

Descripción del cráneo de cuatro variedades de Ambystoma mexicanum: negroide, amelanístico, silvestre y albino a través de la técnica de diafanización.

Díaz Pérez Ángel Daniel¹, Sánchez Fabila Gabriela^{1*}, Moreno Colín Roberto¹, Correa Sánchez Felipe², Arias Balderas Sandra Fabiola³ y Rivera Velázquez Raúl².

¹. Laboratorio de Anatomía de Vertebrados y Educación Científica, LAVEC, Morfofisiología Animal Comparada, ². Vivario de la FES Iztacala, UNAM, ³. Laboratorio de Zoología FES Iztacala, UNAM. FES Iztacala, UNAM. Av. De los Barrios #1 Los reyes Iztacala, Tlalnepantla Edo de México cp 54090. *Contacto: gsfabila@gmail.com

RESUMEN

Se realizó la descripción anatómica del cráneo de *Ambystoma mexicanum* en sus diferentes regiones condrocáneo, dermatocráneo y esplancocráneo, evidenciando cuales son las estructuras del cráneo osificadas y cuales cartilaginosas, así como su posición para conformar el cráneo. Posteriormente se compararon las similitudes y diferencias entre cuatro variedades de esta especie a través de la técnica de diafanización; tomando sus medidas morfométricas y encontrando que la mayor cantidad de diferencias entre las variedades fue entre los albinos y los amelanísticos.

Palabras clave: *Ambystoma mexicanum*, cráneo, diafanización, osificación.

ABSTRACTS

The anatomical description of the Mexican *Ambystoma* skull was made in its different regions chondrocranium, dermatocranium and splanchnocranium, showing which are the ossified structures of the skull and which are cartilaginous, as well as how they are positioned to form the skull; later the similarities and differences between four varieties of this species were compared; all through the diaphanization technique; taking their morphometric measurements and finding that the greatest number of differences between the varieties was between the albinos and the amelanistics.

Keywords: *Ambystoma mexicanum*, skull, diaphanization, ossification.

INTRODUCCION.

Las características morfológicas craneales han desempeñado una parte fundamental en la descripción y clasificación de urodelos (Keith, 1991; Atkins, 2020; Smirnov, 2020; Ishikawa et al. 2022), aunque se conoce poco sobre estudios relacionados a la descripción entre variedades de una misma especie, en este caso *A. mexicanum*. Por lo que en este estudio se empleará la técnica de diafanización para describir las características craneales de cuatro variedades de este organismo.

El cráneo de los urodelos se presenta como una estructura compacta, que recuerda en gran medida al cráneo primitivo de los primeros anfibios, el cráneo presenta una notoria reducción, transformándose en un conjunto de “barras óseas”. El aparato hiobranquial yace en el piso de la boca, entre la cintura escapular y la mandíbula, y está compuesto por elementos óseos y cartilagosos. Es el apoyo de la musculatura mandibular, branquial y de la lengua. Esta estructura es compartida por los aparatos digestivo y respiratorio (García, et al. 2004).

Ambystoma mexicanum

Conocido comúnmente como ajolote, es un anfibio, endémico de la zona lacustre de Xochimilco y Chalco-Tláhuac, en la ciudad de México; con la capacidad de conservar sus características larvarias aun cuando madure sexualmente (Molina, 2010), tiene como ventajas para su estudio, su adaptabilidad a cambios del medio, además de su abundancia en cautividad (Humphrey, 1975).



Figura. 1. Cuatro variedades en pigmentación del *Ambystoma mexicanum*: A) negroide B) amelanístico, C) silvestre, D) albino. Imágenes propias.

Fenotípicamente presenta cuatro variedades (Fig. 1), que se distinguen por sus coloraciones en la piel: 1) silvestre (azul verdoso), 2) negroide, 3) amelanístico o melanoide (rosado) y 4) albina (Porter, 1972).

El objetivo del presente trabajo es realizar una descripción comparativa del cráneo de las cuatro variedades de *Ambystoma mexicanum*, a través de la técnica de diafanización.

METODOLOGÍA

Se obtuvieron 47 organismos adultos neoténicos del ajolotario de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, fijados en formol al 4%. se registraron sus medidas morfométricas, para posteriormente proceder con la evisceración y el retiro de la piel.

Se sometieron a un tren de alcohol etílico ascendente (20%, 40%, 60%, 80%, 90% y 96%), 24 horas en cada uno; una vez pasado este tren se colocaron en una solución de azul de alcian, para posteriormente rehidratarlos en un tren de alcohol etílico descendente (96%, 90%, 80%, 60%, 40%, 20%), 24 horas en cada uno; Posteriormente se cambiaron a una solución de rojo de alizarina al 0.1% para después sumergirlos en una solución de KOH al 4%; dependiendo de las características de cada organismo en el proceso de diafanización, se pasaron a un tren ascendente de glicerina (20%, 40%, 60%, 80%, 90% y 100%), 24 horas en cada uno. Hasta que quedan completamente diafanizados (Gersenowies-Sánchez, 2009). Una vez terminado el proceso de diafanización se comenzó a hacer la observación, descripción y comparación de los cráneos, utilizando un microscopio estereoscópico, obteniendo los siguientes resultados.

Con las medidas morfométricas se aplicó una prueba de t de Student y un Análisis de Varianza (ANOVA) de un factor con el fin de determinar si estadísticamente hay diferencia en la longitud del cráneo, su anchura y el diámetro ocular de hembras y machos por variedad, así como de las cuatro variedades descritas: albina, negroide, silvestre y amelanística utilizando Excel de Microsoft de Windows. El nivel de significancia para t de Student y ANOVA de un factor de $\alpha=0.05$

RESULTADOS

De acuerdo a los cráneos observados, se registraron leves diferencias en las cuatro variedades de *Ambystoma mexicanum* que se describirán posteriormente. La descripción general del cráneo se realizó del esplanocráneo (mandíbula inferior), dermatocráneo y el condrocráneo (bóveda craneana), en posición dorsal y posteriormente en posición ventral.

Vista dorsal

Las principales unidades funcionales de la cabeza de los anfibios son: el cráneo, la mandíbula inferior, hueso hioides y aparato branquial. El cráneo se observó teñido casi en su totalidad de rojo lo cual evidencia el grado de osificación de este, observándose los huesos, pre-maxilar, maxilar, nasal, frontal, pre-frontal, parietal, escamoso, todos están pareados (Fig. 2).

El pterigoideo, hueso escamoso, maxilar, también posee una apófisis odontoides en el atlas que hace tope con la fusión del opistoótico y exoccipital; y la espina neural del atlas teñida de azul indicando que es cartilaginosa (Fig. 3). La articulación del cráneo con la columna

vertebral presenta diferencia entre variedades. En la vista frontal se puede distinguir, el dentario, maxilar, nasales y mandibular completamente osificados (Brandon, 1989).

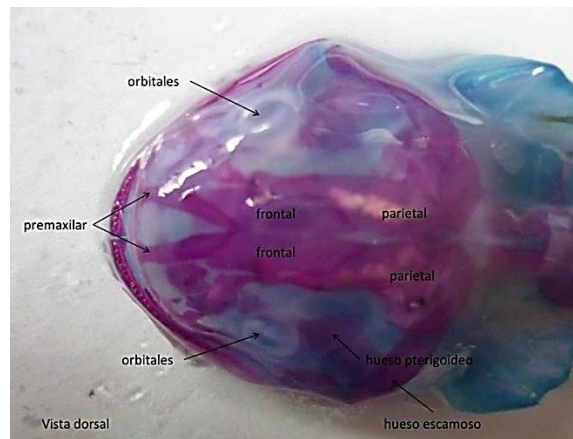


Figura 2.- Vista dorsal del cráneo de ajolote teñido con rojo de alizarina el cual presenta las estructuras óseas pareadas.

La superficie dorsal de los frontales y parietales es plana, o incluso ligeramente cóncava como se ve la figura 4, y mientras ambos son huesos relativamente robustos se puede observar a través de ellos la parte dorsal del cerebro, incluso en el adulto. El premaxilar y maxilar no están rígidamente unidos a los huesos adyacentes (Fig. 4).

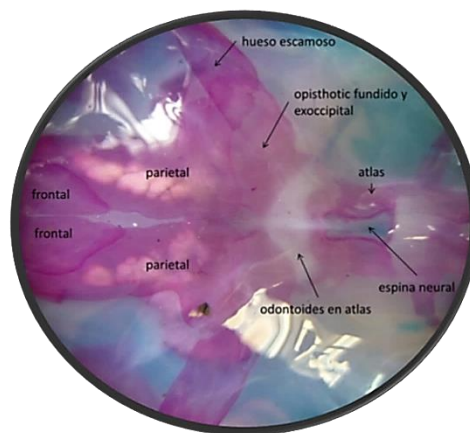


Figura 3. Vista dorsal, de la unión del cráneo y la columna vertebral, donde se aprecia la fusión del opistoótico y exoccipital, odontoides en atlas a 10X.

El sistema masticador en esta familia de urodelos, es extremadamente único pues no se compone de dos huesos, uno superior y otro inferior que corren de izquierda a derecha por todo el hocico, sino que está compuesto por diversos huesos pareados colocados bilateralmente (Fig. 5), los cuales son: premaxilares, maxilares, pterigoides, squamosales, dentario y por un primer frente de diminutos huesos seguido por otra línea posterior de dientes a ésta, con las mismas características.

Los pre-maxilares o intermaxilares (Funk, 1827; Bolckay 1928) son pareados i se distinguen tres regiones en cada hueso que, según Stadtmüller (1924), surgieron a partir de tres

osificaciones distintas. Estos son: (a) los pars dorsalis (o prenasalis) que asciende por encima del lado dorsal de la cápsula nasal y termina en un proceso agudo delgado que en cierta medida se superpone al nasal y frontal, (b) Los pars dentalis (corpus), forman el borde anterior de la mandíbula y los dientes superiores, están formados por la fusión de alvéolos dentales. c) Los pars palatinalis, son una estrecha pero fuerte barra de hueso que ayuda a formar el paladar óseo. Según Stadtmüller (1924), surge en cierta medida por la fusión de alvéolos dentales y en parte como una osificación directa separada de la membrana; se observa una osificación del pars dentalis diferente de la pars dorsalis, por ser la primera más gruesa y más densa, la cual señala el lugar donde comenzó la osificación durante las primeras etapas de desarrollo (Fig. 6).

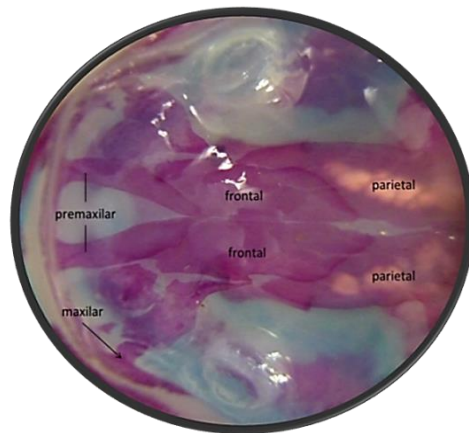


Figura 4. se observa la imbricación del premaxilar, frontal y parietal a 10X.

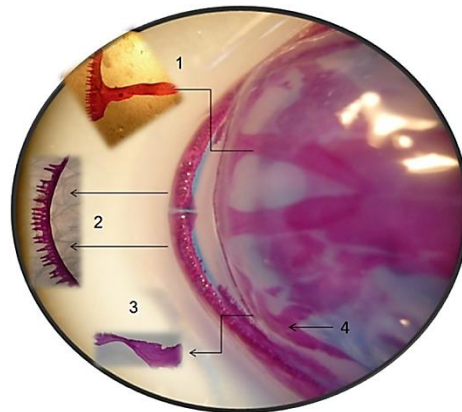


Figura 5. Vista dorsal del aparato masticador; 1: Premaxilar, 2: Dentario dividido, 3: pterigoides, 4 maxilar (10X).

Los maxilares completan el arco de la mandíbula superior y envuelven el borde latero-ventral de la cápsula nasal cartilaginosa como un canalón, su extremo anterior es romo en su unión con el premaxilar, tiene una ligera curvatura en su posición dorsal.

En la porción central dorsoanterior lleva un proceso aplanado y ancho que se proyecta ventralmente sin terminar en punta, y no se une con ningún otro elemento. Al igual que los pre-maxilares, cada hueso tiene tres partes: (a) Los pars facialis (algunos organismos

carecen de ella) bordean el margen postero-lateral de la abertura nasal externa y cubre el lado antero-lateral de la cara. Dorsalmente se extiende en el borde del nasal, y ventralmente se fusiona con (b) los pars dentalis que, como parte del pre-maxilar, surge por la fusión de las cuencas de los dientes. Los dientes sólo se extienden hacia atrás aproximadamente a nivel de la parte anterior del margen de la fenestra óptica y (c) los pars palatinalis, corresponden íntegramente con la porción del pre-maxilar y el lado mesial, que se encuentra con el pre-vómer. El maxilar se extiende a nivel de la parte posterior de la fenestra óptica. La porción posterior se encuentra lateral, y ligeramente caudal, a la porción anterior del pterygoideo, y es unido a la lateral del suspensorium por un par de ligamentos yugales (Fig. 7).

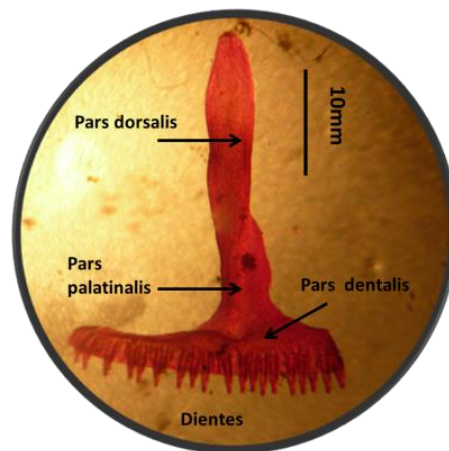


Figura 6. Premaxilar derecho teñido con rojo de alizarina en vista ventral.

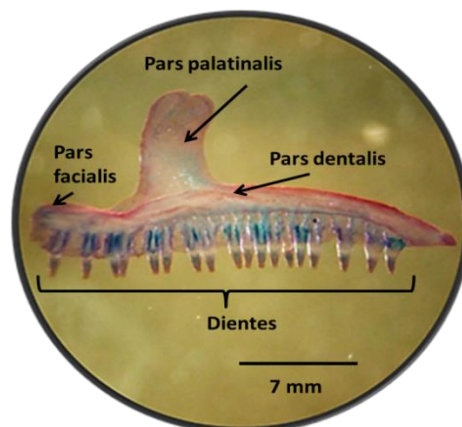


Figura 7.- Maxilar izquierdo teñido con azul de alcian y rojo de alizarina en vista ventral a 30X

El dentario es diferente al de otras especies pues no es un solo hueso sino, que se encuentra dividido en su parte central en dos huesos completamente separados, los cuales, presentan una osificación del tipo endocondrial. También presentan dos líneas de dentición desde la parte media hasta la apófisis, seguida por el otro dentario, en donde la primera es de mayor longitud que la segunda, lo cual, le permite perforar, retener y en casos específicos desgarrar a sus presas. (Fig. 8).

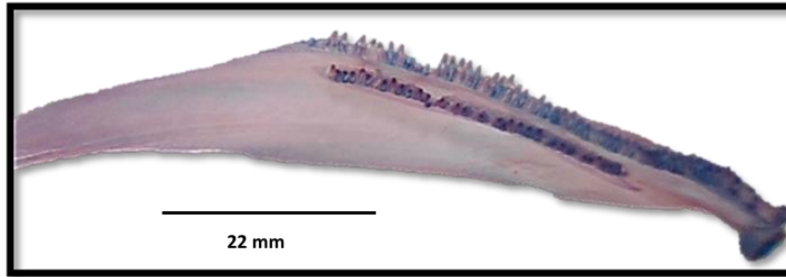


Figura 8. Dentario derecho teñido con rojo de alizarina y azul de alcian en vista ventral a 15X.

Presentan homodoncia, la cual significa que todos sus dientes son iguales. Se aprecia que estos dientes son del tipo hipsodonto, ya que no es visible apreciar la raíz y la corona, dando la apariencia que la corona estuviera fusionada a la base del hueso correspondiente (Fig. 9), sin embargo, cada uno de los dientes presenta un plegamiento hacia la cara interna del mismo, este plegamiento representa su raíz.

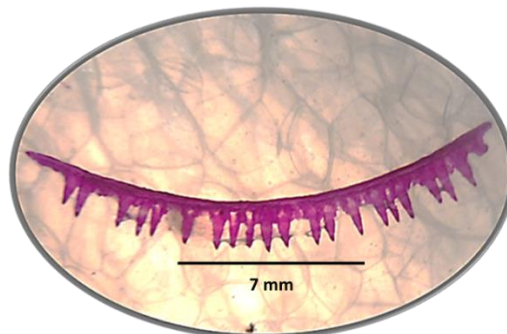


Figura 9. Línea secundaria de dientes pertenecientes al dentario en vista lateral observado a 26X.

Los dientes presentan dos procesos de osificación paralelos del tipo endocondrial, uno corresponde a la corona (parte superior del diente) y el segundo a la raíz (parte inferior del diente), separados por una línea media transparente a lo largo de la dentición. De acuerdo con lo descrito anteriormente sus dientes son del tipo braquiodontos según su crecimiento, ya que se reconocen corona y raíz gracias a los procesos de osificación. Después de formado, no crece más y el desgaste rebaja la corona progresivamente o incluso se llega a romper observando solo la raíz (Fig. 10).

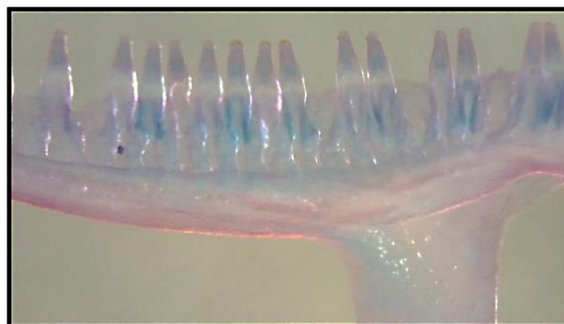


Figura 10. Proceso de osificación de los dientes que se presenta en todo el aparato masticador. Foto tomada del maxilar izquierdo en vista ventral e invertida a 40X.

Los pterigoideos son un par de huesos más o menos en forma de reja de arado que invierten los cartílagos pterigoideos del cráneo primario, estos se extienden en una ranura en la superficie dorsal de cada inversión de hueso. El Pterigoides es también un hueso plano, con forma triangular, con la apófisis pterigoidea dirigida hacia el extremo anterior del cráneo. El extremo posterior del hueso se encuentra bajo el cuadrado, y se extiende lateralmente casi a la articulación de la mandíbula y medialmente sobre el proceso basal. El hueso forma el margen posterior de la órbita (Fig. 11).

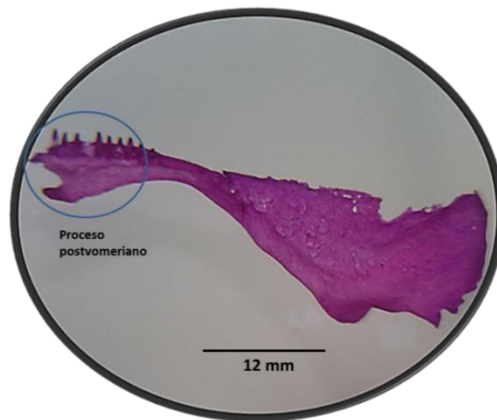


Figura 11. Pterigoideo teñido con rojo de alizarina en vista infra-dorsal

Los pterigoideos se unen al cuadrado a través del cartílago de los procesos que cubre, quedando el palatopterigoides entre la parte interna del cuadrado y el proceso occipital formando una articulación fija (Fig. 12).

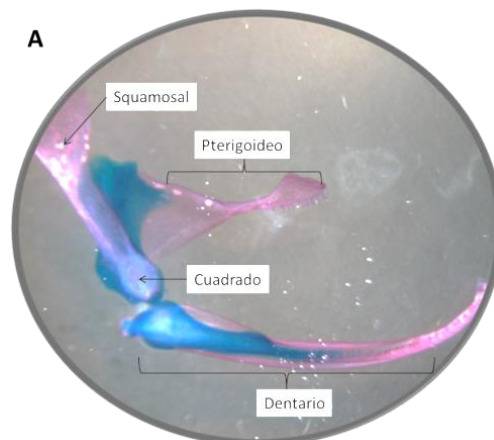


Figura 12. Vista lateral de las estructuras presentes en la zona articular de la mandíbula, observada a 16X.

Los squamosales o escamosos pertenecen al aparato suspensor de la mandíbula, son alargados y se encuentran a cada lado del cráneo, están pareados y son cercanos al lado dorsal de los cuadrados, a los que se vuelven estrechamente fijos (Fig. 12). Cada squamosal se proyecta dorso-ventralmente y se extiende desde la articulación quadrato-mandibular a lo largo del proceso ótico del palato-cuadrado y se fusiona más o menos con el hueso

periótico por encima del canal horizontal, cubriendo la porción dorso-lateral externa de las cápsulas óticas, sin llegar a unirse (Fig. 13).

El articular se une con el cuadrado, y forma la suspensión mandibular. Este se forma por osificación endocondrial de la porción posterolateral exterior del cartílago de Meckel, la cual es más evidente en la porción caudoventral del elemento termina en punta. El cartílago de Meckel forma la barra cartilaginosa interna que soporta todos los elementos de la mandíbula y la articulación con el cuadrado. El articular presenta en su porción dorsooccipital el proceso coronoide, el cual es una elevación amplia a manera de cúspide que asciende desde la porción central terminando en punta en su porción anterior (Fig. 13).

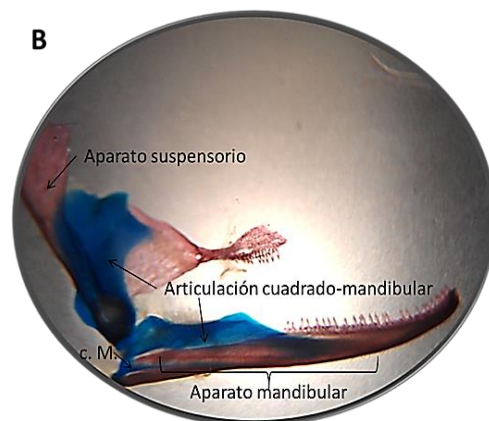


Figura 13. Vista lateral de los principales componentes funcionales en la zona mandibular.

Obsérvese el arreglo que presenta la articulación cuadrado-mandibular y el cartílago de Meckel (c. M.), los cuales unen y dan soporte a los aparatos suspensorio y mandibular, observada a 16X.

Los nasales son huesos pareados de forma irregular que sirven como techo sobre la parte mesial de las cápsulas nasales. Su borde curvado antero-lateral rodea la frontera mesial de la abertura exterior nasal. Se encuentran localizados entre los premaxilares y maxilares, mesialmente se superponen, a los bordes antero-lateral de los frontales y los pre-nasales de los pre-maxilares; mientras que posteriormente, colindan con los pre-frontales y lateralmente se acercan a los bordes de las partes faciales de los maxilares, ligeramente cubiertos por ellos. Los nasales están en posición lateral y son ampliamente separados uno de otro en la línea media (Figs., 14 A y B). Ellos son perforados por un número variable de foramina para el paso de las últimas ramas del nervio mesial olfativo.

Los pre-frontales son también pareados y se producen en cada lado del cráneo inmediatamente anterior a la órbita. Son de forma arriñonada y pequeños. Sus bordes anteriores están cubiertos por los nasales, que recubren los bordes de los frontales, mientras lateralmente están dirigidos por debajo de los bordes dorsales del facial.

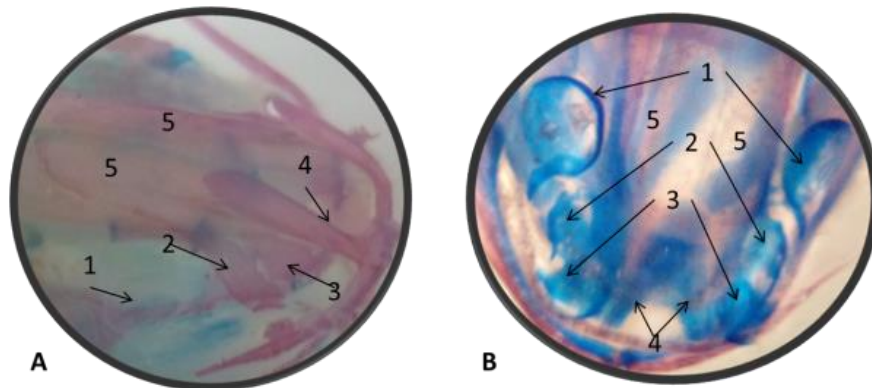


Figura 14. A, B. Se muestra una comparativa de los nasales, así como, de las estructuras que los rodean, osificadas (teñidos con rojo de alizarina) y cartilagosas (teñidos con azul de alcian) respectivamente. 1.- orbita ocular, 2.- maxilar, 3.- nasal, 4.- pre- maxilar y 5.- frontal.

El borde posterior del pre-frontal es libre formando un reborde óseo en la frontera anterodorsal de la órbita. El ducto naso-lagrimal entra en un agujero en el ángulo posterolateral del hueso, y pasa por debajo de ella; los frontales y parietales forman el techo del cráneo y permanecen separados durante toda la vida. Son planos, alargados en forma ovalada con bordes irregulares ornamentados y en su extremo latero-posterior presenta una apófisis aguda y se encuentran imbricados a los premaxilares, que son grandes y se extienden hacia adelante del marco del prenasal y los procesos del pre-maxilar. Mientras que sus bordes antero-laterales, tienen cierta distancia con la base de las nasales y bordes de los pre-frontales. El borde lateral de cada frontal gira hacia la parte ventral y está cercano al órbitoesfenoidal; posteriormente, los frontales solapan los bordes anteriores de los parietales. La sutura sagital es irregular.

El parietal es un hueso plano, en su parte anterior que se imbrica con el frontal, unido a este por suturas mientras que el resto es cóncavo. Lo rodean el escamoso, el orbitosfenoide y el frontal formando un romboide alargado con un proceso aplanado amplio. En su parte posterior los márgenes occipitales del corpus se yuxtaponen con la porción medial de las capsulas óticas. Tanto los parietales como los frontales no se conectan con sus homólogos. La cápsula ótica posee una forma cúbica irregular alargada. En posición occipital existe un puente cartilaginoso que une ambas cápsulas por la porción dorsal a la altura del tectum synoticum: la mitad anterior no es afín con las tinciones utilizadas. La primera osificación que se presenta a la altura de la cápsula está en posición posterior, y va desde la mitad de la pared del neurocráneo hasta donde termina la fontanela frontoparietal; éste pertenece al proótico; la segunda osificación corre hacia el margen occipital, y es parte del opistoótico. La tercera osificación es la del cóndilo occipital que rodea a esta altura al foramen magnum y que corresponde al exoccipital. Los tres elementos se encuentran fusionados, y de todos, la cápsula del opistoótico es la que ocupa mayor espacio.

La columnela se encuentra en la fenestra ovalis que es de mayor tamaño y está cubierta por el opérculo cartilaginoso sobre todo en su porción occipital, el cual tiene forma de media luna.

En vista dorsal, se aprecia el punto de unión entre ambas cápsulas, dado por una placa con el borde ligeramente ondulado, del cual sobresalen las alas de la región ventral. En la parte posterior de la estructura hay hasta cinco procesos a manera de láminas unidos con la placa basal, y en la cara occipital hay un cóndilo por cápsula en donde se articula el atlas. La cápsula tiene la crista paraótica (Fig. 15).

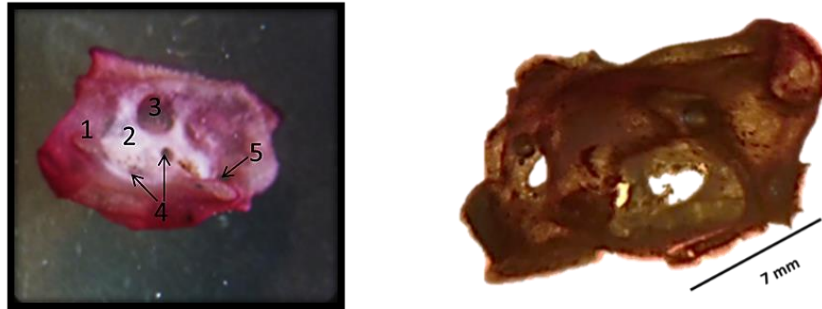


Figura 15. Vista lateral de la cápsula ótica. 1: crista paraotica, 2: fenestra ovalis, 3: fenestra perilinfáticas, 4: foramina acústica, 5: fenestra rotunda.

En la cara interna de la bóveda craneana, hay un parasfenoide medio no pareado adyacente al basioccipital, este último es pareado, un pterigoideo pareado y un pre-vomer pareado que se encuentra imbricado con el parasfenoide y los orbitosfenoides, un vómer que es paralelo al maxilar; mientras que tanto el pre-maxilar y maxilar tienen un proceso palatinal (Fig. 16).

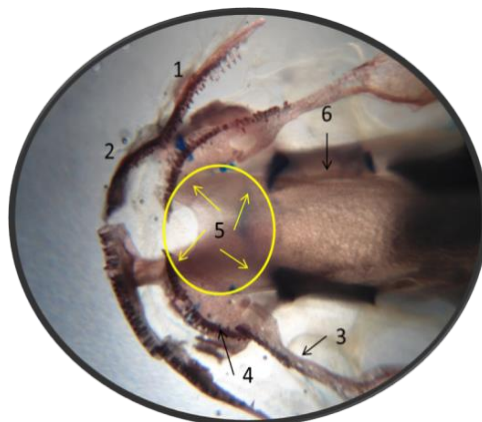


Figura. 16. Vista ventral de la bóveda craneal. 1: maxilar, 2: premaxilar, 3: pterigoide, 4: vomer, 5: prevomer, 6: orbitosfenoide.

El vómer es una estructura pareada, que no se articulan entre ellas, cuentan con una forma del tipo elipsoidal con la porción anterior más ensanchada y la occipital más estrecha, con dientes en la parte exterior, paralelo al maxilar.

El parasfenoides es un elemento impar que forma la mayor parte del paladar en la región centro-occipital. Se prolonga desde la región anterior a las orbitas encargándose de delimitar al condrocáneo y da soporte del sistema nervioso central. A los lados de la porción occipital, se presentan varios procesos terminados en punta rodeando a un principal con los cuales se une a la porción ventral de las cápsulas óticas. Su límite occipital

tiene una forma rectangular. los orbitosfeniodes que se encuentran ubicados en la porción anterior a los procesos laterales mencionados se presentan con ensanchamientos que les dan sostén. (Fig. 17).

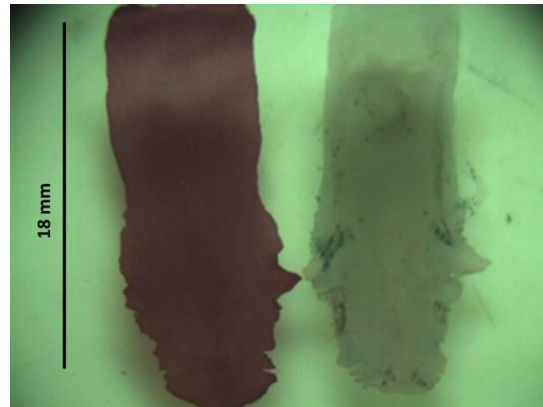


Figura 17. Parasfenoides (vista ventral) de diferentes variedades (silvestre, melanoide respectivamente) de *A. mexicanum*; izquierdo teñido con rojo de alizarina, derecho sin teñir. La flecha indica la dirección antero-posterior de la estructura.

En una vista ventral se observa que predomina el color azul por lo que en su mayoría las estructuras que lo componen son cartilaginosas; sin embargo, resalta una línea roja que corresponde al mandibular lo que explica que hay una osificación pericondrial (Fig. 18). Dentro de los cartílagos que se aprecian con claridad se encuentran el cartílago ceratohideo y el ceratobranquial, en este cartílago se encuentra el hioides, una estructura osificada en forma de “y” localizada justamente en el centro de este cartílago teniendo como función principal el soporte de las branquias externas, el piso de la boca y la lengua.

El aparato hioides se organiza de pares ceratohiales que se articulan ventralmente con el pequeño cartílago hypohyal. El ceratohial tiene una extensión posterodorsal prominente de donde surge el ligamento mandibulohyoideo. Este ligamento une la parte posteroventral con la mandíbula. Posterior al aparato hioides, el cartílago hypobranquial topa con el cartílago basibranquial medio y forma el suelo del aparato branquial (Fig. 18).

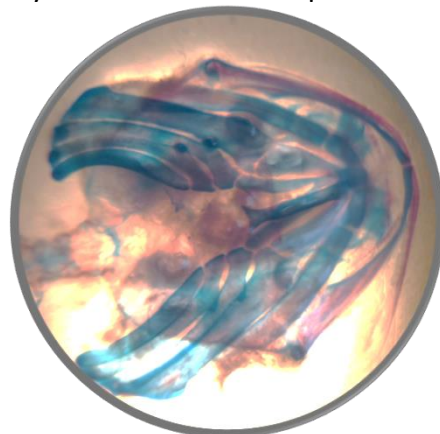


Figura 18. Vista ventral donde se aprecia de forma general el aparato hioideo.

El basihial (Fig. 19), es una estructura oseocartilaginosa formada por dos ramas: una longitudinal y otra transversal, que sirve de soporte a la lengua. El segmento longitudinal es de naturaleza ósea, con dos pequeñas zonas cartilagosas en sus extremos. En el extremo anterior existen dos pequeños brazos cartilagosos, uno a cada lado, que constituyen el segmento transversal, unidos mediante un puente cartilaginoso por su parte dorsal, formando un anillo alrededor del segmento longitudinal.

El extremo cartilaginoso posterior del segmento longitudinal se articula con los dos ceratobranquiales II. El perfil que presenta no es completamente recto, pues en su parte posterior, antes de que comience la zona cartilaginosa, se eleva dorsalmente permitiendo que los dos ceratobranquiales se articulen con él y entre ellos (Fig. 19).

Ceratobranquial I, es una estructura cartilaginosa par de forma curvada, que se une al basihial por su extremo anterior y al epibranchial por su extremo posterior. El Ceratobranquial II, es una estructura cartilaginosa par, su extremo anterior se une al basihial y posterior al epibranchial. Tiene forma curvada, pero en dirección opuesta que el ceratobranquial I.

El Epibranchial, es una estructura ósea delgada en su extremo posterior y se ensancha y aplanada dorsoventralmente en el anterior, debido a las superficies articulares que presenta para su unión con los ceratobranquiales I y II.

Ceratohial, es una estructura cartilaginosa con forma de punta de lanza, aunque redondeada en sus extremos. Aplanado dorso-ventralmente. Se sitúa dorsalmente a las estructuras anteriores definidas, encontrándose unido por su extremo posterior al epihial. Epihial, es una estructura ósea, delgada y casi cilíndrica en su extremo posterior y aplanada dorso-ventralmente en el anterior, donde se une al cartílago ceratohial. En su extremo suele ser cóncavo, pero en ocasiones se prolonga penetrando en el ceratohial. Se encuentra asimismo en posición dorsal a las estructuras branquiales (Fig. 19).

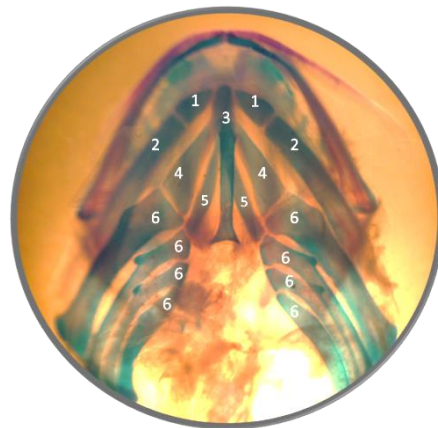


Figura 19. 1: Cartílago hipohial 2: Cartílago ceratohial, 3: Cartílago basihial, 4: Cartílago epihial 5: Cartílago hipobranquial 6: Cartílago ceratobranquial.

Descripción de las cuatro variedades:

Comparación entre las cuatro variedades de *Ambystoma mexicanum*: *negroide*, *amelanístico*, *silvestre*, presentando las siguientes diferencias.

La primera diferencia evidente es que el cráneo tiene una forma redondeada en albino y silvestre y cuadrado en amelanístico y negroide. El hueso escamoso no presenta proyección hacia afuera en vista dorsal en albino y amelanístico mientras que en silvestre y negroide si hay una proyección hacia afuera. El arco mandibular en albino y amelanístico presentan un ángulo más cerrado a diferencia de silvestre y negroide cuyo ángulo es más abierto. Se presentaron similitudes entre albino y amelanístico en los huesos escamoso y arco mandibular.

Entre las cuatro variedades de *Ambystoma mexicanum* se aprecian diferencias morfológicas, para el caso de las variedades albino y amelanístico son las que más diferencias presentan. Todas presentan dientes en los cuatro huesos: el premaxilar, maxilar, vómer y pterigoideo, además poseen unas apófisis odontoides en el atlas que hace tope con la fusión del parasfenoide (opistótico) y exoccipitals. Siendo que las variedades albina y melanoide presentan una menor distancia entre la parte posterior del cráneo y la primera vértebra (Atlas), y las apófisis odontoides del atlas es menos desarrollada que en las variedades silvestre y negroide. Por lo tanto, posee el mayor número posible de elevación craneal, también, tiene un espacio relativamente pequeño entre el atlas y el cráneo y un alargado arco neural (Fig. 20).

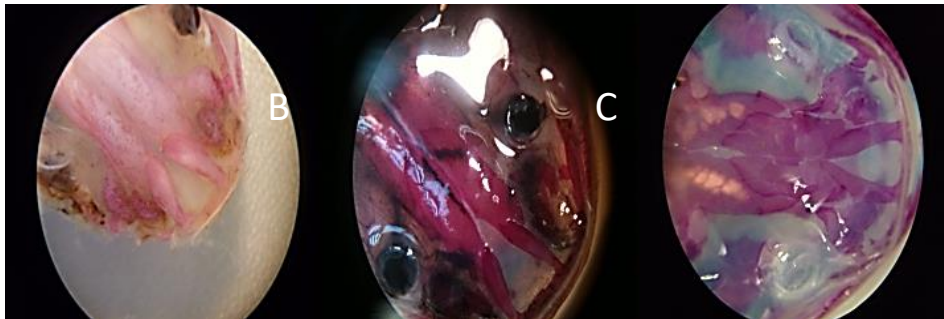


Figura 20. Imagen de los cráneos de las Variedades a) amelanístico b) silvestre c) albino

Cabe resaltar que el hioides es la única estructura osificada presente en la parte ventral del cráneo. Recordando que la función principal es el soporte de las branquias externas, así como el de la lengua contráctil permitiendo la sujeción firme de las presas, ya que su movimiento es limitado y la gama de movimiento no es suficiente para producir cambios importantes en el volumen de la cavidad bucal.

Una significativa función de la morfología del aparato branquial desde una perspectiva funcional es la presencia del basibranchial, los ceratobranquiales y las epibranquias, ya que se organizan de manera escalonada bloquean el paso de agua cuando se oponen las barras epibranquias el uno al otro. El enclavamiento es preciso, y un sellado efectivo se forma en

la parte posterior de la cabeza cuando se produce un proceso de aducción con las barras epibranchias, según lo reporta Lauder y Shaffer en 1985 (Fig. 21).

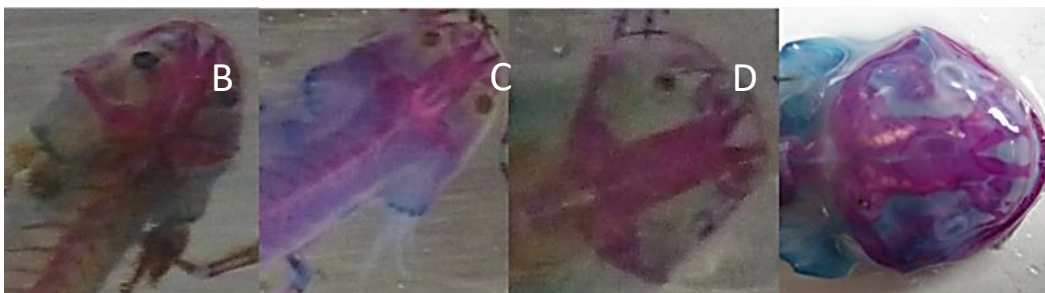


Figura 21. Imagen de los cráneos de las Variedades. A) Albino b) Silvestre c) Negroide d) Amelanístico

Con respecto a los resultados morfométricos al aplicar la t de Student y ANOVA de un factor, mostraron que no hubo diferencia estadísticamente significativa en las medias de la longitud del cráneo, ancho del cráneo y el diámetro ocular entre hembras y machos de cada variedad y tampoco entre las cuatro variedades estudiadas.

DISCUSIÓN.

Con la técnica de diafanización se aprecia claramente las partes osificadas y cartilaginosas correspondientes al cráneo de los ajolotes neoténicos utilizados. Lo anterior coincide con lo obtenido en otros anfibios sobre la osificación craneal (Keith, 1991; Atkins, 2020 y Smirnov, 2020).

La descripción anatómica del cráneo de *Ambystoma mexicanum* evidencia diferencias en la morfología entre las variedades estudiadas, esto es claramente notorio en las distancias que hubo entre algunos huesos, sobre todo entre las variedades albina y amelanística, con respecto a la silvestre y negroide. En consecuencia, se registró un pequeño cambio en la arquitectura del cráneo entre las variedades tal como sucede en otros vertebrados que han sido continuamente entremezclados para diversos fines (Andreis, *et. al.*, 2018). No obstante, consideramos que sería necesaria la continuidad de este estudio con más organismos de las distintas variedades para lograr una mejor comprensión de la anatomía craneana de esta especie, que además pudiera brindar un panorama de lo que sucede en otras especies de anfibios que suelen reproducirse y utilizarse como especies modelo para diferentes proyectos de investigación.

Es de destacar que *A. mexicanum* es una de las especies más empleadas por el humano como organismo modelo en distintas áreas de investigación y actualmente como mascota, por lo que, la creación de variedades con diferente morfotipo sobre todo de coloración, se ha llevado a cabo desde hace varias décadas y esto pudo dar pie a cambios en la anatomía del cráneo.

Se puede discutir con respecto a los resultados al aplicar la t de Student y ANOVA de un factor, que no hubo diferencia estadísticamente significativa en las medias de la longitud del cráneo, ancho del cráneo y el diámetro ocular entre hembras y machos de cada variedad

y tampoco entre las cuatro variedades estudiadas, esto posiblemente se debe a que el número de organismos son muy pocos por, lo que, se recomienda que se tomen las medidas en más organismos para poder repetir el análisis estadístico.

CONCLUSIONES.

Fue realizada la descripción comparativa del cráneo de las cuatro variedades de *Ambystoma mexicanum*. A nivel de variedades la estructura del esqueleto es similar entre sí, sin embargo, una gran cantidad de detalles anatómicos sugieren que no existe un solo tipo de modelo morfológico, sino varios patrones que parecen tener, en parte, un sustento funcional relacionado con el estrés que les impone su hábitat y su propia biología. Las variedades melanística y albina mostraron la mayor cantidad de diferencias respecto a las otras dos variedades silvestre y negroide, lo que, sugiere que la condición genética de su biología implica un tipo de adaptaciones diferentes, que se ve reflejado en la formación y características óseas propias.

LITERATURA CITADA

Andreis ME, Polito U, Veronesi MC, Faustini M, Di Giancamillo M, Modina SC (2018) Novel contributions in canine craniometry: Anatomic and radiographic measurements in newborn puppies. PLoS ONE 13(5): e0196959. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196959>

Atkins, J.B. Houle, L., Cantelos, A.S., and Maddin, H. C. 2020. Normal development in *Ambystoma mexicanum*: A complementary staging table for the skull based on Alizarin red S staining. *Developmental Dynamics*. 2020; 249:656–665.

Bolkay, St. J. 1928. 'Die Schadel der Salamandriden mit besonderer Riicksicht aufihre systematische Bedeutung.' *Zeitschr.f.ges. Anat., Abt. i, Bd. lxxxvi.* [= *Zeitschr. f. Anat. u. Entzwicklungsges.*], pp. 259-319.

Brandon, R. A., (1989). Natural History of the Axolotl and its Relationship to other *Ambystomatida* Salamanders. In: *Developmental Biology of the Axolotl*. Armstrong, J.B. and Malacinski, G.M. (eds.) Oxford Univ. Press. New York, U.S.A. pp. 13-21.

Funk, A. F. 1827. *De Salamandrae terrestris vita, evolutione, Formatione Tractatus*, Berolini. [Imprint and Plates and some copies dated 1826].

García-Paris, M; Montori A. y Herrero P; 2004. *Amphibia, Lissamphibia*. En: *Fauna Ibérica*, vol. 24. Ramos M.A. *et al.* (Eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 640pp. Gersenowies, R. J.R & Sánchez, F, G. (2010). Descripción Anatómica del Esqueleto de los Tractos Respiratorios Superiores del Periquito Australiano (*Melopsittacus undulatus*). *International Journal of Morphology*. 28. 85-92. 10.4067/S0717-95022010000100011.

Ishikawa, K., Yuki Taguchi, K. Y., Kobayashi, R., Ansay W., Hayashi, T. and Tokita, M. 2022. Cranial skeletogenesis of one of the largest amphibians, *Andrias japonicus*, provides insight

into ontogenetic adaptations for feeding in salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2022, 195, 299–314.

Humphrey, R. R. (1975). The axolotl, *Ambystoma mexicanum*. In: R.C. King (ed.), Handbook of genetics, Vol.4. Plenum Press, New York, pp. 3-17. Porter, K. R. 1972. Herpetology W.B. Saunders. Estados Unidos. 524pp.

Keith, M.M. 1991. Comparative Ontogeny of Cranial Ossification in the Spotted Salamander, *Ambystoma Maculatum*, and the Tailed Frog, *Ascaphus Truei*. Historical Dissertation and tesis. Louisiana State University. 117 pp.

Smirnov, S.V., Merculova, K. M., and Vasieleva, A.B. 2020. Skull development in the Iberian newt, *Pleurodeles waltl* (Salamandridae: Caudata: Amphibia): timing, sequence, variations, and thyroid hormone mediation of bone appearance. *Anatomical Society. Journal of Anatomy*. Wiley. 020; 237:543–555.

AGRADECIMIENTOS

Al ajolotario de la FES Iztacala por su valiosa contribución con cadáveres de ajolotes adultos de las cuatro variedades para esta investigación. Al laboratorio de Microscopía de la FES Iztacala por su valioso apoyo en sus servicios de microscopios para la toma de fotos de esta investigación.

Fecha de recepción: 21 de septiembre de 2022

Fecha de aceptación: 24 de noviembre de 2022