede ser demasiado activa para poder ser interpretada antes de que ocurra una sobre tinción.

La enzima gliceraldehido-fosfato deshidrogenasa (1.2.1.12) es de estructura tetramérica, las isoenzimas se desplazan en dirección al ánodo. En este estudio, fué monomórfica (fig. 6).

La enzima creatina kinasa (2.7.3.2) es dimérica, y presenta dos loci en vertebrados con diferentes distribuciones tisulares.

Las enzimas peptidasas (3.4.11) en vertebrados parecen estar bajo la regulación de siete loci. La terminología usada para designar a las peptidasas en humanos es Pep-A (dimérica), B (monomérica), C (monomérica), D (dimérica), E (monomérica), F y S (se desconoce su estructura). Pep-E es probablemente sinónimo de LAP (leucino amino peptidasa), (Richardson, et al., 1986).

En otro estudio de *Ambystoma mexicanum*, (Cooper, et al., 1985) se examinaron también las enzimas MDH, LDH, PGM y LGG en busca de variantes electroforéticas que pudieran ser usadas en experimentos de desarrollo. Los patrones tanto para MDH como LDH fueron consistentes con modelos de dos loci, sin que se hubiera obtenido variación. Los resultados de los estudios de la enzima PGM mostraron un modelo de un solo locus con dos alelos que se expresan de un modo codominante en los heterócigos. La peptidasa LGG, que ya Pavlick (1977) había también registrado en esta especie como dimérica y con tres alelos, presentó variación alélica en el estudio de 1985 arriba citado.

El presente estudio coincide con dichos resultados en estas cuatro enzimas.

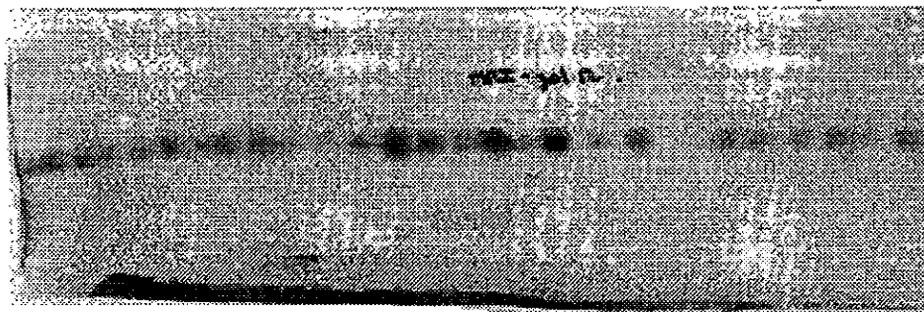


Figura 5. Alelo obtenido en gel de almidón para la enzima monomórfica MPI. Los primeros 14 carriles corresponden a la muestra de la población de la colonia de Indiana y los siguientes 14 a la de la población de Xochimilco.

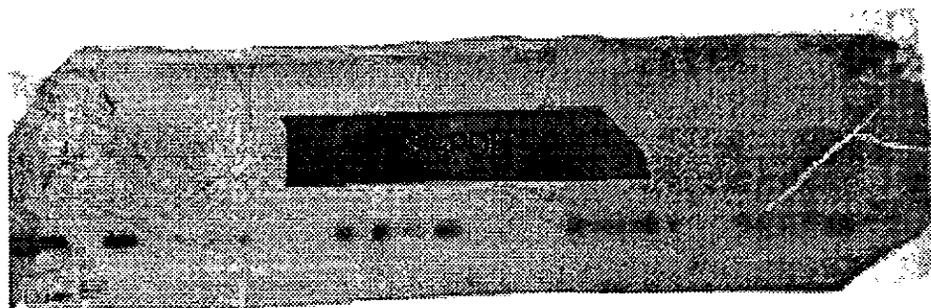


Figura 6. Alelo obtenido en gel de almidón para la enzima monomérica GAPDH.

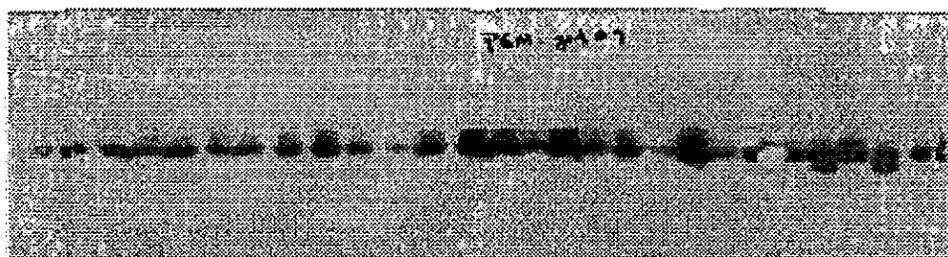


Figura 7. Alelos obtenidos en gel de almidón para la enzima polimórfica PGM.

Frecuencias alélicas

TABLA 3. FRECUENCIAS ALELICAS EN DOS POBLACIONES DE *Ambystoma mexicanum* (SILVESTRE Y EN CAUTIVERIO)

POB. SILVESTRE					POB. COLONIA				
Locus	Alelo	N	frec.	H	H(DC)	N	frec.	H	H(DC)
AAT-1	A	14	1.000	0.000	0.000	14	1.000	0.000	0.000
AAT-2	A	11	1.000	0.000	0.000	11	1.000	1.000	0.000
ACON	A	8	1.000			5	0.900		
	B		0.000	0.000	0.000		0.100	0.180	0.200
G3PDH	A	14	1.000	0.000	0.000	14	1.000	0.000	0.000
GAPDH	A	11	1.000	0.000	0.000	9	1.000	0.000	0.000
GPI	A	14	0.571			11	0.955		
	B		0.429	0.490	0.571		0.045	0.087	0.91
IDH-1	A	11	1.000	0.000	0.000	12	1.000	0.000	0.000
IDH-2	A	13	0.885			14	1.000		
	B		0.115	0.204	0.231		0.000	0.000	0.000
LDH-1	A	12	1.000	0.000	0.000	2	1.000	0.000	0.000
LDH-2	A	14	1.000	0.000	0.000	9	1.000	0.000	0.000
LGG	A	14	0.750			14	0.821		
	B		0.250				0.143		
	C		0.000	0.375	0.500		0.36	0.304	0.357
MDH-1	A	14	1.000	0.000	0.000	14	1.000	0.000	0.000
MDH-2	A	13	0.808			14	1.000	0.000	0.000
	B		0.192	0.311	0.231		0.038	0.069	0.071
	C		0.000	0.000	0.000		1.000	0.000	0.000
MPI	A	14	1.000	0.000	0.000	13	1.000	0.000	0.000
PGM-2	A	14	1.000			14	0.929		
	B		0.000	0.000	0.000		0.071	0.133	0.143
PP	A	14	1.000	0.000	0.000	14	1.000	0.000	0.000

N=tamaño de muestra

frec.= frecuencia

 \bar{H} =heterocigosis media (Hardy-Weinberg) \bar{H} (DC)= heterocigosis media (conteo directo)

Variabilidad genética en ambas poblaciones

Heterocigosis media (conteo directo)	0.096 (EE.047)	0.054 (EE.025)
Heterocigosis media (Hardy-Wbg)	0.086 (EE.041)	0.048 (EE.022)
Número promedio de alelos por locus	1.3 (EE .1)	1.4 (EE .2)
Porcentaje de loci polimórficos	0.25	0.31

Una oportunidad importante de comparación con los resultados de este estudio fué brindada por el Dr. H. B. Shaffer* al proporcionarnos amablemente sus datos no publicados de un examen de 39 loci analizados en cinco organismos de *Ambystoma mexicanum* procedentes de una colecta realizada por él mismo en Mixquic, D. F.

Estos datos fueron corridos en el programa BIOSYS-1 y se obtuvieron los siguientes resultados:

TABLA 4. FRECUENCIAS ALELICAS EN LA POBLACION DE *Ambystoma mexicanum* DE MIXQUIC, MEXICO

POBLACION DE MIXQUIC										
Alelo	N	Frec	H	H(DC)	Locus	Alel	N	Frec	H	H(DC)
A6PD	A	5	1.00	0.0	0.000	ICD-2	A	5	1.00	0.000
ACO-1	A	5	0.70			LA-1	A	5	1.00	0.000
	B		0.30	0.4	0.600	LA-2	A	5	1.00	0.000
ACO-2	A	5	1.00	0.0	0.000	LDH-1	A	5	1.00	0.000
ACP	A	5	0.60			LDH-2	A	5	1.00	0.000
	B		0.20			LGG	A	5	1.00	0.000
	C		0.20	0.5	0.800	MDH-1	A	5	0.60	
ADA-1	A	5	1.00	0.0	0.000		B		0.40	0.48
ADA-2	A	5	1.00	0.0	0.000	MDH-2	A	5	1.00	0.000
ADH	A	5	1.00	0.0	0.000	ME-1	A	5	0.60	
AK-1	A	5	1.00	0.0	0.000		B		0.40	0.48
ALDH	A	5	0.80			ME-2	A	5	1.00	0.000
	B		0.20	0.3	0.400	MPI	A	5	1.00	0.000
CK	A	5	1.00	0.0	0.000	P-2	A	4	0.60	
EAP	A	5	1.00	0.0	0.000		B		0.40	0.48
ENO-2	A	5	1.00	0.0	0.000	P-3	A	5	0.90	
ENO-3	A	5	1.00	0.0	0.000		B		0.10	0.18
GAPDH	A	5	1.00	0.0	0.000	POM-1	A	5	1.00	0.000
GDA	A	5	1.00	0.0	0.000	POM-2	A	5	1.00	0.000
GP6D	A	5	1.00	0.0	0.000	PK	A	5	1.00	0.000
GPI	A	5	0.20			PP	A	5	1.00	0.000
	B		0.10			PP-2	A	5	1.00	0.000
	C		0.70	0.4	0.400	SDH	A	5	1.00	0.000
GOT-1	A	5	1.00	0.0	0.000	SOD	A	5	1.00	0.000
GOT-2	A	5	1.00	0.0	0.000					

N=tamaño de muestra

frec.=frecuencia

H=heterocigosis media (Hardy-Weinberg)

H(DC)=heterocigosis media (conteo directo)

Heterocigosis media (HdyWbg) =

0.087 (E.E. 0.029)

Heterocigosis media (conteo dir.) =

0.103 (E.E. 0.036)

Núm.promedio de alelos por locus =

1.3 (E.E. 0.1)

Porcentaje de loci polimórficos(crit. 0.95) =

0.20

Porcentaje de loci polimórficos(crit. 0.99) =

0.20

* Profesor de Evolución y Ecología,
Universidad de California, Davis.

A continuación se presenta la variación genética para los 14 loci que comparten las poblaciones de *Ambystoma mexicanum* de Xochimilco, la colonia de la Universidad de Indiana y Mixquic.

TABLA 5. FRECUENCIAS ALELICAS EN TRES POBLACIONES

		Xochimilco				Colonia				Mixquic			
Locus	Alelo	N	Frec	H	HDC	N	Frec	H	HDC	N	frec	H	HDC
LDH-1	A	12	1.00	0.00	0.00	2	1.00	0.0	0.0	5	1.0	0.00	0.0
LDH-2	A	14	1.00	0.00	0.00	9	1.00	0.0	0.0	5	1.0	0.00	0.0
AAT-1	A	14	1.00	0.00	0.00	14	1.00	0.0	0.0	5	1.0	0.00	0.0
AAT-2	A	11	1.00	0.00	0.00	11	1.00	0.0	0.0	5	1.0	0.00	0.0
IDH-2	A	13	.865			14	1.00			5	1.0		
	B		.000										
	C		.115	.204	.231			0.0	0.0			0.00	0.0
PGM-2	A	14	1.00			14	.929			5	1.0		
	B		0.00				.000						
	C		0.00	0.00	0.00		.071	.13	.14			0.00	0.0
LGG	A	14	.750			14	.821			5	1.0		
	B		.250				.143						
ACON	C		.000	.375	.500	5	.036	.30	.35	5	.70	0.00	0.0
	A	8	1.00				.900				.30		
	B		0.00				.000				.00	.420	.60
	C		0.00	0.00	0.00		.100	.18	.20		.00		
MDH-1	A	14	1.00			14	1.00			5	.60		
	B		.000	0.00	0.00		.000	0.0	0.0		.40	.480	.40
MDH-2	A	13	.808			14	.964			5	1.0		
	B		.000				.000				.00		
	C		.192	.311	.231		.036	.08	.07		.00	0.00	0.0
GAPDH	A	11	1.00	0.00	0.00	9	1.00	0.0	0.0	5	1.0	0.00	0.0
MPI	A	14	1.00			13	1.00			5	.00		
	B		0.00	0.00	0.00		0.00	0.0	0.0		1.0	0.00	0.0
GPI	A	14	.571			11	.955			5	.20		
	B		.429				.045				.10		
	C		.000	.490	.571		.000	.08	.09		.70	.460	.40
PP	A	14	1.00	0.00	0.00	14	1.00	0.0	0.0	5	1.0	0.00	0.0

Variabilidad genética

	Xochimilco	Colonia	Mixquic
Heterocigosis media (HW)	0.099 (E.E. 0.046)	0.055 (E.E. 0.025)	0.097 (E.E. 0.052)
Heterocigosis media (conteo directo)	0.109 (E.E. 0.053)	0.082 (E.E. 0.029)	0.100 (E.E. 0.054)
Número promedio de alelos por locus	1.3 (E.E. 0.1)	1.4 (E.E. 0.2)	1.3 (E.E. 0.2)
Porcentaje de loci polimórficos (crit. 0.95) (crit. 0.99)	0.28 0.28	0.21 0.35	0.21 0.21

DISCUSION DE RESULTADOS

Variabilidad genética

Los resultados de este estudio muestran valores de variabilidad genética para las tres poblaciones examinadas de esta especie consistentes con el intervalo de valores registrados para otras especies de la misma familia (ver Tabla 6).

Los valores de heterocigosis media (H) de la población de la colonia de la Universidad de Indiana son los más bajos, tal y como se esperaba al utilizarlos como grupo testigo por tratarse de la misma especie y descender de un pequeño grupo de fundadores que han sufrido entrecruzamiento en cautiverio, con lo cual sería más probable una pérdida de heterocigosis. Esto se apoya en el árbol genealógico (págs. 45 y 46) en el cual se ve que una quinta parte de los organismos de la muestra comparten los mismos abuelos. Los valores de A y P resultaron más altos para los animales de la colonia que para la población silvestre, pero como éstas diferencias son pequeñas, deben ser interpretadas con precaución.

La muestra de 39 loci de la población de Mixquic no se encuentra alejada de los resultados para 16 loci examinados en las otras dos poblaciones, lo cual confirma la confiabilidad del tamaño de muestra.

Las relaciones entre los diferentes índices de diversidad aloenzimática fueron examinadas mediante un análisis de regresión. La correlación entre H_{HW} y H_{DC} fué la más alta: $r=0.99$, y entre P y A también fué alta: $r=0.86$. Las correlaciones de P y A con H_{HW} fueron -0.84 y -0.99 respectivamente.

Como la heterocigosis puede considerarse como un indicador de la historia pasada de una población, los resultados encontrados en los ajolotes del lago de Xochimilco no mostraron un cuello de botella. Sin embargo, estudios posteriores deben tomar en cuenta que, del mismo modo que sucede con la heterocigosis promedio, el aumentar el número de loci polimórficos examinados debe aumentar la sensibilidad de P y A como indicadores de los efectos genéticos de cuellos de botella demográficos.

El efecto teórico de un cuello de botella demográfico sobre la diversidad aloenzimática se basa en que mientras más se reduzca una población y mientras más tiempo permanezca pequeña, más variación genética perderá. Todos los componentes de la diversidad genética se verán afectados por la reducción en tamaño, pero la predicción

TABLA 6. VARIABILIDAD GENETICA EN LA FAMILIA
AMBYSTOMATIDAE

Especie	H	P	Loci	N	Referencia
<i>Ambystoma macrodactylum</i>	0.06	0.24	21		Howard y Wallace, 1981
<i>A. andersoni</i>	0.03	0.09	32	5	Shaffer, 1984
<i>A. dumerilii</i>	0.03	0.06	32	5	Shaffer, 1984
<i>A. flavipiperatum</i>	0.04	0.09	32	5	Shaffer, 1984
<i>A. granulosum</i>	0.10	0.25	32	5	Shaffer, 1984
<i>A. mexicanum</i>	0.07	0.21	32	6	Shaffer, 1984
<i>A. mexicanum</i>	0.09	0.25	16	14	Este estudio
<i>A. rosaceum</i>	0.13	0.39	32	15	Shaffer, 1984
<i>A. taylori</i>	0.09	0.25	32	5	Shaffer, 1984
<i>A. tigrinum</i>	0.05	0.08	32	2	Shaffer, 1984
<i>A. tigrinum</i>	0.18	0.31	32	2	Shaffer, 1984
Anfibios (\bar{x} 12 especies)	0.078	0.269			Nevo, 1978

(Datos tomados de Shaffer y Breden, 1989)

H=heterocigosis media

P=porcentaje de loci polimórficos

N=tamaño de individuos en la muestra

* El número de alelos por locus (A) no se registra en estos estudios

(Las especies en negritas no sufren metamorfosis)

(Nei, 1975) es que el cuello de botella tendrá un efecto inmediato mayor sobre la diversidad alélica que sobre la heterocigosis. La primera se verá afectada por la deriva génica que eliminará al azar muchos alelos de baja frecuencia. En cambio, la heterocigosis depende en gran medida de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, ya que después de la pérdida de variabilidad genética, tan pronto como el tamaño poblacional aumenta, la variabilidad empieza a aumentar debido a nuevas mutaciones.

Si la tasa de crecimiento poblacional es muy alta, por ejemplo de $r=1.0$, la heterocigosis mínima es 65% del nivel original (Nei, 1975). De este modo, aún si la población pasa a través de un cuello de botella severo, puede mantenerse un nivel alto de heterocigosis. Pérdidas significativas de heterocigosis son probables sólo cuando la restauración numérica de la población es lenta o se retrasa varias generaciones.

La disminución drástica o la pérdida de la heterocigosis en especies raras o en peligro de extinción ha sido ilustrada en numerosos casos, mencionados al inicio de este trabajo. No debe omitirse sin embargo, que no se han encontrado pérdidas de diversidad genética en otras especies también en peligro de extinción, como el pez *Gambusia nobilis* del desierto de Chihuahua, el loro *Strigops habroptilus*, el pájaro carpintero *Picoides borealis*, el caballo *Equus przewalskii* y el manatí *Trichechus manatus* de Florida (Awise, 1994). La explicación de este hecho ha recurrido precisamente a los detalles demográficos del cuello de botella: su tamaño, duración, periodicidad, la tasa de crecimiento poblacional. Estas excepciones impiden el establecimiento de un vínculo causal firme entre pérdida de heterocigosis y disminución poblacional.

Otro factor que es necesario tomar en cuenta es que la selección natural puede retardar (como se ha observado en el laboratorio en poblaciones de insectos) la pérdida de los niveles de heterocigosis. La selección en contra de los alelos recesivos deletéreos puede mantener niveles altos de heterocigosis en poblaciones con cuellos de botella severos.

Estudios anteriores habían examinado la pérdida de variación genética debida a un cuello de botella sólo en poblaciones de laboratorio, en su mayoría de insectos. El análisis de la relación entre la pérdida de variabilidad esperada y la observada ha empezado a dirigirse a diferentes tipos de organismos a través de observaciones directas en la naturaleza.

Un estudio reciente (Leberg, 1992) probó la hipótesis de que los cuellos de botella en condiciones naturales

resultan en disminuciones predecibles en la variabilidad de aloenzimas en el pez *Gambusia holbrooki*. La variación genética se registró antes y después del cuello de botella manipulado experimentalmente.

Se encontró que, en promedio, los tres índices de diversidad genética (heterocigosis media, proporción de loci polimórficos y número de alelos por locus) disminuyen conforme el tamaño efectivo de la población fundadora disminuye; aunque existió considerable variación en la heterocigosis de poblaciones que habían experimentado el mismo cuello de botella. En cambio, una gran proporción de poblaciones tuvieron valores significativamente menores de P y de A que su población fundadora.

McCommas y Bryant (1990) sugirieron que el examen de algunos cuantos loci aloenzimáticos serían suficientes para detectar diferencias en la heterocigosis media debida a cuellos de botella. Determinaron que sería necesario examinar de 7 a 15 loci que fueran polimórficos en la población antes del cuello de botella para tener por lo menos un 80% de posibilidades de detectar una disminución en heterocigosis debida a una reducción de la población de uno a cuatro pares de organismos, respectivamente.

En los estudios de variación en aloenzimas revisados por Nevo (1984) el número promedio de loci polimórficos examinados por población fué de seis. Estudios más recientes muestran que esta tendencia no ha cambiado, lo cual indica que el número de poblaciones que han sufrido cuellos de botella puede ser mucho más grande que lo que la mayor parte de los estudios electroforéticos sugieren. En el presente estudio, el número de loci polimórficos examinados fue de 7 en la población de Mixquic, 4 en la población de Xochimilco y 5 en la de la colonia en cautiverio.

El valor de los componentes de la diversidad aloenzimática en la determinación de cuellos de botella poblacionales es una cuestión debatible. Para investigadores como Selander (1971) la proporción de loci polimórficos es un índice relativamente pobre del grado de variación genética en poblaciones. La causa de esto es su dependencia del tamaño de muestra, por lo que considera a la heterocigosis como el mejor indicador de variabilidad.

Aunque nuevos estudios podrán dar argumentos para definir esta controversia, parece claro que si la heterocigosis promedio (H) en ocasiones no puede ser un indicador sensible de un cuello de botella demográfico y el número de loci polimórficos (P) requiere de un tamaño de muestra considerablemente mayor que lo que la mayor parte de las prospecciones electroforéticas examinan, la ausencia o un nivel muy bajo de diversidad alélica (A)

representa la evidencia menos ambigua de un cuello de botella demográfico. De este modo, las diferencias en H ó en P deben asociarse con diferencias similares en diversidad alélica.

Equilibrio Hardy-Weinberg

No existe evidencia de que cualquiera de los loci examinados se encuentren fuera del equilibrio de Hardy-Weinberg (Tabla 7). En las pruebas de ajuste realizadas a los loci polimórficos en las tres poblaciones analizadas, ni uno solo fué significativo ($P < 0.05$).

Este resultado nos lleva a postular que se están cumpliendo en estas poblaciones los supuestos del equilibrio de la ley de Hardy-Weinberg:

1. el tamaño de la población es grande. En poblaciones pequeñas, de menos de 100 individuos, es frecuente la pérdida de alelos a través de la deriva génica.
2. los apareamientos se llevan a cabo al azar. La vulneración a esta condición es la endogamia, con efectos similares a la deriva génica.
3. todos los alelos son igualmente competentes para dejar descendencia. Infringir esta condición da como resultado la selección natural.
4. no hay pérdida o ganancia de nuevos alelos (por migración ó mutación).

El equilibrio postulado por la ley de Hardy-Weinberg es un modelo teórico al que no se ajustan las poblaciones naturales que se hallan en constante evolución. Lo que estos resultados reflejan es que ninguna de las fuerzas que rompen este equilibrio, como la deriva génica o la endogamia, es en este momento evidente en las poblaciones de *A. mexicanum* analizadas.

TABLA 7. DESVIACION DEL EQUILIBRIO HARDY-WEINBERG
(Prueba de chi cuadrada)
Población de Xochimilco

Locus	Clase	Frecuencia observada	Frecuencia esperada	χ^2	GL	P
IDH-2	A-A	10	10.20	0.142	1	0.706
	A-C	3	2.760			
	C-C	0	0.120			
LGG	A-A	7	7.778	1.300	1	0.254
	A-B	7	5.444			
	B-B	0	0.778			
MDH-2	A-A	9	8.400	1.286	1	0.257
	A-C	3	4.200			
	C-C	1	0.400			
GPI	A-A	4	4.444	0.236	1	0.627
	A-B	8	7.111			
	B-B	2	2.444			
Población de la Colonia						
PGM-2	A-A	12	12.037	0.040	1	0.841
	A-C	2	1.926			
	C-C	0	0.037			
LGG	A-A	9	9.370	0.514	3	0.916
	A-B	4	3.407			
	A-C	1	0.852			
	B-B	0	0.222			
	B-C	0	0.148			
	C-C	0	0.000			
ACON	A-A	4	4.000	0.000	1	1.000
	A-C	1	1.000			
	C-C	0	0.000			
MDH-2	A-A	10	10.000	0.000	1	1.000
	A-B	1	1.000			
	B-B	0	0.000			
Población de Mixquic						
ACON	A-A	2	2.333	0.571	1	0.450
	A-B	3	2.333			
	B-B	0	0.333			
MDH-1	A-A	2	1.667	0.400	1	0.527
	A-B	2	2.667			
	B-B	1	0.667			
GPI	A-A	0	0.111	4.000	3	0.261
	A-B	1	0.222			
	A-C	1	1.556			
	B-B	0	0.000			
	B-C	0	0.778			
	C-C	3	2.333			

Índice de fijación

Los resultados mostraron que el índice de fijación (F) es en general negativo (Tabla 8), lo que sugiere que la endogamia no ha sido un fenómeno común y que existe mayor grado de sobrevivencia o vigor de individuos heterocigos.

Esto confirma los resultados anteriores que apuntan hacia el equilibrio.

De las tres poblaciones, en la de la colonia se podía haber visto reflejado el efecto de la endogamia lo cual no sucedió, creemos que debido al gran tamaño de la colonia (aproximadamente 500 ajolotes) y por el manejo de las cruces en cautiverio. En una colonia en cautiverio se forman parejas durante la temporada de reproducción, de modo que difícilmente quedan organismos con alelos de baja frecuencia sin ser representados en la siguiente generación. Todos los organismos adultos tienen la oportunidad de reproducirse mediante este método artificial de apareo, lo cual no ocurre en la naturaleza. Hay que considerar asimismo que la colonia ha recibido periódicamente animales silvestres para entrecruzamiento (Briggs, 1984; Watson, 1986), procedentes de Xochimilco. Por tanto, puede decirse que en general, en los organismos de la colonia se encuentra bien representada la variabilidad genética natural.

TABLA 8. COEFICIENTES DE EXCESO O DEFICIENCIA DE HETEROCIGOS

Xochimilco

Locus	Indice de fijación F
IDH-2	-0.130
LGG	-0.333
MDH-2	0.257
GPI	-0.167

Colonia

Locus	Indice de fijación F
PGM-2	-0.077
LGG	-0.176
ACON	-0.111
MDH-2	-0.037
GPI	-0.048

Mixquic

Locus	Indice de fijación F
ACON	-0.429
MDH-1	0.167
GPI	0.130

Estadísticos F

En el análisis de tres poblaciones de la especie que nos ocupa (Tabla 9) el valor promedio del índice F_{is} resultó negativo, lo que confirma que no se han diferenciado entre sí debido a la endogamia local y sugiere algún tipo de selección que favorece a los heterócigos.

El valor del estadístico F_{st} va de 0 (las poblaciones son idénticas en términos de variación genética, la deriva génica ha sido una fuerza evolutiva muy poco importante y existe mucho flujo genético entre ellas) a 1 (las poblaciones son completamente diferentes, debido a la deriva génica o la selección natural y no existe flujo genético entre ellas).

El resultado para la F_{st} promedio fué de 0.415, lo cual se halla aproximadamente a la mitad de estos dos valores extremos por lo cual se puede decir que no son ni idénticas ni totalmente diferentes en términos de variación genética, que ha existido flujo genético entre ellas y que puede suponerse una moderada actuación de la deriva génica y de la selección natural.

En el caso de dos poblaciones (Xochimilco y en cautiverio), la F_{st} también fué positiva, aunque con un valor mas bajo: 0.088. La mayor cercanía al cero señala poca diferenciación genética entre estas dos poblaciones por el mayor flujo génico que se ha dado entre ellas. Esto se explica porque en el origen de la colonia se registran fundadores de Xochimilco así como la incorporación posterior de nuevos especímenes a la colonia de este mismo sitio (Malacinski, 1978).

La F_{it} , que estima la diferenciación total, tanto por endogamia como por deriva génica, toma valores de -1 a 1, y es positiva al comparar las tres poblaciones (.368) y negativa (-.015) al comparar dos, lo cual confirma la mayor similitud entre las poblaciones de Xochimilco y la colonia, que entre las tres poblaciones (dos silvestres - Xochimilco y Mixquic - y una en cautiverio).

TABLA 9. RESUMEN DE ESTADISTICOS F EN LOS LOCI EXAMINADOS

POBLACIONES (XOCHIMILCO, COLONIA Y MIXQUIC)

Locus	F (IS)	F (IT)	F (ST)
IDH-2	-0.130	-0.040	0.080
PGM-2	-0.077	-0.024	0.049
LGG	-0.263	-0.152	0.088
ACON	-0.333	-0.121	0.159
MDH-1	0.167	0.423	0.308
MDH-2	0.204	0.283	0.099
MPI		1.000	1.000
GPI	-0.025	0.387	0.402
PROMEDIO	-0.081	0.368	0.415

POBLACIONES (XOCHIMILCO Y COLONIA)

Locus	F (IS)	F (IT)	F (ST)
IDH-2	-0.130	-0.061	0.061
PGM-2	-0.077	-0.037	0.037
LGG	-0.263	-0.247	0.013
ACON	-0.111	-0.053	0.053
MDH-2	0.204	0.252	0.061
GPI	-0.149	0.084	0.203
PROMEDIO	-0.113	-0.015	0.088

Heterogeneidad interpoblacional

El resultado de la prueba de heterogeneidad de chi-cuadrada aplicado a la variación genética global observada entre la población del lago de Xochimilco y la de la colonia de la Universidad de Indiana dió como resultado una diferencia significativa ($P < 0.05$) por lo que puede afirmarse que ambos grupos no son iguales en cuanto a variación (Tabla 10). Lo mismo sucedió al aplicar esta prueba a las tres poblaciones: el valor de la P fué de 0.000, por debajo de 0.5, con lo cual se concluye que existen diferencias significativas en la variación genética en las tres poblaciones.

Esta prueba diferencia entre sí claramente a las tres poblaciones, como conjuntos distintos entre sí. Ha existido una separación geográfica entre ellas, en el caso de las dos poblaciones silvestres (Xochimilco y Chalco) por la separación de los dos lagos y en el caso de la colonia por su evolución en cautiverio, aunque se ha mantenido un flujo genético por entrada periódica de organismos de la población silvestre. Esta separación geográfica a través del tiempo ha llevado a la heterogeneidad que era de esperarse de acuerdo con la genética de poblaciones.

TABLA 10. HETEROGENEIDAD INTERPOBLACIONAL

Análisis de contingencia de chi-cuadrada en todos los loci

(Dos poblaciones: Xochimilco y Colonia)

Locus	Núm. de alelos	X ²	G.L.	P
IDH-2	2	3.421	1	0.06438
PGM-2	2	2.074	1	0.14982
LGG	3	1.909	2	0.38499
ACON	2	1.664	1	0.19706
MDH-2	2	3.347	1	0.06732
GPI	2	9.399	1	0.00217
Totales		21.814	7	0.00274

(Tres poblaciones: Xochimilco, Colonia y Mixquic)

Locus	Núm. de alelos	X ²	G.L.	P
IDH-2	2	4.600	2	0.10025
PGM-2	2	2.799	2	0.24671
LGG	3	4.849	4	0.30312
ACON	3	11.025	4	0.02628
MDH-1	2	23.845	2	0.00001
MDH-2	2	5.117	2	0.07742
MPI	2	64.000	2	0.00000
GPI	3	50.185	4	0.00000
Totales		166.420	22	0.00000

Distancia genética

El valor del coeficiente de distancia genética no sesgada D_N de Nei (1978) entre las tres poblaciones obtenido del análisis cluster con base en el método UPGMA (Tabla 11) fué de 0.14. Entre Xochimilco y la colonia fue menor, de 0.012 (Tabla 12). Estos bajos valores se explican por tratarse de poblaciones conespecíficas. La distancia genética D_N tiene un valor de 0 si las poblaciones tienen frecuencias alélicas idénticas y de infinito si no comparten ningún alelo. Valores altos (de 2.0 a 4.0 por ejemplo) son característicos de grupos externos que se usan para realizar comparaciones.

El análisis cluster agrupa entre sí a las poblaciones de Xochimilco y de la colonia en cautiverio, separando a la población de Mixquic. Esto último puede explicarse por el aislamiento del cuerpo de agua de Mixquic del de Xochimilco hace por lo menos un siglo. La mayor similitud entre la colonia y Xochimilco se explica por causas ya mencionadas, como su afinidad de origen y el mantenimiento de un flujo genético debido a la incorporación periódica de organismos silvestres que realiza la colonia.

Aunque existen numerosos algoritmos filogenéticos, la mayoría de las características significativas de un conjunto dado de datos se revelan con claridad independientemente del algoritmo utilizado (Avice, 1994). En este caso, todos los fenogramas construídos por el método UPGMA son virtualmente idénticos en esta separación de las poblaciones.

TABLA 11. DISTANCIA GENETICA

Análisis cluster con el método UPGMA

Coeficiente utilizado: distancia genética incesgada de Nei (1978)

Bondad de ajuste estadístico

Farris (1972) "f" = .002

Prager y Wilson (1976) "F" = .742

Porcentaje de desviación estándar (Fitch y Margoliash, 1967) = .775

Correlación cofenética = 1.000

Distancia

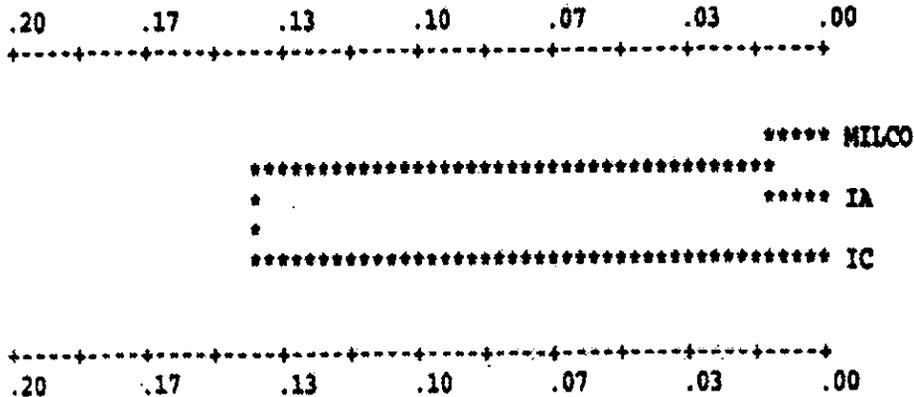


TABLA 12. COEFICIENTES DE SIMILITUD O DISTANCIA GENETICA ENTRE TRES POBLACIONES

Debajo de la diagonal: identidad genética Nei (1978)
Arriba de la diagonal: distancia genética Nei (1978)

Población	1	2	3
1.Xochimilco	* * *	0.012	0.139
2.Colonia	0.988	* * *	0.141
3.Mixquic	0.870	0.868	* * *

Debajo de la diagonal: similitud genética Rogers (1972)
Arriba de la diagonal: distancia genética Rogers (1972)

Población	1	2	3
1.Xochimilco	* * *	0.066	0.205
2.Colonia	0.934	* * *	0.190
3.Mixquic	0.795	0.810	* * *

Debajo de la diagonal: distancia de la cuerda Cavalli-Sforza y Edwards (1967)
Arriba de la diagonal: distancia del arco Cavalli-Sforza y Edwards (1967)

Población	1	2	3
1.Xochimilco	* * *	0.139	0.375
2.Colonia	0.138	* * *	0.371
3.Mixquic	0.352	0.347	* * *

Consideraciones finales

Es necesario subrayar en general que el hecho de que no se hayan encontrado evidencias de una ausencia o disminución drástica de la variabilidad genética en las poblaciones no significa que no existan motivos de preocupación en cuanto al cuidado y conservación de esta especie.

La existencia de los fenómenos analizados en este estudio que amenazan a la población (reducción de su hábitat, contaminación, peces exógenos y pesca para consumo humano) deben de ser una alerta para su vigilancia.

En el caso de poblaciones con valores altos de heterocigosis, debe preocupar el que un cuello de botella severo ponga al descubierto gran cantidad de mutaciones deletéreas.

La importancia del presente estudio radica en que establece los niveles de base de variabilidad genética de *A. mexicanum* en su hábitat natural.

Con estos valores de base, el manejo en vistas a su preservación en el futuro puede buscar una caída severa en la variabilidad genética como indicador de que la población está fluctuando o disminuyendo rápidamente.

ESTUDIO DEMOGRAFICO

OBJETIVOS

1. Obtener una estimación de la abundancia y la densidad de la población en el lago.

2. Identificar la temporada de reclutamiento natural en el lago, a través de un análisis de la frecuencia de tallas en la captura.

Materiales y métodos

Se llevó a cabo un muestreo preliminar en el lago de Xochimilco para localizar las áreas de mayor abundancia de este anfibio.

Este muestreo piloto, que se realizó de agosto de 1992 a mayo de 1993, buscó realizar una inspección tan amplia como fué posible. Se trabajó en las siguientes veinte estaciones :

1. Canal turístico
2. Laguna de Xaltocan
3. Embarcadero de Caltongo
4. Canal de Apatlaco (1)
5. Canal de Apatlaco (2)
6. Canal de la Santísima
7. Laguna de San Diego
8. Laguna de La Asunción
9. Laguna de Texhuilo
10. Tlicuili
11. Canal de Japón (1)
12. Canal de Japón (2)
13. Laguna de La Virgen
14. Canal de Apampilco
15. Canal de Otenco
16. Laguna de Tlilac
17. Canal de San Gregorio
18. Canal de Cuemanco (1)
19. Canal de Cuemanco (2)
20. Laguna del Toro

(ver figura 8)

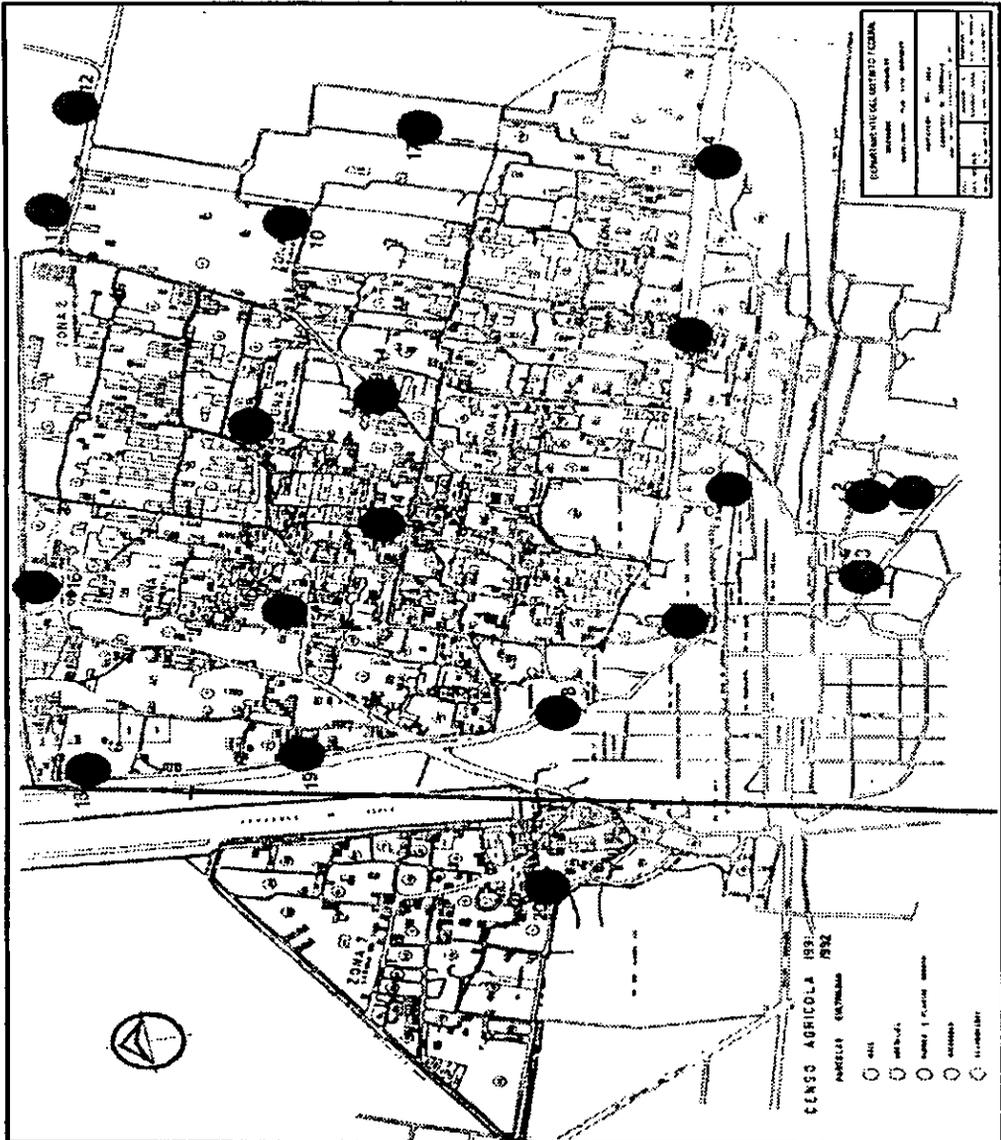


Figura 8. Estaciones del muestreo piloto (1992-1993) en los canales de Xochimilco

El área de los canales muestreados fue obtenida por medio de un mapa de la zona chinampera (Carta "Xochimilco" E14A39-55 Carta Urbana Escala 1: 10 000) con coordenadas, que fué digitalizado en el Sistema de Información Geográfica ILWIS y en el SIG-IDRISI en la Universidad Autónoma Metropolitana Xochimilco

Se obtuvieron las siguientes áreas:

Localidad	Superficie
1. Canal de Cuemanco	81 400 m ²
2. Laguna de Tlilac	26 700 m ²
3. Canal del Bordo	49.00 000 m ²
4. Canal del Japón	14 700 m ²
5. Canal de Tlicuili	14 000 m ²
6. Canal de Otenco	11 500 m ²
7. Laguna de Texhuilo	13 200 m ²
8. Laguna del Toro	11 400 m ²
9. Laguna Asunción	9 500 m ²
10. Canal de Apampilco	20 300 m ²
11. Canal de Apatlaco	126 400 m ²
12. Laguna la Virgen	5 600 m ²

Según esta estimación la superficie de agua de los canales y lagunas muestreados en este estudio es de 1.3 Km². La extensión de los canales es de 190 kilómetros (datos oficiales del D. D. F., en Canabal, 1991).

El arte de pesca utilizado fué una atarraya de 6 metros de diámetro y luz de malla de 4 cm.

Existen diversos métodos de pesca para la captura de salamandras acuáticas. Las trampas en forma de túnel colocadas en el fondo requieren de una cuerda y un flotador para poder después localizarlas y revisarlas. La experiencia de la desaparición de boyas de unicel, colocados a lo largo de este trabajo en apoyo a objetivos de acuacultura, llevó a no intentar este método. El buceo con esnorquel que se ha utilizado con éxito en los lagos de Puebla (Brandon, Maruska y Rumph, 1981; Shaffer, 1989) no es aplicable a los someros y turbios canales de Xochimilco. En Pátzcuaro los ajolotes se capturan principalmente con redes agalleras, pero lastiman mucho a los animales, además de que el tráfico de canoas en nuestra zona de estudio no permitía su colocación.

La elección de la atarraya se debió fundamentalmente a que la pesca del ajolote se ha realizado con este arte de pesca a partir de que la falta de transparencia en el agua impidió la visibilidad necesaria para utilizar las redes de cuchara con las que antes se capturaba a este anfibio acorralándolo en tulares en la orilla (Salvador Soto, pescador, com. pers.).

El número de lances en cada estación fué irregular en el muestreo preliminar debido a que los pescadores que nos proporcionó la Delegación del D. D. F. para este trabajo tenían una cuota de captura permitida para carpa a cambio de esta ayuda, por lo que no accedieron a realizar los lances en función de las necesidades de este estudio. El área total cubierta en este muestreo piloto fué de aproximadamente 2375m².

Para calcular el área real cubierta por la atarraya se midieron 10 lances:

	radio largo	corto	promedio	área
1.	3.00 m.	1.52m.	2.26m.	16.04 m ²
2.	2.77	2.74	2.75	23.75
3.	2.53	2.30	2.41	18.24
4.	2.75	2.35	2.55	20.42
5.	2.95	2.24	2.59	21.07
6.	2.95	2.27	2.61	21.40
7.	2.99	2.36	2.67	22.39
8.	2.99	1.74	2.36	17.49
9.	2.52	2.05	2.28	16.33
10.	2.94	2.23	2.58	20.91

El área promedio cubierta por la atarraya fue de 19.80 m² ± 2.6.

RESULTADOS**Muestreo piloto**

TABLA 13. CAPTURA POR ESTACION EN EL MUESTREO PILOTO

Estaciones	Núm. de organismos	Peso vivo (en gramos)
1. Canal turístico	2	225
2. Laguna de Xaltocan	9	745
3. Embarcadero Caltongo	0	0
4. Canal de Apatlaco	0	0
5. Canal de Apatlaco	0	0
6. Canal de la Santísima	0	0
7. Laguna de San Diego	0	0
8. Laguna de la Asunción	0	0
9. Laguna de Texhuilo	1	120
10. Canal de Tlicuili	0	0
11. Canal del Japón	1	12
12. Canal del Japón	1	150
13. Laguna de la Virgen	2	175.4
14. Canal de Apampilco	0	0
15. Canal de Otenco	1	50
16. Laguna de Tlilac	2	198.98
17. Canal de San Gregorio	0	0
18. Canal de Cuemanco	5	240
19. Canal de Cuemanco	1	14
20. Laguna del Toro	0	0

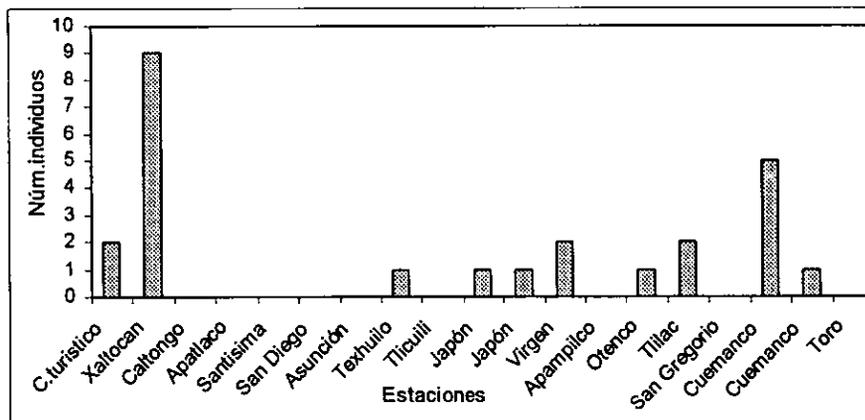


Figura 9. Resultados del muestreo piloto (1992-1993) en número de individuos

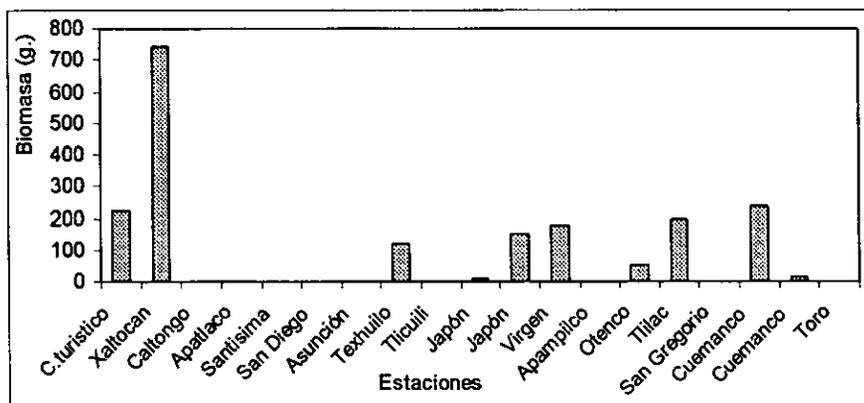


Figura 10. Resultados del muestreo piloto (1992-1993) en biomasa

Muestreo en un ciclo anual

Con el objeto de determinar el número de estaciones a muestrear durante el ciclo anual, se aplicó la fórmula:

$$n_0 = (s \times Z_{1-\alpha/2} / e)^2$$

usando los valores de la media (1.25) y la desviación estándar (2.19) adelantadas por la muestra piloto, un nivel de confianza del 95% ($Z = 1.96$) y una precisión de ± 2 organismos, se obtuvo:

$$n_0 = (2.19 \times 1.96 / 2)^2 = 4.6 \text{ (5 estaciones)}$$

Este fué el tamaño mínimo requerido por la muestra para cumplir con las condiciones impuestas. Como es evidente que una muestra más grande también las cumplirá (Ludlow-Wiechers, 1991), consideramos, de acuerdo con el tiempo y los costos a nuestra disposición, añadir siete estaciones más.

De este modo, las 20 estaciones iniciales pudieron ser reducidas a 12 estaciones representativas, eliminando aquellas en las que no era factible trabajar todo el año por diversas razones: para llegar a ellas era necesario usar la esclusa que no funciona con regularidad, la invasión de lirio acuático en ciertos meses impedía la circulación, etc.

Una situación de mayor estabilidad en el trabajo en el lago, permitió reiniciar este muestreo anual en octubre de 1995. Se estandarizó el esfuerzo de pesca, realizando cuatro lances por estación. Se escogieron las siguientes doce estaciones (figura 11) y se completó un ciclo anual.

1. Canal de Cuemanco
2. Laguna de Tlilac
3. Canal del Bordo
4. Canal del Japón
5. Canal de Tlicuili
6. Laguna de Texhuilo
7. Canal de Apampilco
8. Laguna del Toro
9. Laguna de la Asunción
10. Canal de Otenco
11. Laguna de la Virgen
12. Canal de Apatlaco

El peso y la longitud de cada individuo fueron registrados inmediatamente después de cada muestreo. Los resultados de la captura en este ciclo anual se muestran en las Tablas 14, 15 y 16:

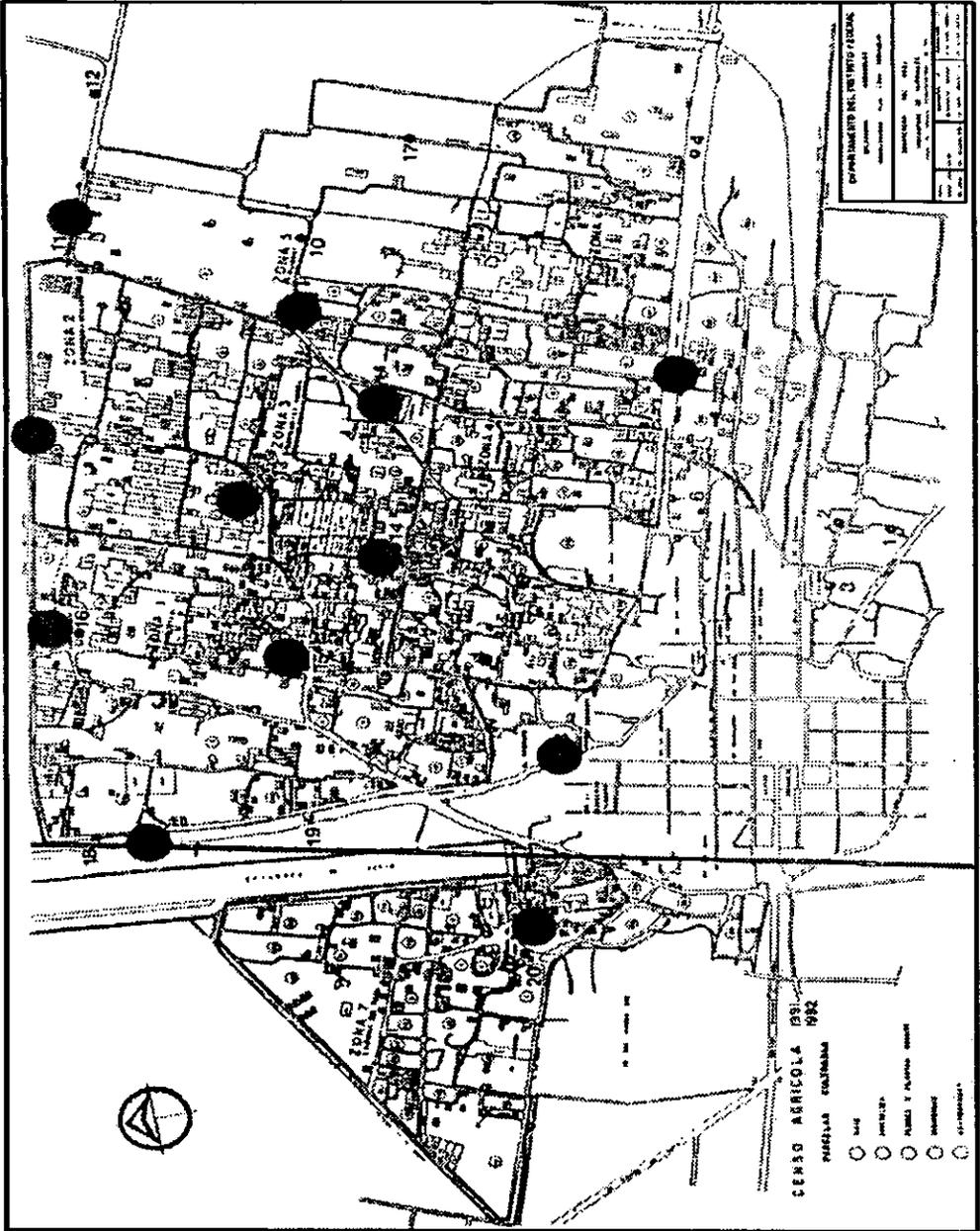


Figura 11. Estaciones del muestreo anual (1995-1996) en los canales de Xochimilco

TABLA 14. RESULTADOS DEL MUESTREO ANUAL (1995-1996)
EN NUMERO DE ORGANISMOS

ESTACION	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep
Cuemanco	1	4	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1
Tlilac	0	0	0	0	0	1	2	4	0	2	0	3
El Bordo	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1
Japón	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Tlicuili	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Texhuilo	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0
Apampilco	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	1
El Toro	1	1	1	0	1	0	1	2	0	1	0	1
Asunción	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	1
Otenco	2	0	3	1	1	0	0	4	2	1	0	1
La Virgen	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
Apatlaco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Esfuerzo = 4 lances de atarraya en cada estación
Total anual = 76 individuos

TABLA 15. RESULTADOS DEL MUESTREO ANUAL (1995-1996)
EN BIOMASA (DATOS DE PESO VIVO EN GRAMOS)

ESTACION	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep
Cuemanco	85	150 112 45 146	0	112	105	132	0	134	62 61	0	0	57
Tlilac	0	0	0	0	0	91	110 150	143 128 122 112	0	78 50	0	117 110 116
El Bordo	0	0	72 86	117	0	0	0	0	116	0	0	53
Japón	0	0	0	138	0	0	50	0	0	0	0	0
Tlicuili	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Texhullo	0	0	0	0	0	164	124 31	0	0	0	99	0
Apamolco	0	0	0	0	153 114	125	0	0	117 85	0	170	84
El Toro	81	109	117	0	147	0	131	44 76	0	68	0	53
Asunción	0	0	0	0	0	0	0	0	42	49 51 43	52	51
Otenco	114 104	0	105 129 124	112	101	0	0	70 46 143 114	108 160	60	0	59
La Virgen	0	0	0	151	0	97	0	0	0	90	0	121
Apatlaco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Esfuerzo = 4 lances de atarraya en cada estación

De los organismos capturados (76) el peso promedio fue de 99.31 g.

TABLA 16. RESULTADOS DEL MUESTREO ANUAL (1995-1996)
EN LONGITUD HOCICO CLOACA (LHC)
(DATOS EN MILIMETROS)

ESTACION	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep
Cuemanco	122	130 123 135 143	0	125	123	131	0	124	102 100	0	0	108
Tlilac	0	0	0	0	0	128	134 138	130 133 126 121	0	106 94	0	125 128 140
El Bordo	0	0	118 126	125	0	0	0	0	126	0	0	105
Japón	0	0	0	134	0	0	93	0	0	0	0	0
Tlilac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Texhuilo	0	0	0	0	0	135	121 81	0	0	0	112	0
Apampilco	0	0	0	0	134 125	127	0	0	131 111	0	132	124
El Toro	120	125	127	0	144	0	125	95 85	0	102	0	105
Asunción	0	0	0	0	0	0	0	0	94	117 100 92	102	110
Otenco	132 121	0	117 130 121	130	127	0	0	107 92 134 136	122 138	104	0	104
La Virgen	0	0	0	143	0	130	0	0	0	121	0	135
Apatlaco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Esfuerzo = 4 lances de atarraya en cada estación
De los organismos capturados (76), la longitud promedio fue
de 119.94 mm.

Distribución de la captura

El promedio de la captura mensual, con un esfuerzo estandarizado de cuatro lances por estación, se distribuyó del siguiente modo:

Estación	\bar{x} (en núm.individ.)	\bar{x} (peso vivo en gramos)
1. Can. de Otenco	1.25±1.11	129.08±140.29
2. Laguna Tlilac	1.00±1.41	110.58±170.07
3. Can. Cuemanco	1.00±1.12	100.08±124.1
4. Lag. del Toro	0.75±0.62	68.8±57.11
5. Can. Apampilco	0.58±0.79	70.6±97.11
6. Lag. Asunción	0.50±0.90	24±43.28
7. Can. del Bordo	0.41±0.66	37±6.08
8. Lag. La Virgen	0.33±0.49	38.2±58.3
9. Lag. Texhuilo	0.33±0.65	34.8±64.78
10. Can. Japón	0.16±0.38	15.6±41.11
11. Can. Tlicuili	0	0
12. Can. Apatlaco	0	0

El promedio del número de individuos capturados mensualmente, en forma gráfica y tabular, se presenta en la figura 12.

Se muestran enseguida los histogramas de frecuencia de la captura por estación y por mes, destacando el mes de mayo con la captura mas alta tanto en biomasa como en número de organismos y la estación del canal de Otenco como la de mayor captura.

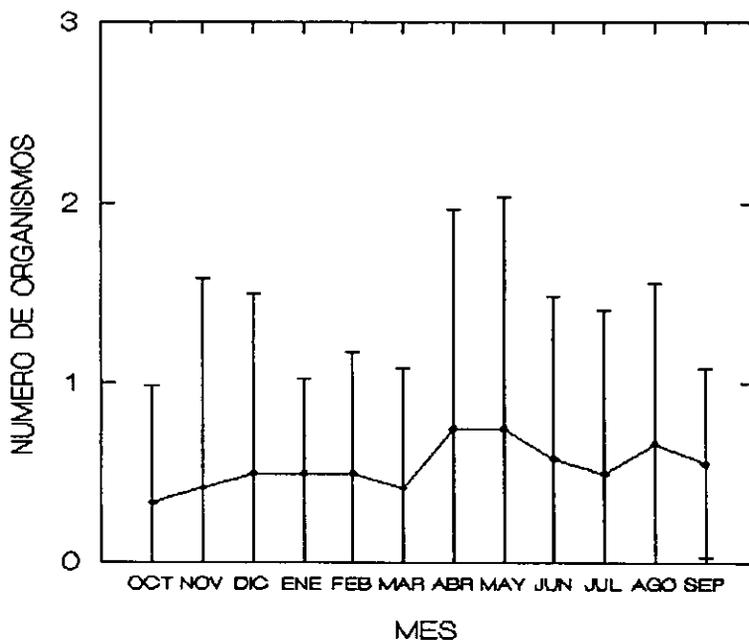


Figura 12. Promedio del número de individuos capturados mensualmente

Mes	Mínimo	Máximo	Media	Des. est.	Error est
Octubre	0	2	0.33	0.65	0.18
Noviembre	0	4	0.41	1.16	0.33
Diciembre	0	3	0.50	1.00	0.28
Enero	0	1	0.45	0.52	0.15
Febrero	0	2	0.50	0.67	0.19
Marzo	0	1	0.33	0.49	0.14
Abril	0	2	0.58	0.79	0.22
Mayo	0	4	1.00	1.59	0.46
Junio	0	2	0.66	0.88	0.25
Julio	0	3	0.50	0.90	0.26
Agosto	0	3	0.58	0.90	0.26
Septiembre	0	1	0.60	0.51	0.16

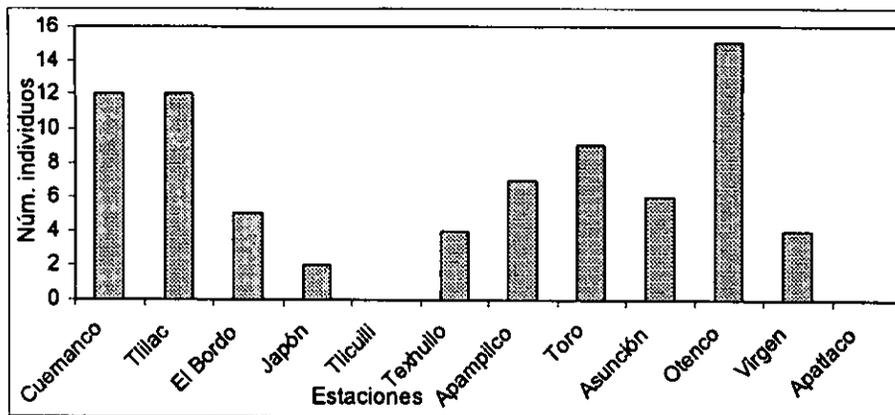


Figura 13. Captura de *A. mexicanum* en número de individuos en el lago de Xochimilco por estación (1995-1996)

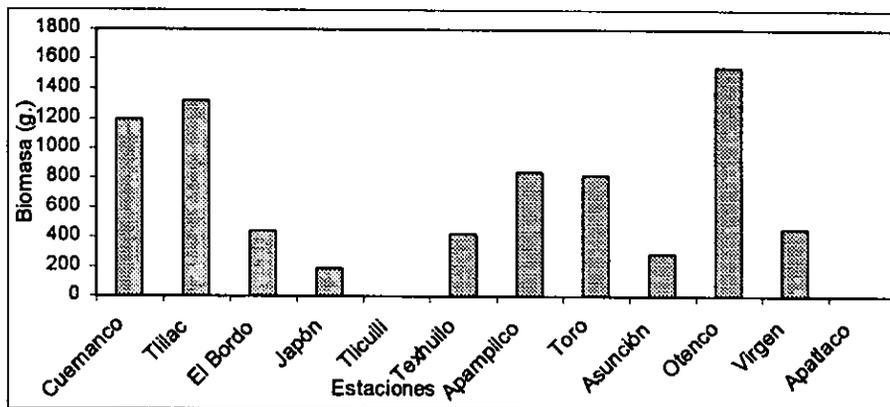


Figura 14. Captura de *A. mexicanum* en biomasa en el lago de Xochimilco por estación (1995-1996)

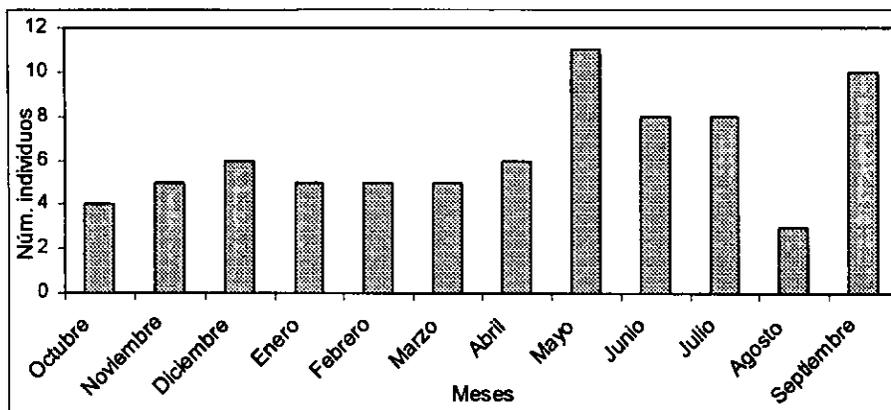


Figura 15. Captura de *A. mexicanum* en número de individuos en el lago de Xochimilco por mes (1995-1996)

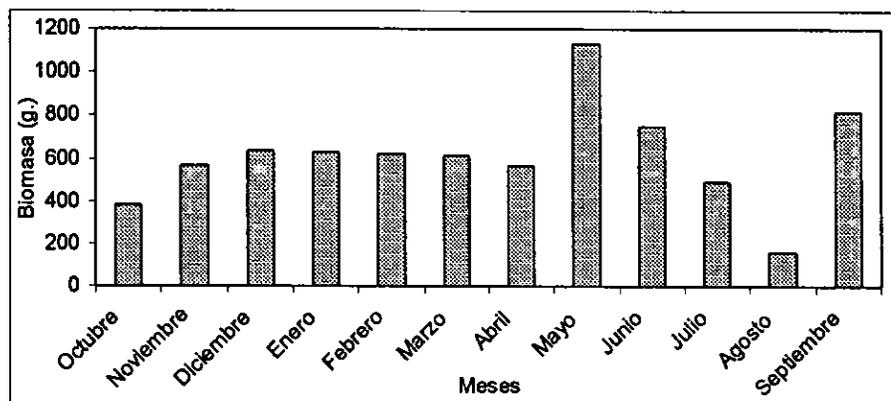


Figura 16. Captura de *A. mexicanum* en biomasa en el lago de Xochimilco por mes (1995-1996)

Estimación de la densidad poblacional

Puesto que la densidad es igual a la abundancia entre la unidad de área muestreada, ésta se calculó del siguiente modo:

$$\text{Densidad} = \frac{\text{capt.1, capt.2, ..., capt.12}}{\text{área 1, área 2, ..., área 12}}$$

Donde capt.1, capt.2, ... capt.12 = son las capturas totales por mes en todas las estaciones y

área1, área 2, ... área 12 = es el área total muestreada en el mes, que es igual al número de lances por el área cubierta por el arte de pesca por el número de estaciones por mes

$$D = \frac{4+5+6+5+5+5+6+11+8+8+3+10}{(4 \times 19.80 \times 12) \dots \dots \dots \text{área12}} = \frac{76}{(950.4 \times 12)}$$

D = 0.006 número de individuos por m² en el área muestreada

Este resultado muestra una densidad muy baja de la población.

El estimado de la densidad

$$\hat{E}_d = \text{capt.1} / \text{área1}$$

fué utilizado para, suponiendo uniformidad en la distribución de la especie, extrapolar el dato al área de los canales muestreados y obtener un estimado del número de organismos en cada canal muestreado cada mes. En las tablas 17, 18 y 19 se muestra esta estimación de la abundancia poblacional.

TABLA 17. ABUNDANCIA POBLACIONAL
RESULTADOS MENSUALES
(1995-1996)

Est	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Marz	Abril	May	Jun	Juli	Ago	Sep
Cue	85.6	342	0	85.6	85.6	85.6	0	85.6	171	0	0	85.6
Tlila	0	0	0	0	0	28.0	56.1	112	0	56.1	0	84.2
Bord	0	0	103	51.5	0	0	0	0	51.5	0	0	51.5
Jap	0	0	0	15.4	0	0	15.4	0	0	0	0	0
Tlic	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tex	0	0	0	0	0	13.8	27.7	0	0	0	13.8	0
Apm	0	0	0	0	42.7	21.3	0	0	42.7	0	21.3	21.3
Toro	11.9	11.9	11.9	0	11.9	0	11.9	23.9	0	11.9	0	11.9
Asu	0	0	0	0	0	0	0	0	9.9	29.9	9.9	9.9
Oten	24.2	0	36.3	12.1	12.1	0	0	48.4	24.2	12.1	0	12.1
Virg	0	0	0	5.89	0	5.89	0	0	0	5.89	0	5.89
Aptl	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	121	353	151	170	152	154	111	269	299	115	45	282
Prome dio	10.1	29.4	12.6	14.2	12.6	12.8	9.25	22.4	24.9	9.65	3.75	23.5

Tabla 18. ABUNDANCIA POBLACIONAL AJUSTADA*
 RESULTADOS MENSUALES
 (1995-1996)

Est.	Octu	Novi	Dici	Ener	Febr	Marz	Abri	May	Juni	Juli	Ago	Sept
Cue	85.6	342	0	85.6	85.6	85.6	0	85.6	171	0	0	85.6
Tlll	0	0	0	0	0	28.0	56.1	112	0	56.1	0	84.2
Bord	0	0	103	51.5	0	0	0	0	51.5	0	0	51.5
Jap	0	0	0	15.4	0	0	15.4	0	0	0	0	0
Tex	0	0	0	0	0	13.8	27.7	0	0	0	13.8	0
Apm	0	0	0	0	42.7	21.3	0	0	42.7	0	21.3	21.3
Toro	11.9	11.9	11.9	0	11.9	0	11.9	23.9	0	11.9	0	11.9
Asu	0	0	0	0	0	0	0	0	9.9	29.9	9.9	9.9
Oten	24.2	0	36.3	12.1	12.1	0	0	48.4	24.2	12.1	0	12.1
Virg	0	0	0	5.89	0	5.89	0	0	0	5.89	0	5.89
Total	121	353	151	170	152	154	111	269	299	115	45	282
Prom* dio	12.1	35.3	15.1	17	15.2	15.4	11.1	26.9	29.9	11.5	4.5	28.2

*Se excluyeron las estaciones en que no se realizó ninguna captura todo el año.

INSTITUTO MEXICANO DE ESTADISTICA Y GEOGRAFIA
 ESTADISTICA DE PUEBLOS Y ZONAS RURALES

TABLA 19. INTERVALOS DE CONFIANZA MENSUALES PARA EL ESTIMADO DE DENSIDAD (95% $t_n=2.179$)

Captura mensual en número de organismos

Estaci	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep
Cuema	1	4	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1
Tiliac	0	0	0	0	0	1	2	4	0	2	0	3
Bordo	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	1
Japón	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Tlicui	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Texhu	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0
Apam	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	1	1
Toro	1	1	1	0	1	0	1	2	0	1	0	1
Asunc	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	1
Otenc	2	0	3	1	1	0	0	4	2	1	0	1
Virge	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
Apatla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
X=	0.33	0.41	0.5	0.41	0.41	0.41	0.5	0.91	0.66	0.66	0.25	0.83
S=	0.65	1.16	1	0.51	0.66	0.51	0.79	1.56	0.88	0.98	0.45	0.83
Int.de	-0.08	0.32	-0.13	0.09	-0	0.09	-0	-0.07	0.10	0.04	-0.03	0.30
Confi	0.74	1.14	1.12	0.74	0.83	0.74	1	1.90	1.22	1.28	0.53	1.35

Zonificación del sistema lacustre de Xochimilco

De acuerdo con la zonificación propuesta por Bojórquez (1994, fig. 17) para la zona chinampera de Xochimilco (zona urbana, semiurbana, y agrícola), las tres estaciones con promedios más altos en la captura se encuentran distribuidas dentro de la zona agrícola.

Esta división por zonas puede ser un buen criterio para analizar la distribución del ajolote debido a que este anfibio es capturado tradicionalmente para consumo doméstico - y para su venta, aunque sea ilegal - por los pobladores de las riberas de los canales y lagunas. Esta consideración nos lleva a esperar mayor abundancia en las zonas más alejadas de los asentamientos humanos.

Las doce estaciones de nuestro muestreo se distribuyeron del siguiente modo en estas zonas:

I ZONA AGRICOLA:

1. Canal de Cuemanco
2. Laguna de Tiliac
3. Canal del Bordo
4. Canal del Japón
5. Canal de Tlicuili
6. Laguna de Texhuilo
7. Canal de Am(pampilco
8. Canal de Otenco
9. Laguna de la Virgen

II ZONA SEMIURBANA:

1. Laguna del Toro
2. Canal de Apatlaco

III ZONA URBANA:

1. Laguna de la Asunción

Se calcularon las áreas totales de canales y lagunas en cada una de estas tres áreas utilizando el sistema de digitalización ya mencionado (SIG-IDRISI).

Zona agrícola: 589, 950 m²

Zona semi-urbana: 415, 500 m²

Zona urbana: 294, 700 m²

TOTAL: 1,300,150 m² ó 130 hectáreas

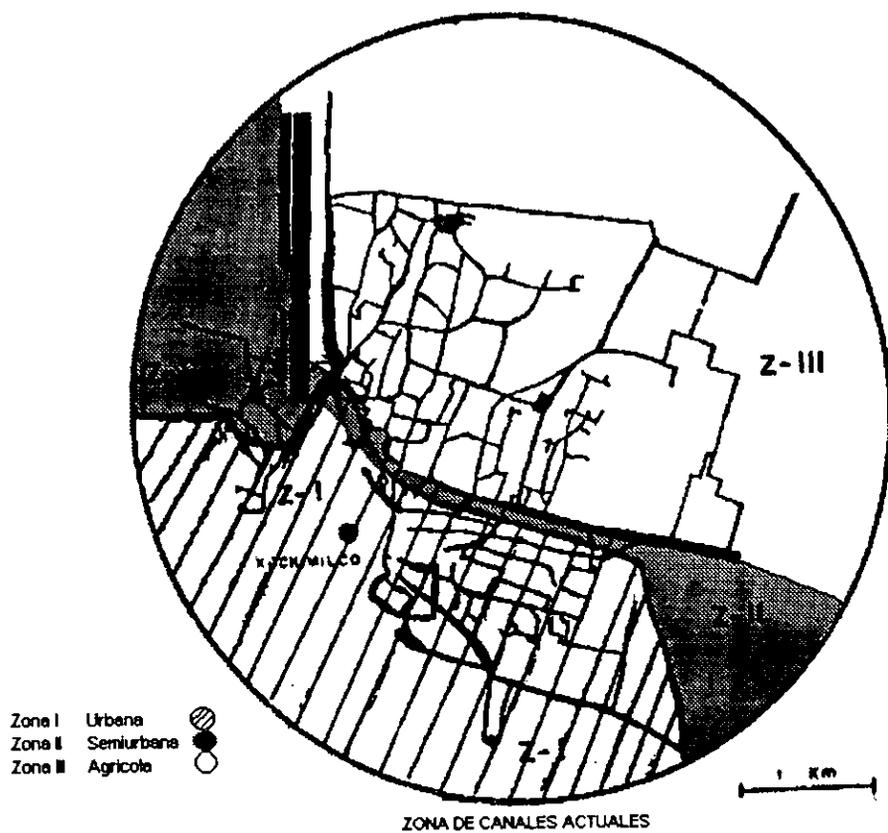


Figura 17. ZONIFICACION DEL SISTEMA LACUSTRE DE XOCHIMILCO (Modificado de: Bojórquez, 1994)

Se calculó el tamaño de muestra (en base a la captura obtenida en el mes de mayo, el de mayor abundancia) que debería de haberse empleado en cada zona si hubiéramos optado por un muestreo estratificado en el estudio.

Tamaño de muestra para las diferentes zonas:

- agrícola

$$n_0 = (1.73 * 1.96 / 2)^2 = 2.87 \text{ (3 estaciones)}$$

- semiurbana

$$n_0 = (1.41 * 1.96 / 2)^2 = 1.90 \text{ (2 estaciones)}$$

- urbana

$$\text{captura} = 0$$

ESTIMACION DE LA DENSIDAD PARA LAS DIFERENTES ZONAS *

$$I \quad \hat{E}_d = \frac{1+4+0+0+0+0+0+4+0}{950.4 \times 9} = 0.001 \text{ org. por m}^2$$

$$II \quad \hat{E}_d = \frac{2 + 0}{950.4 \times 2} = 0.001 \text{ org. por m}^2$$

$$III \quad \hat{E}_d = \frac{0}{950.4} = 0 \text{ organismos por m}^2$$

- Se utilizó el mes de mayor captura (mayo) para esta estimación

También se realizó esta estimación para el mes en el se presentó la mínima captura (agosto).

$$I \quad \hat{E}_d = \frac{0+0+0+0+0+1+1+0+0}{950.4 \times 9} = \frac{2}{8553.6} = 0.0002 \text{ ind. por m}^2$$

$$II \quad \hat{E}_d = \frac{0+0}{950.4 \times 2} = 0 \text{ individuos por m}^2$$

$$III \quad \hat{E}_d = \frac{1}{950.4} = 0.001 \text{ individuos por m}^2$$

Se extrapoló la densidad obtenida en el mes de mayor captura y se obtuvo la siguiente estimación de la abundancia poblacional por zona:

$$I \text{ Zona agrícola} = 0.001 \times 589\,950 = 589.9 \text{ organismos}$$

$$II \text{ Zona semiurbana} = 0.001 \times 415\,500 = 415.5 \text{ organismos}$$

$$III \text{ Zona urbana} = 0 \text{ organismos}$$

Muestreo nocturno

En los hábitos nocturnos que la literatura registra para la mayor parte de especies de *Ambystoma* (Anderson y Graham, 1967) juega un papel central la evasión de luz. Con el fin de comprobar si hubiera existido una subestimación de la abundancia de esta especie por razón de la hora de captura, se realizó un muestreo nocturno.

Asimismo, la utilización de un arte no selectivo como el chinchorro permitiría ajustar nuestros resultados con la atarraya y comparar la eficiencia de estas dos artes de pesca.

En el mes de abril de 1997 se realizó el muestreo nocturno con estas dos artes de pesca, en las mismas estaciones, con el mismo esfuerzo empleado en el muestreo anual (cuatro lances por estación) y a la misma hora. Considerando que la pesca con chinchorro provoca la huida de los organismos por el arrastre que realiza en el fondo, se lanzó primero la atarraya.

Se eliminaron las dos estaciones (Apatlaco y Tlicuili) en las que la captura fué cero durante todo el año, de las restantes diez estaciones se valoró cuales contaban con la profundidad requerida para el arrastre con el chinchorro. Se encontraron cinco estaciones en las que era posible su aplicación y al azar se escogieron tres.

El chinchorro tenía una longitud de 8.25 metros, luz de malta de 2.5 centímetros y una red de recuperación central.

Los resultados fueron:

ESTACION	HORA	CAPTURA	
		con atarraya	con chinchorro
Laguna del Toro	8:00pm	0	0 arrastre 10min distancia:49.6m.
Canal de Apampilco	9:20pm	2 ajol.	1 ajolote arrastre 10min. dist.45.40 m.
Laguna de Tlilac	10:30pm	2 ajol.	0 arrastre 10 min. dist.40.25 m.

Se realizó una prueba de T de datos pareados para analizar si las diferencias entre las capturas diurnas y nocturnas con atarraya son significativas.

	Abril 1996(día)	Abril 1997 (noche)	Diferencia
Lag.Toro	1	0	1
Apampil.	0	2	-2
Tiifac	2	2	0
			-1/3

El resultado de la T calculada= -0.375 es menor que la T de tablas=4.303, por lo que se acepta la hipótesis nula y se concluye que no existen diferencias significativas en la captura debidas a la presencia o ausencia de luz.

Contrariamente a lo esperado, la captura con el chinchorro no fué mayor que con la atarraya.

El área arrastrada por el chinchorro fué para el Canal de Apampilco de 374.55 m^2 contra los 79.2 m^2 de la atarraya. No se aplicó ninguna prueba estadística a la captura con las dos redes debido a que sólo se encontró un ejemplar y a que el área muestreada con la atarraya representa sólo el 21 % del área muestreada por el chinchorro.

Debe considerarse; sin embargo, que el área calculada para la atarraya está subestimada debido a que al lanzar ésta el pescador nunca lo hace exactamente al lado, sino que la vuelve a lanzar a una cierta distancia, con lo que se aumenta la zona de pesca de la atarraya.

Proporción de sexos

Del total de 76 organismos capturados, 52 fueron hembras y 24 machos, lo que da una proporción de sexos de 2.16 hembras por cada macho.

La mayor cantidad de hembras que de machos en el lago de Xochimilco ya había sido registrada en otro estudio, en el cual de un total de 20 individuos colectados, sólo seis fueron machos (Vergara, 1990).

Este hecho merece un estudio posterior debido a que la proporción de sexos registrada en otras especies de *Ambystoma* es de 1:1 (Blanchard, 1930, Humphrey, 1945; Husting, 1965).

En *A. mexicanum*, a diferencia de la especie humana, el sexo heterogamético (Z/W) son las hembras y los machos el homogamético (Z/Z). El sexo homogamético es generalmente más maleable, es posible tratar con benzoato de estradiol (un estrógeno) a un grupo de larvas que se desarrollarán como hembras fenotípicas, completamente funcionales y capaces de producir huevos, aunque sean machos genotípicos (Duhon, com. pers.). Siendo en esta especie los machos el sexo homogamético, son más susceptibles a posibles agentes químicos en el agua que podrían estar produciendo esta desviación.

El agente feminizante puede estar relacionado con la contaminación y puede hacer que más embriones se desarrollen como hembras que como machos ó que, por alguna razón desconocida, sobrevivan más éstas.

Temporada de reproducción

Otro de los objetivos del trabajo de campo fué la determinación de la temporada de reproducción y reclutamiento natural del ajolote de Xochimilco.

Un antecedente importante es el trabajo de Brandon (1970) en la especie *Ambystoma dumerilii* en el lago de Pátzcuaro quien examinó las características sexuales primarias y secundarias de adultos colectados y preservados en el mes de agosto (78 individuos) y de diciembre (33 ejemplares) de 1968. Todos los organismos con una talla mayor de 122 mm. (LHC) estaban maduros sexualmente. El 74 % de los machos presentaban las gónadas hinchadas en agosto contra 94% en diciembre. Por su parte, los ovarios de algunas hembras maduras preservadas de la captura en agosto, contenían sólo huevos pequeños, sin vitelo y otras presentaban una combinación de huevos pequeños sin vitelo y huevos más grandes y con vitelo. Ninguna hembra tenía sólo huevos grandes con vitelo. En cambio, en la muestra de diciembre, los ovarios de la mayoría presentaron abundantes huevos grandes y con vitelo. Este análisis sugirió un progreso gradual hacia una temporada reproductiva de febrero a mayo. Un estudio del ciclo espermatogénico de esta especie (Uribe, et al., 1994) demostró que este se inicia en septiembre, cuando los testículos de *A. dumerilii* alcanzan su máximo tamaño y contienen más quistes con espermatozitos primarios y espermátidas que quistes vacíos o con espermatozoides. En cambio en diciembre, los testículos muestran menos quistes con espermatozitos primarios y más vacíos o con espermatozoides.

Shaffer (1989) señala que la población de *Ambystoma tigrinum* en la laguna de La Preciosa, en Puebla, sugiere una temporada reproductiva en los meses de diciembre-enero.

Por otro lado, existen también estudios de otra especie de esta familia, *Ambystoma ordinarium*, que han registrado la presencia de huevos tanto en enero como en junio en el estado de Michoacán (Anderson y Worthington, 1971). El hecho de que junto con *Ambystoma rosaceum*, sea la única especie de esta familia que se reproduce en aguas lóxicas, podría tal vez sugerirse como explicación de esta doble temporada reproductiva.

En Xochimilco, durante el mes de febrero se encontró en los muestreos en el lago tanto huevos como larvas de *Ambystoma mexicanum*, lo que sugiere que en este mes

se presenta la reproducción de esta especie en condiciones naturales. En el CIBAC, centro en el que se

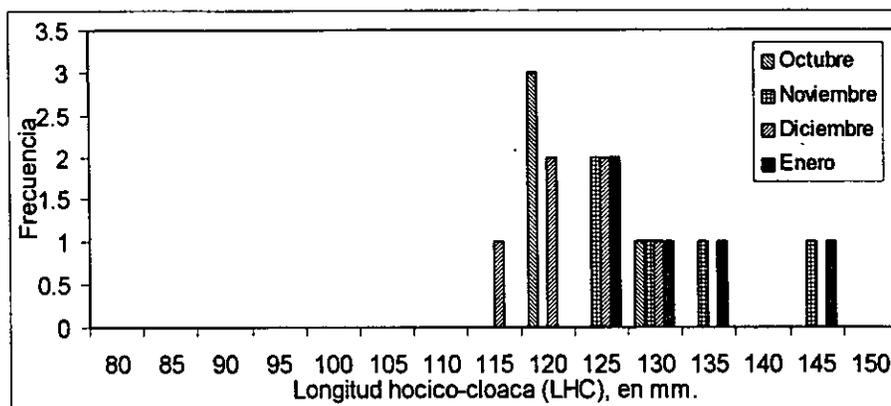
mantiene una colonia en cautiverio con el objetivo de una ulterior repoblación en los canales de Xochimilco, la temporada de reproducción se inicia en noviembre.

Ya en el muestreo preliminar se habían encontrado las tallas pequeñas en la captura en los meses de marzo, abril y mayo y al graficar la frecuencia de tallas por mes en el muestreo de 1995-1996 (fig. 18) se observa un pulso de reclutamiento en los meses abril a julio.

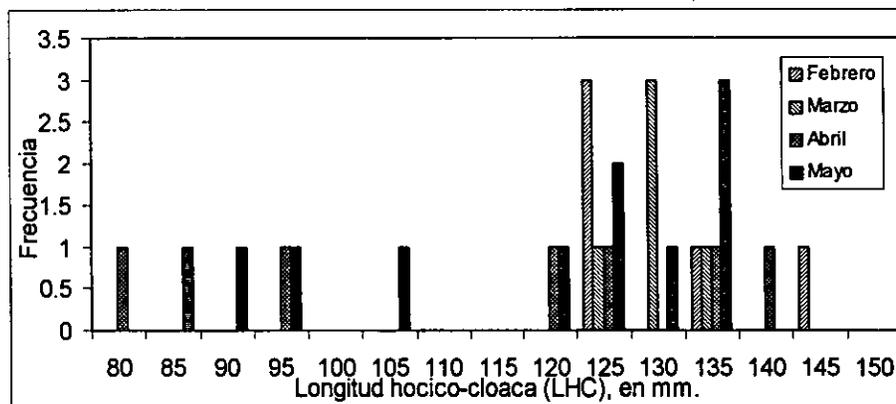
Björklund (1993) registra un crecimiento para las larvas de *Ambystoma mexicanum* que mantiene en su laboratorio de 40 milímetros a las 6 semanas. Estas alcanzan los 80 milímetros a las 12 semanas en sistemas seminaturales en acuarios que semejan ecosistemas, con alimento natural como *Daphnia*, por lo que la extrapolación de este dato de crecimiento a los canales de Xochimilco, es una buena aproximación. Las larvas de 80 milímetros encontradas en la captura en el lago en los meses de abril a julio, tienen una edad aproximada de tres meses, lo cual parece confirmar una temporada reproductiva en enero a abril.

Una de las conclusiones del estudio sobre el ajolote de Pátzcuaro ya citado (Uribe, et al., 1994) es que en general, tanto la salamandra tigre del centro de Estados Unidos como *A. dumerilii* y *A. mexicanum* del centro de México, parecen coincidir en el mismo ciclo anual de espermatogénesis característico de los ambistómidos de la zona templada norte, por oposición a los pletodóntidos neotropicales que presentan un ciclo continuo.

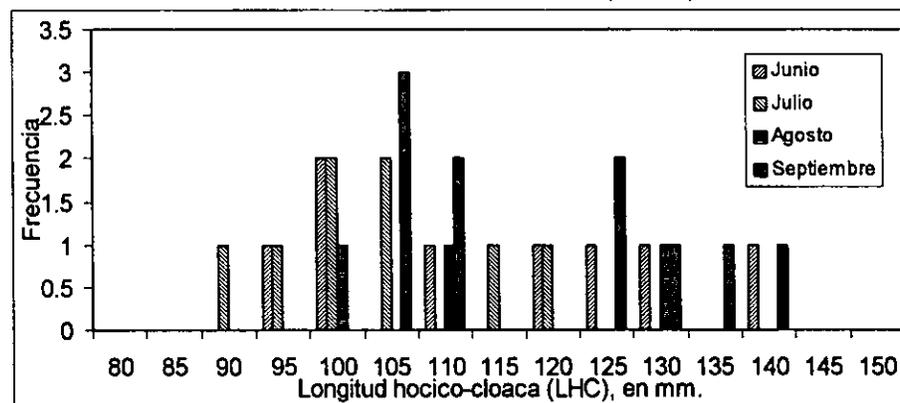
La presencia de una sola clase de edad en los meses de abril a julio que el análisis de la frecuencia de tallas muestra, parece confirmar esta suposición, aunque para tener una certeza en este punto será necesario un posterior análisis de la condición reproductiva de los organismos a lo largo del año.



Octubre, Noviembre, Diciembre y Enero



Febrero, Marzo, Abril y Mayo



Junio, Julio, Agosto y Septiembre

Figura 18. FRECUENCIA DE TALLAS (1995-96)

DISCUSION DE RESULTADOS

Abundancia poblacional

El resultado del muestreo anual en el lago muestra una abundancia muy baja, por lo que es posible que la población mostrará en un futuro los efectos de ésta reducción reflejados en una disminución de su variabilidad genética.

La falta de registros previos sobre este parámetro en la población de *Ambystoma mexicanum* del lago de Xochimilco hacen imposible una comparación, igual que en el caso de la variabilidad genética, este estudio marca un primer paso. Proporciona una línea de base contra la cual medir el cambio y saber si la población natural está disminuyendo, aumentando o manteniéndose estable y si los eventuales esfuerzos por reintroducir ajolotes cultivados mediante técnicas acuaculturales son exitosos.

El análisis de la varianza entre estaciones y al interior de cada estación, indica la existencia de diferencias significativas (significancia de F menor de 0.05, $P < .05$). Esto se debe primordialmente a la existencia de estaciones en que no se encontraron ejemplares en ninguna de las colectas en todo el año.

Cuando los intervalos de confianza calculados para el estimado de densidad (Tabla 19) incluyen el cero, (la mitad de los meses), aumenta la probabilidad de que éste sea el valor real, a diferencia de lo que ocurre cuando el intervalo no abarca el cero como valor (en los otros seis meses).

Al extrapolar el estimado de densidad obtenido para nuestra área de estudio (0.006 organismos por m^2) al área total de los canales muestreados, el resultado fué de 2302 organismos. Al excluir de esta extrapolación a los canales en los que no se registró ninguna captura durante todo el año (Tlicuili y Apatlaco) la estimación fué de 1459 organismos. Aunque esta extrapolación se basa en el supuesto no comprobado de que el ajolote se distribuye de un modo uniforme en la zona lacustre de Xochimilco, la extrapolación es útil para tener un criterio numérico aproximado.

Los estimados de abundancia así obtenidos no parecen muy altos en comparación con algunos encontrados en la literatura. Shaffer (1989) comenta que si las poblaciones de ajolotes no son perturbadas, pueden alcanzar densidades altas, y estima mediante el buceo un organismo por pie cuadrado en el fondo del lago de

Atexcac en Puebla. Esto equivale a 10.76 por metro cuadrado contra los 0.006 por metro cuadrado que encontramos en el muestreo en los canales de Xochimilco.

En la Presa de Atlangatepec, Tlax., (Pérez-Rodríguez, et al., 1987) se encontró una densidad de 0.73 individuos por metro cuadrado de la especie *Ambystoma tigrinum velasci*. La extrapolación a una hectárea nos da 7300 ajolotes.

Un estudio en una población de *Ambystoma maculatum* (Husting, 1965) encontró una proporción de sexos de 1:1, la misma encontrada para otras poblaciones de *Ambystoma* por autores anteriores (Blanchard, 1930; Humphrey, 1945) y a través de métodos de captura y recaptura estimó una población reproductora total de machos y hembras de 355 organismos en un estanque de 1012.50 m² ó 3506.17 anfibios de esta especie en una hectárea.

Otra estimación de abundancia poblacional de anfibios útil para poder establecer comparaciones, es un estudio realizado durante un periodo de 12 años en Rainbow Bay, Carolina del Sur en el que se estudiaron tres especies de salamandras y una especie de rana (Pechmann, et al., 1991). Rainbow Bay tiene un área de 1 hectárea y una profundidad máxima de 1.04 metros. Estas cuatro especies de anfibios tienen un ciclo de vida acuático y terrestre, a diferencia de *A. mexicanum*, pero el estudio se centró en la población reproductora a través del aislamiento del cuerpo de agua mediante una red. Se registran aproximadamente 20 a 2700 hembras reproductoras. Estas enormes fluctuaciones en el tamaño de la población reproductora, que no se dan en la población adulta general, están correlacionadas con la cantidad de lluvia, ya que en años secos la población simplemente prescinde de la reproducción. Puesto que la proporción de sexos es de 1 : 1, la población reproductora en un buen año con suficiente agua es de aproximadamente 5400/ha.

Al tomar en cuenta que existen en la población dos individuos inmaduros por uno maduro en otras poblaciones de *Ambystoma* (Anderson, et al., 1971) se puede estimar una población adulta máxima de 16200 individuos, en la hectárea de Rainbow Bay en la que se realizó el estudio.

Al extrapolar los resultados de este estudio a una hectárea, se tienen apenas 60 individuos (ver Tabla 20), lo que da también por comparación, una idea de la baja abundancia de la población de *Ambystoma mexicanum* en Xochimilco.

TABLA 20. DIFERENTES DENSIDADES (EN INDIVIDUOS POR HECTAREA) ENCONTRADAS PARA ESPECIES DE *Ambystoma*.

Autor y año	Especie	Lugar	Núm.ind/ha.
Husting (1965)	<i>Ambystoma maculatum</i>	Ann Arbor, Mich.	3 506
Pérez-Rodríguez, Malpica, Balderas (1987)	<i>Ambystoma tigrinum velasci</i>	Presa Atlangatepec, Tlax.	7 300
Shaffer (1989)	<i>Ambystoma tigrinum</i>	Laguna de Atexcac, Pue.	107 639
Pechmann et al., (1991)	<i>Ambystoma opacum</i> , <i>A. talpoideum</i> , <i>A. tigrinum</i> y <i>Pseudacris ornata</i>	Rainbow Bay, Carolina del Sur	5 400
Este estudio (1997)	<i>Ambystoma mexicanum</i>	Lago de Xochimilco	60

La baja densidad encontrada impidió hacer un análisis del patrón de distribución espacial.

Desde el punto de vista ecológico, la distribución de un animal móvil como el que nos ocupa, es generalmente por conglomerados y la literatura sobre el tema abunda en la tendencia de las salamandras a formar agregados para la reproducción (Blanchard, 1930; Twitty, 1959; Shoop, 1965; Hurlbert, 1969; Semlitsch, 1983).

DISCUSION GLOBAL

Diagnóstico de la población

Una especie amenazada o en peligro de extinción (las dos categorías empleadas generalmente por los conservacionistas) es aquella que tiene una alta probabilidad de extinguirse dentro de unos cuantos años o décadas. Las principales propiedades demográficas que contribuyen a este status son un escaso tamaño máximo de la población reproductora y un alto coeficiente de variación en ese tamaño. Cuando los reproductores descienden a 100 o menos, la extinción se vuelve más factible por la depresión endogámica (Ehrlich y Wilson, 1991).

El sistema de clasificación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza considera las categorías frágil (raro o escaso), amenazado (vulnerable, especies con tamaños poblacionales entre 1001 y 5000 individuos), en peligro (de 251 a 1000 individuos), críticamente en peligro (con menos de 250 individuos) y extintas (Ceballos, 1993).

Desde el punto de vista de la conservación genética, se ha sugerido un tamaño efectivo mínimo poblacional de 50 organismos para impedir la depresión endogámica y añaden que 500 evitarían la erosión a largo plazo de la variabilidad por deriva génica. Esta recomendación llegó a ser conocida como "la regla de 50/500" y ha tenido gran influencia en el campo de la conservación (Avice, 1994).

De acuerdo con estos datos, los resultados de los dos acercamientos metodológicos utilizados en este estudio concuerdan en sugerir que la población del anfibio *Ambystoma mexicanum* no se encuentra en peligro de extinción en su medio ambiente natural, el lago de Xochimilco. El hecho de que no siempre se encuentren pérdidas de diversidad genética en especies que se encuentran en peligro de extinción impide el establecimiento de un vínculo causal firme entre pérdida de variabilidad y disminución poblacional. Esto hace muy valiosa la utilización de otro enfoque metodológico que complete el estudio.

En el caso del anfibio *A. mexicanum* en el lago de Xochimilco, tanto su nivel de variabilidad genética, como su abundancia poblacional y el hecho de que se reproduce de manera natural en el lago, apoyan la conclusión de que no se halla en peligro de extinción en este momento.

Aquí juega un papel importante la conservación de las aproximadamente 200 hectáreas de agua de los remanentes del lago y el mejoramiento de su calidad, ya que es una extensión importante como habitat para este anfibio. El que la mayor captura promedio se encontrara en este estudio en la zona agrícola de la chinampería, muestra que los asentamientos humanos (zonas semiurbana y urbana) afectan negativamente a la población de *A. mexicanum*.

Su abundancia actual es muy baja por comparación con las densidades encontradas en otras poblaciones de anfibios y dejar sin protección a esta especie por no mostrar un nivel preocupante de variabilidad genética, es arriesgado: los procesos humanos que amenazan a las comunidades naturales operan en una escala mas rápida que los procesos genéticos que determinan la habilidad de cualquier población individual para responder y adaptarse a cambios en el ambiente.

En apoyo de lo anterior Avise (1994) señala que las consideraciones demográficas deben tener mayor importancia inmediata que las genéticas en la formulación de planes de conservación de especies amenazadas. En muchas especies existe disminución en la reproducción a bajas densidades por causas no genéticas, como falta de las interacciones sociales necesarias para la reproducción, dificultad para encontrar pareja u otros factores ecológicos denso-dependientes, conocidos como el "efecto Allee" (Andrewartha y Birch, 1954).

Ante el panorama de disminución poblacional, es urgente la pesca selectiva de los peces introducidos. Es posible especular que éstos son una de las causas más importantes de la disminución poblacional de este anfibio dado que en cuerpos de agua como los lagos volcánicos del este de Puebla (La Preciosa, Quechulac y Tecuitlapa) en los que la contaminación no es todavía un problema tan grande como en Xochimilco, los peces introducidos han reducido drásticamente el tamaño de las poblaciones (Shaffer, 1996, sin publ.). Para un exitoso programa de repoblación es recomendable la eliminación de las especies exógenas, que permita la restauración de las cadenas tróficas originales en las que los peces aterninidos evolucionaron al lado de los anfibios de la familia Ambystomatidae en otros cuerpos de agua de nuestro país.

Aunque la pesca del ajolote, y de todas las especies endémicas del lago de Xochimilco, ha quedado prohibida mediante la legislación que declara a la zona chinampera como zona de conservación ecológica (D. O. del 7 de mayo de 1992), la pesca ilegal del ajolote debe ser vigilada especialmente durante la temporada de reproducción encontrada en este estudio. Esta misma disposición legal

puede ser la base para abordar los problemas de contaminación acuática.

La importancia de la especie hace que sea prudente el mantenimiento de poblaciones en cautiverio para preservar su acervo genético mientras no se resuelvan los problemas que la ponen en peligro. Estos criaderos son también recomendables para las otras especies endémicas de ambistómidos (lagos de Puebla, Michoacán y el estado de México). Sin embargo, estas medidas no mantienen a los individuos en su estado natural, lo cual es la meta de conservación más importante.

CONCLUSIONES

1. La población del anfibio *Ambystoma mexicanum* del lago de Xochimilco no presenta evidencias de una reducción en su variabilidad aloenzimática que evidenciara un cuello de botella en su historia evolutiva.
2. La muestra de esta especie proveniente de una colonia en cautiverio difiere significativamente ($P < 0.05$) de la población silvestre en cuanto a variación, presentando una heterocigosis media más baja y un número de alelos por locus y una proporción de loci polimórficos ligeramente más alta.
3. La distancia genética de la población de esta especie proveniente de la localidad de Mixquic, la separa claramente de las otras dos poblaciones en el análisis cluster con el método UPGMA.
4. Las tres poblaciones de esta especie examinadas se encuentran dentro del intervalo de valores de variación registrado en otras especies de la misma familia y del grupo de los anfibios.
5. El estudio demográfico muestra una abundancia muy baja, que podría reflejarse en un futuro en una disminución en la variabilidad genética.
6. Las estaciones con mayor captura promedio se localizaron dentro de la zona agrícola de la chinampería de Xochimilco. No sucedió así en las estaciones localizadas en la zona semiurbana y urbana, lo cual puede deberse al efecto negativo de la pesca clandestina ó la contaminación en estas zonas con mayor presión humana.
7. No se encontraron diferencias significativas en la captura diurna de la nocturna ni entre la captura realizada con atarraya y con chinchorro.
8. La captura más alta, tanto en biomasa como en número de organismos se presentó en el mes de mayo, probablemente reflejando el reclutamiento.
9. La densidad promedio estimada en Xochimilco fué de 0.006 organismos por metro cuadrado.
10. La proporción de sexos muestra un desequilibrio a favor de las hembras.
11. El análisis de la frecuencia de tallas sugiere una temporada de reclutamiento en el lago de enero a abril.

LITERATURA CITADA

Allendorf, F. W. y R. F. Leary. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. Pp.57-76 en M. E. Soule, ed., Conservation biology: The science of scarcity and diversity. Sinauer Publ., Sunderland, Mass.

Allendorf, F. W. y S. R. Phelps. 1981. Use of allelic frequencies to describe population structure. Can.J. Fish.Aquat.Sci. 38: 1507-1514.0

Anderson, J. D. y R. D. Worthington. 1971. The life history of the mexican salamander *Ambystoma ordinarium* Taylor. Herpetologica 27: 165-176.

Anderson, J. D. y R. E. Graham. 1967. Vertical migration and stratification of larval *Ambystoma*. Copeia 1967: 371-374.

Andrewartha, H. G. y L. C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.

Armstrong, J. B. y S. T. Duhon. 1989. Induced spawnings, artificial insemination and other genetic manipulations. En: Developmental Biology of the Axolotl, (Eds. J. B. Armstrong y G. Malacinski). Oxford Univ. Press, N. York.

Armstrong, J. B., S. T. Duhon y G. Malacinski. 1989. Raising the axolotl in captivity. En: Developmental Biology of the Axolotl, (Eds. J. B. Armstrong y G. Malacinski). Oxford Univ. Press, N. York.

Ashton, R. E. 1975. A study of movement, home range and winter behaviour of *Desmognathus fuscus* (Rafinesque). Journal of Herpetology 9:85-91.

Avila López, R. 1991. Chinampas de Iztapalapa, D. F. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Serie Arqueología.

Avise, J. C. y Selander, R. K. 1972. Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*. Evolution, 26, 1-19.

Avise, J. C. 1987. Identification and interpretation of mitochondrial DNA stocks in marine species. En: Kumpf, Vaught, Grimes, Johnson y Nakamura (eds.) Proceedings of the Stock Identification Workshop. Nat. Oceanogr. Atmosph. Admon. (NOAA), Panama City.

Avise, J. C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman and Hall, Inc.

- Ayala, F., J. Powell y T. Dobzhansky. 1971. Polymorphisms in continental and island populations of *Drosophila willistoni*. Proc. Nat. Acad. Sci. EUA. Vol. 68, No. 10, pp. 2480-2483.
- Ayala, F. 1982. Genetic variation in natural populations: the problem of electrophoretically cryptic alleles, Proceedings of the Natural Academy of Sciences EUA 79: 550-554.
- Barbour, C., D. 1973. Biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. Copeia 1973:533-556.
- Bartra, R. 1987. La jaula de la melancolía. Editorial Grijalvo, S. A. México, D. F. 271 pp. 12 ilustr.
- Björklund, N. 1993. Small is beautiful: economical axolotl colony maintenance with natural spawnings as if axolotls mattered. En: International Workshop on the Molecular Biology of Axolotls and other Urodeles, Indianapolis, In., pp. 38-47.
- Blanchard, F. N. 1930. The stimulus to the breeding migration of the spotted salamander, *Ambystoma maculatum*. Am. Nat. 69: 154-167.
- Blaustein, A. y D. Wake. 1990. Declining amphibian populations: A global phenomenon? Trends in Ecology & Evolution 5: 203-204.
- Blaustein, A., Wake, D. y Sousa, W. 1994. Amphibian Declines: Judging Stability, Persistence and Susceptibility of Populations to Local and Global Extinctions. Conservation Biology, Vol.8, No. 1, 60-71.
- Bonnell, M. L. y R. K. Selander. 1974. Elephant seals: Genetic variation and near extinction. Science 184: 908-909.
- Bojórquez, L. 1991. Rescate de Xochimilco. Coord. por B. Canabal. UAM-Xochimilco, pp. 63-81.
- Bojórquez, L. 1994. Calidad del agua de los canales de Xochimilco. Informe Técnico. UAM - Xochimilco.
- Brandon, R. A. 1970. Size range, size at maturity and reproduction of *Ambystoma (Bathysiredon) dumerilii* (Dugès), a paedogenetic Mexican salamander endemic to Lake Pátzcuaro, Michoacán. Copeia 1970: 385-388.
- Brandon, R. A., J. Martan, W. E. Wortham y D. C. Englert. 1974. The influence of interspecific hybridization on the morphology of the spermatozoa of *Ambystoma* (Caudata, Ambystomatidae). J. Reprod. Fertil. 41: 275-284.

- Brandon, R. A. 1989. Natural history of the axolotl and its relationship to other ambystomatid salamanders. En: *Developmental Biology of the Axolotl* (Eds. J. B. Armstrong y G. Malacinski). Oxford Univ. Press, N. York.
- Brandon, R. A. E. J. Maruska y W. T. Rumph. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, Mexico. *Bull. Southern California Acad.Sci.* 80(3):112-125.
- Briggs, F. 1984. Two new genes discovered in recently imported stock of *Ambystoma mexicanum*. *Axolotl Newsletter* No. 13, Publicación periódica de la Universidad de Indiana.
- Canabal, C. 1991. *Rescate de Xochimilco*. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco.
- Casas Andreu, G. y C. McCoy. 1987. *Anfibios y reptiles de México*, Limusa, México.
- Ceballos, G. 1993. *Especies en peligro de extinción*. Ciencias, No. especial 7, mayo de 1993.
- Comité de la Unión Internacional de Nomenclatura Bioquímica. 1984. *Enzyme nomenclature, 1984*. Academic Press, Orlando, Florida. 646 pp.
- Cooper, G. M., J. B. Armstrong y S. Gottlob-McHugh. 1985. Allelic isozyme variants in the Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*) as potential markers for developmental experiments. *Dev. Genet.* 5: 73-82.
- Cuvier, G. 1811. Recherches anatomiques sur les reptiles regardés encore comme douteux par les naturalistes: faites a l'occasion de l'axolotl, rapporté par M. de Humboldt du Mexique, en Humboldt y Bonpland, *Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparée*, Schoell et Dufour, Paris, 1811 (tomo I, pp. 93-126 + 2 ill. en XII y XIV, de la segunda parte del *Voyage de Humboldt y Bonpland*, Paris, 1805-1834).
- Duméril, A. 1865. "Reproduction, dans la Ménagerie des Reptiles au Muséum d'Histoire Naturelle, des Axolotls, Batraciens urodèles à branchies persistantes, de México (*Siredon Mexicanus*, vel. *Humboldtii*), qui n'avaient encore jamais été vues vivants en Europe", *Comptes Rendus d l'Academie des Sciences*, 60, pp. 765-67, Paris.
- Eguiarte, L. E. 1990. *Genética de poblaciones de *Astrocarum mexicanum* Liebm.* en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de doctorado. Centro de Ecología/ UACPyP, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Ehrlich, P. R. y E. O. Wilson. 1991. Biodiversity Studies: Science and Policy. Science, Vol. 253, pp. 758-761.
- Falconer, D. S. 1981. An introduction to quantitative genetics. 2nd ed. London: Longmans.
- Flores Villela, O. A. 1978. Contribución al conocimiento de los anfibios y reptiles de importancia económica. En: Memorias del II Congr. Nal. Zool., Monterrey, 1: 343-356.
- Flores Villela, O. A. 1993. Herpetofauna Mexicana. Carnegie Museum of Natural History Special Publication. No. 17, pp. i-iv, 1-73.
- Gama, V. 1920. Memoria para la carta del Valle de Mexico. Secretaría de Guerra y Marina. Poder Ejecutivo Federal. Departamento de Aprovisionamientos Generales. Mexico.
- Gómez Aguirre, S. y V. Arenas Fuentes. 1987. Contribuciones en Hidrobiología, Ed. UNAM.
- Gottlieb, L. D. 1973. Genetic differentiation, sympatric speciation and the origin of a diploid species of *Stephanomeria*. Amer. J. Bot. 60:545-553.
- Gould, D. J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Hale, W. G. y J. P. Margham. 1991. The Harper Collins Dictionary of Biology, New York.
- Harris, H. y D. A. Hopkinson. 1976. A handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North-Holland Publishing Co. Amsterdam.
- Hernández, F. 1648. Rerum medicarum novae hispaniae thesaurus seu plantarum animalium mineralium mexicanorum historia. Rome, Mascardi. 950, 90 pp., ill.
- Herrera, Alfonso L. 1899. "El ajolote sufre la metamorfosis general en la clase de los batracios, por aumento de nutrición y no por cambio de medio", *La Naturaleza*, 2a. serie, 3, pp. 367-376.
- Holomuzki, J. R. y J. P. Collins. 1987. Trophic dynamics of a top predator, *Ambystoma tigrinum nebulosum* (Caudata: Ambystomatidae) in a lentic community. *Copeia* 1987 (4) pp. 949-957.
- Home, E. 1824. An account of the organs of generation of the Mexican *Proteus*, called by the natives axolotl. Phil. Trans. R. Soc., 114: 419-423, pls. 21-23.

- Howard, J. H. y R. L. Wallace. 1981. Microgeographical variation of electrophoretic loci in populations of *Ambystoma macrodactylum colombianum* (Caudata: Ambystomatidae). *Copeia* 1981: 466-471.
- Humphrey, R. R. 1945. Sex determination in Ambystomid salamanders. *Am.J.Anat.* 76: 33-66.
- Hurlbert, S. H. 1969. The breeding migrations and interhabitat wandering of the vermilion-spotted newt *Notophtalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecol. Monogr.* 39:465-488.
- Husting, E. L. 1965. Survival and breeding structure in a population of *Ambystoma maculatum*. *Copeia* 3: 352-362.
- Johnson, F. M., C. G. Kanapi, R. H. Richardson, M. R. Wheeler y W. S. Stone. 1966. An analysis of polymorphisms among the isozyme loci in dark and light *Drosophila annanassae* strains from American and Western Samoa, Proceedings of the National Academy of Sciences 56:119-125.
- Kennedy, P. K., M. L. Kennedy y M. H. Smith. 1985. Microgeographic genetic organization of populations of largemouth bass and two other species in a reservoir. *Copeia* 1985: 118-125.
- Lazcano-Barrero, M. A. et al. 1986. Estudio y conservación de los anfibios y reptiles de México: una propuesta. *Inst. Nal. Inv. Rec. Bióticos. Cuad. Divulg.* (25): 1-53.
- Leberg, P. L. 1990. Genetic considerations in the design of introduction programs. *Trans. North Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.* 55:609-619.
- Leberg, P. 1992. Effects of population bottlenecks on genetic diversity as measured by allozyme electrophoresis. *Evolution* 46 (2), 1992, 477-494.
- Lewontin, R. C., y Hubby, J. L. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*, *Genetics* 54, 577-594.
- Lewontin, R. C. y Hubby, J. L. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Genetics* 54, 595-609.
- Lofts, B. 1974. Reproduction. In *Physiology of the Amphibia*, Vol. 2 (B. Lofts, ed.). Academic Press, New York, pp. 107-218.

- Ludlow-Wiechers, J. 1991. Los Sondeos de Opinión y la Construcción de Modelos Económicos. Ed. Limusa, México, D. F.
- Malacinski, G. M. 1978. The Mexican axolotl, *Ambystoma mexicanum*: its biology and developmental genetics, and its autonomous cell-lethal genes. Amer. Zool., 18: 195-205.
- Malacinski, G. M. 1988. Developmental Genetics of Higher Organisms. Macmillan Publ. N. York.
- Martínez, A. 1995. Análisis comparativo de las peptidasas en dos poblaciones del anfibio *Ambystoma mexicanum* (Caudata: Ambystomatidae) en cautiverio y en condiciones naturales. Informe final de servicio social, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco.
- May, R. M. 1988. How many species are there on earth?, Science 241, pp. 1441-1449.
- Mc Clenaghan, L. R., Jr., J. Berger y H. D. Truesdale. 1990. Founding lineages and genic variability in plains bison (*Bison bison*) from Badlands National Park, South Dakota, Cons. Biol. 4:285-289.
- McCommas, S. A. y E. H. Bryant. 1990. Loss of electrophoretic variation in serially bottlenecked populations. Heredity 64: 315-321.
- Merkle, D. A., S. I. Guttman y M. A. Nickerson. 1977. Genetic uniformity throughout the range of the hellbender *Cryptobranchus alleganiensis*. Copeia 1977:549-553.
- Mettler, L. E., Gregg T. G. y H. E. Schaffer. 1988. Population Genetics and Evolution. Second Edition. Prentice-Hall, Inc. pp.325, ilustr.
- Nei, M., T. Maruyama y R. Chakraborty. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. Evolution 29: 1-10.
- Nerenberg, S. T. 1966. Electrophoresis. A Practical Laboratory Manual. F. A. Davis Company. Philadelphia.
- Nevo, E. 1978. Genetic variation in natural populations: Patterns and Theory. Theoretical Population Biology 13, 121-177.
- Nevo, E., A. Beiles y R. Ben-Shlomo. 1984. The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates. Lecture Notes in Biomathematics 53:13-213.

Nevo, E., y A. Beiles. 1991. Genetic diversity and ecological heterogeneity in amphibian evolution. *Copeia*, 1991(3), pp.565-592.

O'Brien, S. J., M. E. Roelke, L. Marker, A. Newman, C. A. Winkler, D. Meltzer, L. Colly, J. F. Evermann, M. Bush y D. E. Wildt. 1983. The cheetah is depauperate in genetic variation. *Science* 221: 459-462.

Orr, R. T. 1982. *Vertebrate biology*. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.

Pavlick, F. 1977. Variability and inheritance of isozyme patterns in the Mexican axolotl. MSc Thesis, University of Texas, Houston.

Pechmann, J. H. K, et al. 1991. Declining Amphibian Populations: The Problem of Separating Human Impacts from Natural Fluctuations. *Science*, Vol. 253, pp. 892-895.

Pérez Rodríguez, R., A. Malpica y J. Balderas. 1989. Sedimentología y fauna bentónica (Presa Atlangatepec, Tlax.), Cuadernos CBS 21, Universidad Autónoma Metropolitana, Xochimilco, México.

Poole, R. W. 1978. *An Introduction to Quantitative Ecology*, McGraw Hill, N. York.

Porter, K. R. 1972. *Herpetology*. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.

Prakash, S., R. C. Lewontin y J. L. Hubby. 1969. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal, and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Genetics* 61:841-858.

Rabinovich, J. E. 1980. *Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales*. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, México, D. F.

Ralls, K. y J. D. Ballou. 1983. Extinction: lessons from zoos. Pp. 164-184 en C. M. Schonewald-Cox, S. M. Chambers, B. MacBryde y L. Thomas, eds., *Genetics and Conservation: A reference for managing wild animal and plant populations*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif.

Ramírez-Pulido, J. y C. Müdspacher. 1987. Estado actual y perspectivas del conocimiento de los mamíferos de México. *Ciencia* 38: 49-67.

Richardson, B. J., P. R. Baverstock y M. Adams. 1986. *Allozyme electrophoresis, a handbook for animal systematics and population studies*. Academic Press, Inc. San Diego, Calif.

- Reilly, S. M. y R. A. Brandon. 1994. Partial paedomorphosis in the Mexican stream ambystomatids and the taxonomic status of the genus *Rhyacosiiredon* Dunn. *Copeia* 1994 (3), pp. 656-662.
- Rojas, T. 1985. La cosecha del agua en la cuenca de México. Cuadernos de la Casa Chata 116. SEP.
- Roldán, I. y Bojórquez, L. 1995. Descripción cuantitativa de los cambios del área lacustre en el sur de la Cuenca de México. Ponencia presentada en el Primer Seminario Internacional de Investigadores de Xochimilco, Tomo I, pp. 260-270.
- Sahagún, Bernardino de Fr. (1569). Historia general de las cosas de Nueva España. Ed. Angel Ma. Garibay K. Porrúa, México, 1975. 1093 pp. ("Sepan Cuántos...", 300).
- Selander, R. K., M. H. Smith, S. H. Yang y W. E. Johnson. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse *Peromyscus polionotus*. *Stud. Genet. VI: Univ. Texas Publ.* 7103:49-90.
- Selander, R. K., M. H. Smith, S. H. Yang, W. E. Johnson y J. B. Gentry. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. II. Genic heterozygosity and genetic similarity among populations of the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in Genetics VI, Univ. Texas Publ.* 7103: 49-90.
- Selander, R. K. y W. E. Johnson. 1973. Genetic variation among vertebrate species. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 4, pp. 75-91.
- Selander, R. K. y D. Kaufman. 1973. Genic variability and strategies of adaptation in animals. *Proc. Nat. Acad. of Sci. EUA*. Vol. 70, No. 6, pp. 1875-1877.
- Selander, R. K. y B. R. Levin. 1980. Genetic diversity and structure in *Escherichia coli* populations. *Science* 210: 545-547.
- Selander, R. K., D. A. Caugant y T. S. Whittam. 1987. Genetic structure and variation in natural populations of *Escherichia coli*. pp. 1625-1648 en: *Escherichia coli* and *Salmonella typhimurium* cellular and molecular biology, Vol. 2. F. C. Neidhart et al., (eds.). American Society for Microbiology, Washington, D. C.
- Semlitsch, R. D. 1983. Structure and dynamics of two breeding populations of the eastern tiger salamander *Ambystoma tigrinum*. *Copeia*, 3: 608-616.

Semlitsch, R. D. 1981. Terrestrial activity and summer home range of the mole salamander (*Ambystoma talpoideum*). Canadian Journal of Zoology 59:315-322.

Shaffer, H. B. 1983. Biosystematics of *Ambystoma rosaceum* and *A. tigrinum* in Northwestern Mexico. Copeia, 1983 (1), pp. 67-78.

Shaffer, H. B. 1984. Evolution in a paedomorphic lineage. I. An electrophoretic analysis of the Mexican ambystomatid salamanders. Evolution 38:1194-1206.

Shaffer, H. B. 1989. Natural history, ecology and evolution of the mexican "axolotls". Axolotl Newsletter No. 18: 5-11, Publicación periódica de la Universidad de Indiana.

Shaffer, H. B. y F. Breden. 1989. The relationship between allozyme variation and life history: Non-transforming salamanders are less variable. Copeia 1989:1016-1023.

Shaffer, H. B., J. M. Clark y F. Kraus. 1991. When molecules and morphology clash: A phylogenetic analysis of the North American ambystomatid salamanders (Caudata: Ambystomatidae). Syst. Zool. 40(3):284-303.

Shaffer, H. B. 1993. Phylogenetics of model organisms: the laboratory axolotl, *Ambystoma mexicanum*. Syst. Zool. 42(4):508-522.

Shaw, G. 1798. *Gyrinus mexicanus* Shaw. En Shaw, *Naturalist's Miscellany* 9:343-344.

Shoop, C. R. 1965. Orientation of *Ambystoma maculatum*: movement to and from breeding ponds. Science 149: 558-559.

Sinsch, U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. Ethology, Ecology & Evolution 2: 65-79.

Smith, H. M. y R. B. Smith. 1971. Synopsis of the Herpetofauna of Mexico. Volume II: Analysis of the Literature Exclusive of the Mexican Axolotl. Eric Lundberg, Augusta, West Virginia, 367 pp.

Smith, H. M. 1989. Discovery of the axolotl and its early history in biological research. En: Developmental Biology of the Axolotl (Eds. J. B. Armstrong y G. Malacinski) Oxford Univ. Press, N. York.

Sokal, R. R. y J. F. Rohlf. 1969. Biometry. W. H. Freeman, San Francisco, Calif.

Sprules, W. G. 1974. The adaptive significance of paedogenesis in North American species of *Ambystoma* (Amphibia: Caudata): an hypothesis. *Can. J. Zool.* 52:393-400.

Stamps, J. A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. Págs. 169-204 en R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener, editores. *Lizard ecology: Studies of a model organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Swofford, D. L. y R. K. Selander. 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* 72:282-283.

Twitty, V. C. 1959. Migration and speciation in newts. *Science* 130:1735-1743.

Uribe, M. C. A., G. Gómez Ríos y R. A. Brandon. 1994. Spermatogenesis in the Urodele *Ambystoma dumerilii*. *Journal of Morphology* 222: 287-299.

Vaughan, T. A. 1986. *Mammology*. W. B. Saunders, New York.

Velasco, José M. 1879. Descripción, metamorfosis y costumbres de una especie nueva del género *Siredon* encontrada en el lago de Santa Isabel, cerca de la villa de Guadalupe Hidalgo, Valle de México. *La Naturaleza*, 1a. serie, vol. 4, pp. 209-233.

Vergara, G. 1990. Contribución al estudio histológico del aparato reproductor masculino del anfibio urodele *Ambystoma mexicanum*. Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias.

Ward, R. D., D. O. F. Skibinski y M. Woodwark. 1992. Protein heterozygosity, protein structure and taxonomic differentiation. *Evol. Biol.* 26: 73-159.

Wake, D. B. 1991. Declining amphibian populations. *Science*, Vol. 253:860.

Watson, C. 1986. The state of the colony at the end of 1985. *Axolotl Newsletter* No. 15, pp. 3-6.

Weismann, A. 1880. Transformación del ajolote mexicano en *Amblystoma* por el Señor Doctor Augusto Weismann. Traducido del Annual Report Smithsonian Inst., 1877, por el Sr. Miguel Pérez. *La Naturaleza*, 5(2): 31-42; 5(3): 43-57.

Webster, T. P., Selander, R. K. y S. Y. Yang. 1972. Genetic variability and similarity in the *Anolis* lizards of Bimini. *Evolution* 26:523-535.

Wildt, D. E., M. Bush, K. L. Goodrowe, C. Packer, A. E. Pusey, J. L. Brown, P. Joslin y S. J. O'Brien. 1987. Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations. *Nature* 329: 328-331.

Wright, S. 1977. The origin of the F-statistics for describing the genetic aspects of population structure. En: *Genetic Structure of Populations*, ed. Morton, Univ. Press of Hawaii.

Ximénez, F. 1615. *Quatro Libros de la Naturaleza, y virtudes de las plantas, y Animales que están recevidos en el uso de Medecina en la Nueva España, y la método, y corrección, y preparación, que para administrallas se requiere con lo que el Doctor Francisco Hernández escribió en lengua latina.* México. 203 pp.