

Híbridos entre especies del género *Chirostoma* del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México

Norma Alaye Rahy

Centro Regional de Investigación Pesquera de Pátzcuaro, INP. Calz. Ibarra #28, Col. Ibarra, Pátzcuaro, Mich.

ALAYE-RAHY, N. 1996. Híbridos entre especies del género *Chirostoma* del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *INP. SEMARNAP. Ciencia Pesquera No. 13*.

En un trabajo previo, estudiando el polimorfismo de la hemoglobina por electroforesis en gel de poliacrilamida en 51 individuos del género *Chirostoma* del Lago de Pátzcuaro (L.T.>120 mm), se confirmó la presencia de la especie alopatrica *C. lucius* originaria de Chapala en el Lago de Pátzcuaro, por su patrón característico que difiere de las otras especies del género. En este trabajo, 10 individuos de aquella muestra (19.6%), que presentaron caracteres de dos o más especies (probables híbridos), se estudiaron con el mismo método y se encontró la existencia de híbridos entre la especie alopatrica introducida *C. lucius* y la nativa *C. estor*, por la presencia de algunas bandas características de la primera y otros híbridos cuyas formas parenterales son difíciles de determinar, pero que pudiera deberse a la entrecruza de *C. lucius* con *C. e. copandaro* y *C. grandocule*. Otros cinco individuos sin problemas de *status* taxonómico también mostraron en la electroforesis de hemoglobina algunas bandas características de *C. lucius*. Aquí se discuten las causas que han podido provocar el rompimiento de las barreras interspecificas en el Lago de Pátzcuaro.

Palabras clave: *Chirostoma*, Híbridos, Hemoglobina, Electroforesis, Lago de Pátzcuaro.

In a former paper, by polyacrylamide gel electrophoresis (PAGE) of the hemoglobin in 51 organisms of *Chirostoma* interspecies of Lake Pátzcuaro (T.L.>120 mm), we could demonstrate the allopatric species *C. lucius*, by its characteristics electrophoretic pattern due to the polymorphism of the molecule. Furthermore, according to meristic and morphometric analysis, 10 organisms (19.6%) of the sample displayed characters of more than one species, were considered probables hybrids, and are studied in this paper by the same technique. It was possible to demonstrate hybrids between the allopatric introduced species *C. lucius* and the native *C. e. estor*. Other forms of hybrids between *C. lucius* x *C. e. copandaro* and *C. lucius* x *C. grandocule* could also be present, but it is difficult to affirm by this technique. Other organisms, without difficulties in their taxonomic *status*, also exhibit some characteristics bands of *C. lucius* in their hemoglobin electrophoretic patterns. The causes that could have disrupted the interspecific barriers are discussed.

Key words: *Chirostoma*, Hybrids, Hemoglobin, Electrophoresis, Lake Pátzcuaro

Introducción

En un estudio taxonómico de la población nativa de *Chirostoma* de tallas grandes (pescado blanco) del Lago de Pátzcuaro (Alaye, 1993), además de *Chirostoma e. estor*, se identificaron otras especies y subespecies alopatricas: *C. e. copandaro*, *C. lucius* y *C. humboldtianum* y se comprobó que *C. grandocule*, considerado como charal (charal blanco), puede alcanzar la talla de pescado blanco.

La tipificación electroforética de proteínas intra y extracelulares, como las enzimas y proteínas del suero y de diferentes órganos, ha sido extensamente aplicada para elucidar diferencias taxonómicas entre especies congénicas cercanas. Así estudiando el polimorfismo que presenta la hemoglobina de especies congénicas, por medio de electroforesis sobre gel de poliacrilamida, se pudo confirmar en la población nativa de *Chirostoma* de tallas grandes (pescado blanco) del Lago de

Pátzcuaro, la presencia de *C. lucius*, especie nativa del Lago de Chapala (Alaye y Rincón, 1994, en prensa). En los dos trabajos mencionados se encontraron individuos de *Chirostoma* con características de más de una especie.

Los propósitos de este estudio fueron: comprobar, con base en el polimorfismo de la hemoglobina manifestado en los patrones electroforéticos sobre gel de acrilamida, si los individuos de la población nativa del género *Chirostoma* del Lago de Pátzcuaro, que por el análisis taxonómico tradicional presentan algún carácter dudoso, representan a individuos cuyos intervalos de valores merísticos y morfométricos los colocan fuera de los extremos dentro de su grupo, o si son híbridos entre especies.

Antecedentes

Según Hubbs (1955), la existencia de individuos híbridos F₁ con características morfológicas parenterales intermedias es una

regla casi universal y se espera que los peces híbridos presenten valores merísticos y morfométricos intermedios entre las especies que lo forman.

La presencia de híbridos en poblaciones lacustres, no es un hecho extraordinario, sino un fenómeno más o menos frecuente. Así, Bodaly (1977) estudiando los lagos de la región de Yukon en Canadá, proporciona una frecuencia de híbridos de 4-5%, en dos tipos de poblaciones de coregónido. Existen muchos ejemplos en la literatura sobre la presencia natural o artificial de híbridos entre especies del género *Oncorhynchus* (Dangel *et al.*, 1973), citado por Chevassus (1979), con la producción de F₁ más o menos viables, pero no así las F₂ o retrocruzas, debiéndose este fenómeno al diferente número de cromosomas (Simon, 1968). En el género *Cyprinodon* se ha descrito que las diferentes especies forman híbridos fértiles, al igual que en los géneros *Lepomis*, *Tilapia* y *Cyprinus* (Turner y Liu, 1977).

La autenticidad de los presuntos híbridos y su composición parenteral exacta puede ser fácilmente determinada por métodos electroforéticos, ya que en la progenie aislada de cualquier cruce debe exhibir la suma de los componentes parenterales.

Por otra parte, se ha visto que la progenie híbrida no permite la introgresión permanente de genes de una especie en otra. Así, en el género *Oncorhynchus* se estudiaron cuatro loci de la descendencia de híbridos de salmón rosa y chum y al cabo de 10 años se vio que la introgresión era muy baja o inexistente (May *et al.*, 1975, citado por Bodaly, 1975).

En cuanto al género *Chirostoma*, Martín Del Campo (1940) fue el primero en mencionar la posibilidad de que se encuentre híbridos en el Lago de Patzcuaro. Rubinoff (1961) realizó cruces artificiales entre diferentes especies de aterínidos marinos (*Menidia*) para la obtención de híbridos. Barbour y Chernoff (1984), al identificar las especies del Lago de Chapala por el análisis de componentes mayores, encontraron individuos en las regiones intermedias entre las especies *C. sphyraena*, *C. lucius* y *C. promelas* y los interpretaron como probables híbridos.

Existen estudios de producción de híbridos entre especies del género *Chirostoma* con fines experimentales, realizados por tesis de licenciatura de la Universidad Michoacana de S.N.H. Así, se realizaron fecundaciones artificiales entre *C. attenuatum* y *C. patzcuaro* (Ledesma, 1990); *C. patzcuaro* y *C. grandocule* (Andrade, 1990), *C. estor* y *C. grandocule* (Estrada, 1990) y *C. grandocule* y *C. attenuatum* (Oseguera, 1990). En todos los casos los híbridos alcanzaron la etapa de juveniles en número muy escaso y, es necesario recalcar, con características que no siempre fueron intermedias a las parenterales.

En el Lago de Patzcuaro se puede estar induciendo a la formación de híbridos por personal de la ex SEPESCA al desovar reproductores de *Chirostoma* con fines de repoblación sin la identificación previa de la especie (Alaye y Rincón, *op. cit.*).

Material y métodos

Colecta de individuos

Los individuos fueron obtenidos de la captura comercial con chinchorro en las zonas sur y norte del Lago de Patzcuaro, frente a las localidades de Uranden, Napízaro, Erongarícuaro, Janitzio, Espíritu, Ichupío y San Jerónimo, durante los años de 1989 y 1990.

Se escogieron peces de longitudes superiores a 120 mm LT (longitud total), independiente de la edad, ya que la expresión de las proteínas permanecen constantes a lo largo de toda la vida.

Los peces fueron sangrados en el campo por punción cardíaca utilizando jeringa tuberculina. La sangre fue recogida con anticoagulante de Wintrobe y trasladada al laboratorio en hielo.

Procesamiento de la muestra de sangre

La concentración de hemoglobina en sangre total fue determinada en el laboratorio por el método de Sahli utilizando el reactivo de Drabkin. Posteriormente la hemoglobina fue separada por una combinación de los métodos de Jepsen (1977) y Pharmacia (1982) hasta obtener una concentración final de cinco a 10 g/l de hemoglobina.

Se obtuvo la forma CN estable de la hemoglobina por agregado de KCN (solución de 100 mg/ml) hasta una concentración final 0.01 M. Las muestras fueron conservadas en refrigeración hasta el momento de ser utilizadas.

Caracteres morfométricos

Se determinaron longitudes total y patrón, peso, sexo, grado de madurez gonádica y registradas las zonas y fechas de captura de los individuos.

Se obtuvieron datos de 18 caracteres merísticos y ocho morfométricos de acuerdo con las claves de de Hubbs y Lagler para los géneros *Chirostoma* y *Melaniris* (Barbour, 1973)

Tratamiento estadístico de los caracteres morfométricos

Se obtuvieron intervalos y medias de los caracteres y el análisis de varianzas se aplicó para mostrar diferencias significativas entre las medias de los caracteres morfométricos de las distintas especies.

Electroforesis en Gel de Poliacrilamida (P.A.G.E.)

Se realizó electroforesis discontinua horizontal de acuerdo con Davis (1964), Canalco (1968) y Gordon (1975) utilizando un gel de acrilamida (30 g%) y bisacrilamida (0.8 g%) en proporciones adecuadas para obtener un gel concentrador (4% de T y 2.7% de C) en buffer de Tris-HCl, pH 6.7 y un gel resolvente (10% de T y 2.7% de C) en buffer de Tris-HCl pH 8.5. Soluciones de N, N', N'-tetrametilenediamina (TEMED) y persulfato de amonio fueron utilizados como iniciadores de la catálisis. El aparato de

electroforesis horizontal (construido en el laboratorio), está constituido por dos cubetas de acrílico para el *buffer* de 25x5x6 cm y 400 ml de capacidad, cada una con dos compartimentos conectados por puentes de papel filtro, en uno de los cuales están sumergidos los electrodos de platino, que corren dentro de varillas de acrílico, y el otro sirve a su vez de soporte para la placa electroforética de cristal de 14 cm de largo por 12 cm de ancho, todo lo cual se sitúa dentro de otro recipiente de acrílico de 37x27x10 cm con tapa; el equipo se coloca dentro de una hielera para mantener la temperatura a 4 °C. Los electrodos están conectados a una fuente de poder regulada de 1000 V.

La cantidad de hemolizado sembrada estuvo de acuerdo con la concentración de hemoglobina de las muestras y varió entre 1 y 20 µl, para obtener una concentración de 70 µg de proteína.

El *buffer* de los electrodos fue Trisglicina pH 8.3. Las corridas fueron realizadas a 360 V y 25 mA, a una temperatura de 4 °C, durante nueve horas.

Se utilizaron albúmina de bovino (PM 65,000) y ureasa (PM 272,000) como marcadores moleculares.

Los geles fueron teñidos con azul de Coomassie al 0.5g% hasta el día siguiente. Como líquido decolorante se utilizó una solución de ácido acético-etanol-agua. Los geles fueron desecados en papel celofán dulce y fotografiados.

Resultados

Examen taxonómico

Las *tabla 1* y *2* resumen el número de individuo de cada especie en la muestra y los intervalos y medias de los caracteres

taxonómicos. Los 10 individuos (19.6%) que presentaron uno o más caracteres dudosos y por lo cual no pudieron ser incluidos dentro de alguna especie determinada, fueron considerados probables híbridos.

Tabla 1. Número de individuos, porcentajes, longitudes totales y patrón de las diferentes especies de *Chirostoma* en la muestra (n = 51)

ESPECIE	Nº	%	Lon. total (mm)		Long. Patrón (mm)	
			Intervalo	Media	Intervalo	Media
<i>C. estor estor</i>	21	41.1	144-298	200	121-252	168
<i>C. e. copandaro</i>	5	9.8	180-257	221	143-215	186
<i>C. lucius</i>	10	19.6	173-231	196	143-193	162
<i>C. humboldtianum</i>	2	3.9	153-259	206	124-217	170
<i>C. grandocule</i>	3	5.8	138-220	169	113-185	141
<i>Chirostoma spp</i>	10	19.6	156-232			

1. Dentro de éstos, se detectaron siete individuos, cuyos caracteres merísticos y morfométricos, en general, pertenecen a la especie *C. lucius*, salvo uno o dos que caen fuera de rango. Estos caracteres fueron: longitud del hocico, longitud mandibular (<13.9) intermedia entre los valores de *C. lucius* y *C. e. estor*, longitud de la base de la aleta anal y el número de escamas de la línea media lateral.
2. Un individuo con valores merísticos y morfométricos generales de *C. e. estor* presenta la longitud de la base de la aleta anal con un valor (> 20.7) semejante a *C. lucius*.
3. Otro individuo que con la clave para el género se identifica como *C. estor copandaro* presenta una longitud mandibular mayor (>13).
4. Un individuo con caracteres taxonómicos generales de *C.*

Tabla 2. Intervalos y medias de caracteres morfométricos y merísticos de *Chirostoma spp* expresados en porcentaje de la longitud patrón.

CARACTER	<i>C. e. estor</i>	<i>C. e. copandaro</i>	<i>C. lucius</i>	<i>C. humboldtianum</i>	<i>C. grandocule</i>
Caracteres morfométricos					
Long. Cefalica	28.6-32.9 (28.5)	27.4-30.6 (28.5)	28.9-33.2 (30.1)	27.3-30.7 (28.4)	25.6-28.9 (26.9)
Long. Ocular	4.4-7.4 (5.9)	5.2-6.6 (5.8)	5.2-7.2 (6.5)	5.9-6.9 (6.3)	6.4-7.3 (6.9)
Lon. Mandibular	11.5-14.3 (12.6)	11.2-12.2 (11.8)	13.0-14.3 (13.4)	11.2-12.4 (11.8)	10.6-12.3 (11.5)
Long. Del hocico	9.4-12.7 (10.7)	10.0-10.6 (10.3)	9.8-16.2 (11.5)	8.8-10.4 (9.7)	7.3-10.2 (8.9)
Long. Postorbital	11.3-13.4 (12.3)	11.9-13.0 (12.3)	11.3-14.3 (12.3)	12.0-13.6 (12.7)	10.4-12.4 (11.4)
Long. H -aleta 1ª d.	52.2-58.7 (54.7)	52.3-56.6 (54.1)	53.7-60.1 (55.3)	53.5-55.4 (54.3)	52.1-54.5 (53.1)
Long. H -aleta 2ª d.	64.7-72.5 (67.5)	64.7-69.9 (67.1)	66.8-74.8 (68.3)	66.3-67.7 (67.2)	63.8-67.4 (65.7)
Long. H -aleta anal	57.8-68.7 (62.5)	60.7-65.7 (63.0)	61.1-69.6 (63.3)	60.7-67.2 (63.1)	60.8-62.1 (61.0)
Long. H -aleta pelv.	43.1-49.4 (45.9)	39.4-46.2 (44.0)	44.1-51.8 (46.8)	44.4-47.0 (45.7)	40.7-45.4 (43.1)
Long base a. Anal	15.0-20.7 (19.1)	18.6-20.8 (19.5)	18.0-21.7 (19.7)	18.4-23.0 (20.7)	17.2-21.7 (19.9)
Long. P. Caudal	17.8-25.9 (20.9)	20.1-21.0 (20.2)	17.8-23.5 (20.9)	20.1-21.6 (20.8)	20.8-22.7 (21.5)
Altura maxima	13.9-20.1 (17.7)	17.4-19.5 (18.4)	14.7-18.8 (16.9)	14.2-19.3 (17.1)	15.2-17.8 (16.4)
Alt. Min. P. Caudal	6.4-8.0 (7.2)	7.1-7.5 (7.3)	6.5-8.1 (7.2)	7.2-7.5 (7.4)	6.6-8.0 (7.2)
Altura a. Anal	11.6-16.2 (13.8)	11.9-19.0 (13.2)	12.2-15.1 (13.4)	12.8-16.7 (14.5)	13.9-15.2 (14.4)
Altura aleta 1ª d.	6.1-11.9 (8.1)	6.4-8.9 (7.3)	6.6-8.8 (7.7)	7.5-9.6 (8.4)	5.9-8.4 (7.2)
Altura aleta 2ª d.	9.1-15.0 (12.6)	11.1-15.0 (12.6)	11.8-14.0 (12.6)	12.6-15.0 (13.7)	13.5-14.1 (13.8)
Caracteres merísticos					
Altura a. Pectoral	13.8-18.1 (16.2)	14.9-19.0 (16.3)	14.5-18.7 (16.4)	15.2-18.7 (17.0)	16.2-17.6 (16.9)
Nº esc predorsales	53-103 (69.3)	58-84 (63.8)	47-84 (63.1)	38-58 (48.6)	40-56 (50.6)
Nº esc. Laterales	65-92 (75.8)	72-84 (77.6)	66-78 (72.7)	63-72 (68.3)	64-76 (68.0)
Nº e. Interdorsales	11-22 (15.6)	12-16 (14.6)	12-17 (14.5)	12-14 (12.6)	12-16 (13.3)
Nº branquiespinas	23-27 (25.0)	22-28 (25.3)	22-28 (26.1)	23-26 (24.6)	28-32 (30.3)
Nº r. Aleta anal	1-15-1-23 (19.1)	1-17-1-23 (20.4)	1-17-1-23 (19.6)	1-17-1-20 (19.0)	1-19-1-21 (19.6)
Nº r. Aleta 1ª dorsal	1-3-1-5 (4.0)	1-3-1-5 (4.0)	1-4-1-5 (4.5)	1-4-1-4 (4.0)	1-4-1-4 (4.0)
Nº r. Aleta 2ª dorsal	1-11-1-12 (11.9)	1-11-1-12 (11.8)	1-10-1-13 (11.5)	1-10-1-12 (11.0)	1-11-1-12 (11.6)
Nº r. Aleta pectoral	12-16 (14.6)	13-15 (13.8)	13-16 (14.5)	13-15 (14.0)	13-14 (13.6)

grandocule presentó caracteres con valores anómalos: menor longitud del pedúnculo caudal (>20.8) y menor número de branquispinas (<28).

Patrones electroforéticos

De acuerdo con un trabajo anterior (Alaye y Rincón, *op. cit.*), los patrones electroforéticos de hemoglobina de las especies del género *Chirostoma* están constituidos por tres bandas catódicas de diferentes intensidades, según la especie, con excepción de *C. lucius*, que además de las bandas catódicas mencionadas presenta seis bandas extras que migran hacia la zona anódica, lo que hace un total de nueve bandas (Figs. 1, 3 y 4).

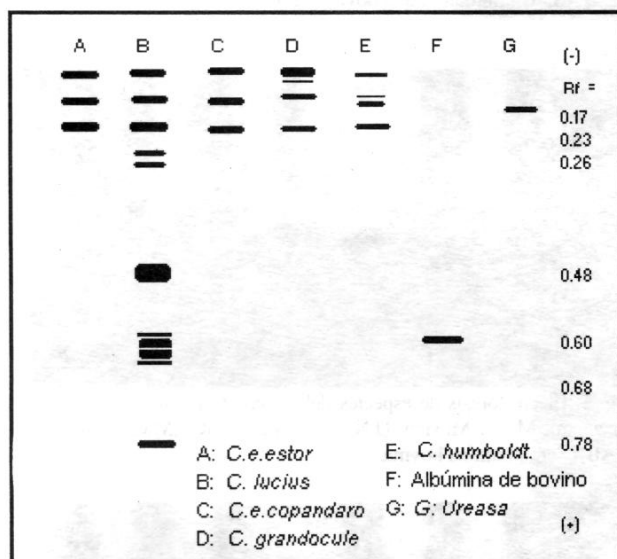


Fig. 1. Esquemas de patrones electroforéticos de la hemoglobina de diferentes especies del género *Chirostoma* (Alaye y Rincón, 1994).

En el presente trabajo, los patrones electroforéticos de los individuos que por sus características morfológicas se consideraron híbridos, presentaron las tres bandas catódicas y además, como característica constante, una o más bandas de la especie *C. lucius* o bandas con Rfs cercanos a algún fenotipo de esta especie (Fig. 2, 4, 5, 6 y 7).

Los individuos con caracteres generales de *C. lucius*, con excepción de algunos valores fuera de rango, como los ya mencionados, en la electroforesis se observa que sólo están presentes una o dos bandas características de esta especie en la región anódica, como son las bandas (6) y (7). En individuos con caracteres generales de *C. estor*, pero que no coinciden en la longitud de la base de la aleta anal, presenta sólo una banda de *C. lucius* en la región anódica, la banda (6). A estos individuos se les considera híbridos entre las dos especies mencionadas (Figs. 4, 5, 7).

En individuos identificados como *C. copandaro* presenta una banda con un Rf = 0.34 (intermedio entre las bandas (5) y (6) de

C. lucius y otra con un Rf = 0.56 (intermedio entre los de las bandas (6) de *C. lucius* (Fig. 5).

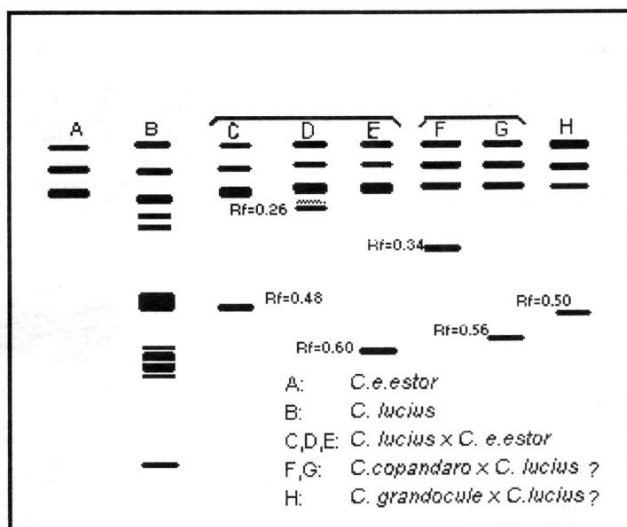


Fig. 2. Esquemas de patrones electroforéticos de la hemoglobina de híbridos de especies del género *Chirostoma*.

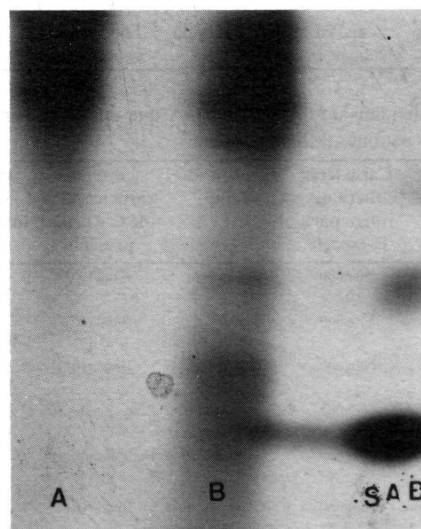


Fig. 3. Electroforesis de especies del género *Chirostoma* del lago de Pátzcuaro, Mich., México. (A), *C. e. estor*; (B), *C. lucius*; (SAB), Seroalbúmina bovina.

El probable híbrido entre *C. grandocule* y *C. lucius* presenta una banda con un Rf = 0.50, intermedio entre las bandas (6) y (7) de *C. lucius* (Fig. 6).

La tabla 3 resume los individuos que pueden ser considerados híbridos por su morfología y por sus patrones electroforéticos de hemoglobina.

Si bien en estos híbridos se presenta un carácter taxonómico dudoso y una modificación en el patrón electroforético, también

se encontraron individuos sin problemas de identificación taxonómica, que presentaron alguna banda de *C. lucius* (Tabla 4, Figs. 5,6).

Tabla 3. Híbridos de *Chirostoma spp.* de acuerdo con su morfología y patrones de hemoglobina.

Taxonomía clásica		Electroforesis	Híbridos
Especie	Carácter fuera de intervalo	Identificado como	Probables especies involucradas:
<i>C. lucius</i>	<Long. mandibular	Híbrido	Entre bandas (5) y (6) <i>C. lucius x C. e. estor</i>
<i>C. lucius</i>	<Long. del hocico	Híbrido	Banda (6) <i>C. lucius x C. e. estor</i>
<i>C. lucius</i>	<Long. mandibular >Nº esc. lin. media	Híbrido	Banda (6) <i>C. lucius x C. e. estor</i>
<i>C. lucius</i>	<Long. mandibular	Híbrido	Banda (6) <i>C. lucius x C. e. estor</i>
<i>C. lucius</i>	<Long. mandibular <Long. base A. anal	Híbrido	Banda (5) <i>C. lucius x C. e. estor</i>
<i>C. lucius</i>	<Long. mandibular	Híbrido	Banda (5) <i>C. lucius x C. e. estor</i>
<i>C. lucius</i>	<Long. mandibular	Híbrido	Banda (5) <i>C. lucius x C. e. estor</i>
<i>C. e. estor</i>	>Long. base A. anal	Híbrido	Banda (7) <i>C. e. estor x C. lucius</i>
<i>C. e. copandaro</i>	>Long. mandibular	Híbrido	Entre bandas (5) y (6) <i>C. e. copandaro x C. lucius</i>
<i>C. grandocule</i>	<Long. Ped. caudal <Nº branquiespinas	Híbrido	Entre bandas (6) y (7) <i>C. grandocule x C. lucius</i>

Tabla 4. Individuos de *Chirostoma spp.* que presentan bandas de *C. lucius* en sus patrones de hemoglobina.

Caracteres generales de	Caracteres fuera de rango para la especie	Identificado como	Banda característica de <i>C. Lucius</i> presente	Probables especies involucradas:
<i>C. e. estor</i>	Ninguno	<i>C. e. estor</i>	Banda (6)	<i>C. e. estor X C. lucius?</i>
<i>C. e. estor</i>	Ninguno	<i>C. e. Estor</i>	Banda (6)	<i>C. e. estor X C. lucius?</i>
<i>C. e. estor</i>	Ninguno	<i>C. e. estor</i>	Banda (6)	<i>C. e. estor X C. lucius?</i>
<i>C. e. copandaro</i>	Ninguno	<i>C. e. copandaro</i>	Entre Bandas (6) Y (7)	<i>C. e. copandaro X C. Lucius?</i>
<i>C. grandocule</i>	Ninguno	<i>C. grandocule</i>	Entre Bandas (6) Y (7)	<i>C. grandocule X C. Lucius?</i>
<i>C. humboldtianum</i>	Ninguno	<i>C. humboldtianum</i>	Banda (6)	<i>C. humbold. X C. lucius?</i>

Discusión

Considerando únicamente a los 10 individuos con valores taxonómicos dudosos y que presentan bandas de la especie *C. lucius*, la frecuencia de híbridos es de 19.6%, mayor que la encontrada en Alaye (1993), sobre todo si se tiene en cuenta el menor tamaño de la muestra. De cualquier modo, estos valores son aproximados, ya que la cantidad de híbridos es difícil de evaluar, cuando el total de la muestra no contiene el mismo número de especies incluidas.

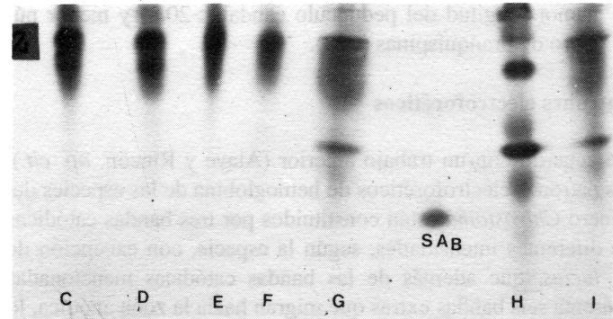


Fig. 4. Electroforesis de especies del género *Chirostoma* del lago de Pátzcuaro, Mich., México. (C,D,E,F), *C. e. estor*; (G,I), híbridos de *C. lucius*; (SAB), Seroalbúmina bovina; (H), *C. lucius*.

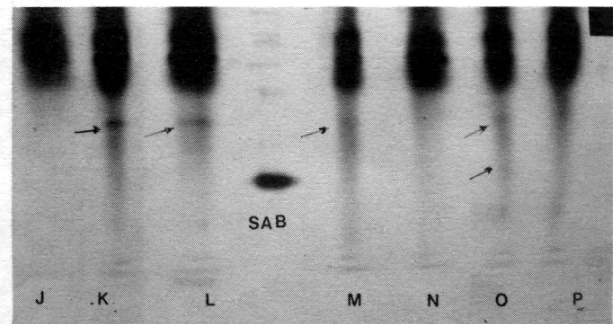


Fig. 5. Electroforesis de especies del género *Chirostoma* del lago de Pátzcuaro, Mich., México. (J,N), *C. e. estor*; (K,L,M,O,P), híbridos; (SAB), Seroalbúmina bovina.

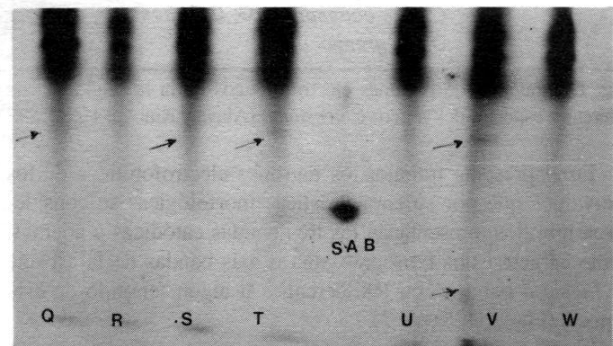


Fig. 6. Electroforesis de especies del género *Chirostoma* del lago de Pátzcuaro, Mich., México. (R,U,W), ¿*C. e. estor*?; (Q,S,T,V), híbridos; (SAB), Seroalbúmina bovina.

19.6% es un valor muy por arriba al reportado por diversos autores sobre la frecuencia de híbridos encontrados en ambientes naturales, a saber, 0.4% entre *S. salar* y *S. trutta* en los ríos ingleses (Payne *et al.*, 1972; citado por Chevassus, 1979), 4% entre especies de coregónidos (Bodaly, 1973); 4% en ciprínidos (Smith, 1973).

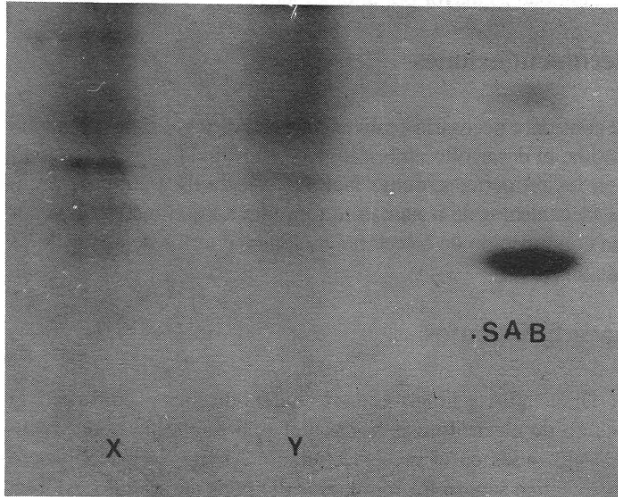


Fig. 7. Electroforesis de especies del género *Chirostoma* del lago de Pátzcuaro, Mich., México. (X,Y), híbridos; (SAB), Seroalbúmina bovina.

No es fácil de explicar el gran porcentaje de híbridos en estas especies nativas que quedaron aisladas desde el inicio del Cuaternario, ya que deben existir mecanismos de aislamiento reproductor que protejan la especiación. Una respuesta estaría en la inducción de la formación de híbridos en las llamadas "reservas de pescado blanco" en el Lago de Pátzcuaro.

Mayr (1963) divide a los mecanismos de aislamiento reproductor, básicamente en dos tipos: los que actúan antes de los desoves y los que actúan después de producidos los mismos. Entre los primeros figuran la segregación de las especies en tiempo y espacio, como ocurre en los coregónidos (Bodaly, 1975). Entre los segundos se encuentran los mecanismos que reducen la viabilidad de los gametos, cigotos o de los híbridos resultantes de los acoplamientos interespecíficos.

En el caso de *Chirostoma*, ya sea especies de tallas pequeñas (charales) o grandes (pescados blancos), no se han estudiado específicamente los mecanismos de aislamiento reproductor operantes, pero existe cierta evidencia de una separación entre el inicio de las épocas del desove, aunque éstas se superponen ampliamente, exhibiendo las especies el mismo comportamiento. Estudios de biología pesquera y madurez gonádica del género *Chirostoma* (Lizárraga, 1981, Lizárraga y Tamayo¹) dieron las pautas para la aplicación de las vedas vigentes con épocas de desove traslapadas, como ya fuera mencionado.

No se conoce mucho acerca del comportamiento de las especies de *Chirostoma* en épocas de desove. Por datos obtenidos de piscicultores y pescadores de la ribera del lago,

1 LIZÁRRAGA, E.Y. y P. Tamayo. Aspectos poblacionales de pescado blanco (*Chirostoma estor*, Jordan, 1879) en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán, durante un ciclo anual. Compendio de Estudios de Investigación. CRIP-Pátzcuaro. 1990.

estas especies exhiben territorialidad, acentuándose este comportamiento en el desove, aunque en la misma orilla se pueden observar juegos nupciales entre ambas clases de tallas.

Tampoco se podría suponer que el mecanismo es el que disminuye la viabilidad de los gametos o híbridos resultantes, ya que, como fuera mencionado, ha sido posible la obtención artificial de híbridos en el laboratorio, lo cual es un índice de cierta compatibilidad gamética (aunque los experimentos sólo se llevaron a cabo hasta la etapa de juveniles, por lo cual se infiere una viabilidad híbrida reducida). También se desconoce si estos híbridos interespecíficos pueden conducir a una gametogénesis normal y qué tan viables sean estos gametos.

Existen diferencias en tamaño y aspecto del huevecillo entre las especies de *Chirostoma* de tallas pequeñas y las de tallas grandes, factores que si bien son discriminantes *in vitro*, no se conocen los mecanismos fisiológicos que actúan a este nivel favoreciendo la selección, aunque por los experimentos de hibridaciones artificiales mencionados se sabe que la membrana del huevo de una especie no es impermeable al esperma de otra.

Entre las especies de *Cyprinodon* que forman híbridos no existen diferencias muy significativas entre el tamaño de los huevos o el contenido de la yema, que de existir podría conducir a anomalías en la fertilización, por lo que parecería que la morfología del huevo es muy importante.

Cualesquiera que sean los mecanismos operantes, se llega a la conclusión de que estos han disminuido su eficacia, por el aumento del número de individuos que no pueden ser clasificados dentro una especie dada. Por otra parte, se ha visto que la extensión de la hibridación y la introgresión de genes entre dos o más especies puede estar fuertemente influida por el tamaño de la población y porque algunas de las especies sea más o menos ecológicamente lábil, de ahí que el mecanismo de hibridación en especies simpátricas pueda ser considerado como un fenómeno normal.

Es necesario tener en cuenta que estos mecanismos de aislamiento reproductor pueden ser alterados cuando son introducidas especies congénéricas de otros embalses, como el caso de *C. lucius*, que además, como lo describe Barbour (1973), diverge filogenéticamente de las especies nativas de *Chirostoma* del Lago de Pátzcuaro.

Es posible que en el presente estudio solamente se puedan demostrar con claridad cruzamientos entre las especies nativas y la introducida, debido al patrón característico de la hemoglobina de *C. lucius*, aunque no se descartan hibridaciones entre las mismas especies nativas

Si, como se ha dicho, el fenómeno de hibridación es más probable a medida que las especies implicadas son más cercanas filogenéticamente, lo que ocurre en *Chirostoma*, y la facilidad con la cual especies del género *Cyprinodon* que difieren en morfología y comportamiento producen híbridos interfértiles, sugiere que la conclusión ampliamente aceptada entre potencial de hibridación y relación filogenética, puede no sustentarse para este y otros géneros (Turner y Liu, 1977).

Así como *Cyprinodon*, las especies de *Lepomis* tienen un paquete genético completamente diferente y son altamente

interfértil, por tanto, la propensión a hibridar no es un corolario de "una cierta similitud genética".

De hecho, muchas especies interfértiles quedaron geográficamente aisladas, por lo que la evolución de mecanismos postdesove no es necesariamente una consecuencia del aislamiento geográfico prolongado ni de la morfología o el comportamiento. Experiencias en anuros, aves y mamíferos revelan que las diferencias morfológicas y del potencial de hibridación se basan en cambios en los mecanismos regulatorios de la expresión genética "evolución regulatoria", pero no están necesariamente acoplados, por lo que debe existir más de una clase de mecanismo de evolución regulatoria (Wilson *et al.*, 1974, 1977).

Existen ejemplos en la naturaleza de híbridos interespecíficos de ciprínidos en que las especies fueron hechas simpátricas por acción del hombre (Miller, 1968).

En cuanto a la existencia de barreras climáticas, existen datos de que el desove se inicia cuando la temperatura del agua llega los 19 °C, no interviniendo otros factores como la estratificación térmica, ya que ésta es efímera en este lago somero, e inexistente en las riberas (Klimek *et al.*, 1989).

Un factor que pudiera estar influyendo en la formación de híbridos y con el que existe una relación directa con los mecanismos de selección es la alteración ecológica del Lago de Pátzcuaro, como ya fuera señalado por Klimek² y Klimek (1989, 1990), y aumento de áreas cubiertas por vegetación acuática, aumento de azolve con la consiguiente pérdida de volumen del lago, creciente eutroficación por los aportes de las variadas formas de entrada de fósforo, contaminación por pesticidas, herbicidas, etc. Compeán (1977), citado por Estrada (1990), discute las relaciones existentes entre los trastornos ecológicos y el comportamiento sexual de las especies, con la consiguiente producción de híbridos interespecíficos, al favorecer los cambios en el ambiente el rompimiento de las barreras de aislamiento reproductor.

Conclusiones

1. Por medio de los patrones electroforéticos de la hemoglobina de individuos de las especies simpátricas del género *Chirostoma* del Lago de Pátzcuaro, fue posible demostrar la existencia de individuos híbridos entre las especies nativas y *C. lucius*, aunque no se descarta la presencia de otras formas de híbridos.

2. De este estudio se deduce que los mecanismos de selección no han sido suficientemente perfeccionados entre

2 KLIMEK, R. Azolve y variación de volumen del Lago de Pátzcuaro. Resumen científico. Lab. de Limnología y Biogeoquímica. Informe 1988. CRIP-Pátzcuaro. Instituto Nacional de Pesca. México. 1988.

—Análisis de la producción pesquera en el lago de Pátzcuaro. Aspectos ecológicos, sociales y económicos. Lab. de Limnología y Biogeoquímica, CRIP-Pátzcuaro. Instituto Nacional de Pesca. México. 1990. Inédito.

—Vegetación acuática del lago de Pátzcuaro. Biomasa, distribución y posible utilización. Lab. de Limnología y Biogeoquímica. CRIP-Pátzcuaro. Resumen Científico. Informe 1988. Instituto Nacional de Pesca. México. 1988.

grupos alopatricos estrechamente relacionados y que su labilidad es mayor por alteraciones en el ecosistema.

Recomendaciones

Se considera necesario realizar más estudios sobre la viabilidad híbrida, el desarrollo embriológico y fertilidad híbrida en las F₁ y en las retrocruzas, como factores selectivos, para conocer si los mecanismos de aislamiento reproductor son mantenidos por una combinación de selección ecológica con los demás factores mencionados.

Agradecimientos

Al Dr. Ricardo Klimek Gamas, quien diseñó y construyó el aparato de electroforesis horizontal y la fuente de poder regulada utilizados en el presente trabajo. Al Ing Sergio Sabanero Meza, quien sangró los individuos del presente estudio. Al Téc. en Acuicultura Nicolás Hernández Zárate, por su colaboración a bordo de la lancha y en el trabajo de campo.

Referencias bibliográficas

ALAE, R.N. (1993). El pescado blanco (género *Chirostoma*) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, Composición de especies. *Ciencia Pesquera* (9) 113-128

ALAYE, R.N. y M.C. Rincón. 1994. Estudio del polimorfismo de Hemoglobina para identificar especies del género *Chirostoma* del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México (en prensa).

ANDRADE, E.T. 1990. Desarrollo embrional y larval de *Chirostoma patzcuaro* (Meek, 1902) y de los híbridos obtenidos por fecundación artificial con *Chirostoma grandocule* (Steindachner, 1894) (Pisces: Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Tesis Profesional: Escuela de Biología. Universidad Michoacana de S.N.H.88* p.

BARBOUR, C.D. 1973. A Biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae). A Species Flock from the Mexican Plateau. *Copeia*. N° 3:533-556.

BARBOUR, C.D. and B. Chernoff. 1984. Comparative morphology and morphometrics of the pescados blancos (genus *Chirostoma*) from Lake Chapala, Mexico. In: A.A. Echelle and Y. Kornfield (eds.) Evolution of Fish Species Flocks, pp 111-127. *University of Maine at Orono Press. USA.*

BODALY, R. 1977. Evolutionary divergence between currently sympatric lake Whitefish, *Coregonus clupeaformis* in the Yukon territory. *Ph D. Thesis. The University of Manitoba, Canada.*

CHEVASSUS, B. 1979. Hybridization in salmonids: results and perspectives. *Aquaculture* 17:114-128.

ESTRADA, R., M.C. 1990. Verificación a nivel experimental de los híbridos entre *Chirostoma estor* y *Chirostoma grandocule* (Pisces: Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Mich. México. *Tesis*

- profesional. *Escuela de Biología. Universidad de Michoacana de SNH.*
- HUBBS, C.L. 1955. Hybridization between fish species in Nature. *Syst. Zool.* 4:1-20-
- KLIMEK, R. 1987. Chinampas y canales acuícolas en el Lago de Pátzcuaro. En: Eutroficación y Canales Acuícolas en el Lago de Pátzcuaro. *Acuavisión. Revista Mexicana de Acuicultura. Año II. N° 10.*
- 1989. Eutroficación del Lago de Pátzcuaro. Lab. de Limnología y Biogeoquímica. CRIP-Pátzcuaro. Instituto Nacional de Pesca. En prensa.
- LEDESMA, A.P.C. 1990. Análisis de fases ontogénicas primarias y reconocimiento del híbrido obtenido por fecundación artificial entre *Chirostoma attenuatum* y *Chirostoma pátzcuaro* (Pisces Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Tesis Profesional. Esc. de Biología. Universidad Michoacana de SNH.* 91 p.
- LIZARRAGA, E.Y. 1981. Comparación de tallas, pesos, sexos y relaciones biométricas del pescado blanco, *Chirostoma estor*, a partir de la captura comercial en el lago de Pátzcuaro, Mich. *Tesis Profesional. CICIMAR, IPN.* 31 p.
- MARTIN DEL CAMPO, R. 1940. Los vertebrados de Pátzcuaro, *An Inst. de Biología, UNAM*, 11:481-492.
- MAY, B. ET AL 1975. Biochemical Genetic variation in pink and chum salmon: inheritance of intraspecific introgression following massive hybridization of hatchery stocks, in Bernie, M. *M.Sc. Thesis.*
- MAYR, E. 1973. Animal species and evolution. *The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts. Cap. 6.*
- MILLER, R.R. 1968. Two new fishes of the genus *Ciprinodon* from the Cuatro Ciénegas basin, Coahuila, México. *Occ. Papers Mus Zool. Univ. Michigan* 659:1-15.
- OSEGUERA, F.L. 1990. Caracterización morfológica de estudios embrionarios y juveniles de *Ch. grandocule* Steindachner y *Ch attenuatum* Meek, del Lago de Pátzcuaro, Mich. Méx. *Tesis Profesional. Esc. de Biología. U.M.S.N.H.* 108 p.
- RAKOCINSKI, C. 1980. Hybridization and introgression between *Campostoma ohigolepis* y *C. anomalum pullum* (Cypriniformes: Cyprinidae). *Copeia, N° 4:* 584-593.
- RUBINOFF, Y. 1961. Raising the Atherinid fish, *Menidia menidia*, in the Laboratory. *Copeia* 2: 242-244 en Estada, M.C. 1990.
- SIMON, R.C. and R.E. Noble. 1968. Hybridization in *Oncorhynchus* (Salmonidae). I. Viability and inheritance in artificial crosses of chum and pink salmon. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 97:109-118.
- SMITH, G.R. 1973. Analysis of several hybrid cyprinid fishes from Western North America. *Copeia, N° 3.*
- TURNER, J. and R. Liu. 1977. Extensive interspecific generic compatibility in the new world killifish, genus *Cyprinodon*. *Copeia, N° 2.*
- WILSON, A.C., Carlson, S.S. and T.J. White. 1974. Two types of molecular evolution evidence from studies of interspecific hybridization. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 71:2843-2847.
- WILSON, A.C., Carlson, S.S. and T.J. White. 1977. Biochemical evolution. *Ann. Rev. Biochem.* 46:573-639.