



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EVALUACIÓN MORFOMÉTRICA DE TRES ESPECIES DE
TORTUGA DE LA FAMILIA Kinosternidae (Testudines) A
PARTIR DE MODELOS MORFOMÉTRICOS BASADOS EN
SISTEMAS DE ECUACIONES SIMULTÁNEAS**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Remedios Nava Díaz



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr Víctor Hugo Reynoso Rosales**

(2010)



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.

Hoja de datos del Jurado

1. Datos del alumno

Nava
Díaz
Remedios
53 42 69 80
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
30211077-5

2. Datos del tutor

Dr
Víctor
Hugo
Reynoso
Rosales

3. Datos del sinodal 1

Dr
Gerardo
Rivas
Lechuga

4. Datos del sinodal 2

M en C
Juana
Margarita
Garza
Castro

5. Datos del sinodal 3

M en C
Ubaldo
Guzmán
Villa

6. Datos del sinodal 4

Dr
Juan
Rivera
Cázares

7. Datos del trabajo escrito

Evaluación morfométrica de tres especies de tortuga de la Familia Kinosternidae (Testudines) a partir de modelos morfométricos basados en sistemas de ecuaciones simultáneas
89 pp.
2010

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a Margarita Garza y Víctor Hugo Reynoso por haberme aceptado en el laboratorio cuando buscaba un proyecto en el cual trabajar, por haber confiado en mí, pero sobretodo, por haber compartido su invaluable tiempo conmigo.

Al resto del jurado, Dr. Gerardo Rivas, M. en C. Ubaldo Guzmán y Dr. Juan Rivera les agradezco que hayan revisado los borradores con el interés y compromiso con que lo hicieron. Cada comentario y sugerencia suyos enriqueció esta tesis.

Reconozco también el apoyo fundamental que recibí por parte de los curadores y laboratoristas de las colecciones que revisé: Dr. Adrián Nieto y M. en C. Edmundo Pérez (Facultad de Ciencias, UNAM), M. en C. Juan Carlos López Vidal (IPN) y Sr. Armando Borgonio (CNAR-IBUNAM).

Por otro lado, quiero expresar mi gratitud a mis padres por haberme apoyado durante todo este proceso y por haberme retado en cierta manera a titularme. Gracias por haberme acompañado a buscar tortugas. A mi hermano, el chafa, le agradezco su cariño y sus muestras de interés en cada empresa que he iniciado.

También quiero reconocer a mis amigos de la Facultad Luis (Master), Kiyu (hermano), Marta (Drosi), Jessica (Wera) y Lucía, de quienes he aprendido tanto. Les deseo la mejor de las suertes.

A Jerónimo le quiero dar las gracias por ir conmigo a tantos y tantos lados, por haberme escuchado y por ser el amigo que es ¡MRT! También quiero expresar mi gratitud a Yescas, Andrei y Paul con quienes desde la P9 he disfrutado buenos momentos.

Aunque no participaron de manera directa en el desarrollo de esta tesis ni contribuyeron a la misma, quiero agradecer a mis amigas de PUMAS: July, Mess, Bren, Yaki, Pato y Paolis porque hicieron más amena la espera del título y nunca dejaron de apoyarme. Gracias "equipo".

También quiero dar las gracias al herpetoequipo por sus consejos a la hora de elaborar los manuscritos y lidiar con los trámites de la titulación, por haber ido a las prácticas (de fucho) y por ser gente tan linda. Gracias Adriana González, Wen, Alberto, Omar y Erika.

Fiando en el instinto que me empuja,
desprecio los peligros que señalas.
«El ave canta aunque la rama cruja,
como que sabe lo que son sus alas».

Erguido bajo el golpe en la porfía,
me siento superior a la victoria.
Tengo fe en mí; la adversidad podría,
quitarme el triunfo, pero no la gloria.

Salvador Díaz Mirón (*A Gloria*)

Ad Maiorem Dei Gloriam

San Ignacio de Loyola

CONTENIDO	Página
I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	2
III. OBJETIVOS	
3.1 Objetivo general	6
3.2 Objetivos particulares	6
IV. HIPÓTESIS	7
V. ANTECEDENTES	
5.1 Familia Kinosternidae	8
5.2 <i>Claudius angustatus</i>	9
5.3 <i>Kinosternon</i>	10
5.4 <i>K. integrum</i>	11
5.5 <i>K. leucostomum</i>	13
5.6 Estudios morfométricos en el orden Testudines	14
5.7 Descripción del espacio fenotípico	15
VI. MATERIAL Y MÉTODO	
6.1 Ejemplares revisados	17
6.2 Toma de datos	19
6.3 Construcción de los modelos morfométricos	25
6.3.1 Análisis de datos	25
6.3.2 Teorema del Límite Central	26
6.3.3 Correlaciones lineales	26
6.3.4 Ecuaciones de regresión	27
6.3.5 Delimitación del espacio fenotípico	27
6.3.6 Predictibilidad de los modelos	28
6.3.7 Capacidad de determinación de los modelos	29
6.4. Aplicación filogenética de los modelos	29

VII. RESULTADOS	
7.1 Estadística descriptiva.....	31
7.2 Modelos morfométricos	32
7.2.1 Modelo morfométrico de <i>Kinosternon integrum</i>	37
7.2.2 Modelo morfométrico de <i>K. leucostomum</i>	42
7.2.3 Modelo morfométrico de <i>Claudius angustatus</i>	48
7.2.4 Espacio fenotípico	51
7.2.5 Predictibilidad de los modelos	53
7.2.6 Capacidad de determinación de los modelos	60
7.3 Aplicación filogenética de los modelos	62
VIII. DISCUSIÓN	64
8.1 Modelos morfométricos	65
8.1.1 Modelos morfométrico de <i>Claudius angustatus</i>	65
8.1.2 Modelo morfométrico de machos, hembras y juveniles	66
8.1.3 Modelos morfométricos poblacionales de <i>Kinosternon integrum</i>	67
8.2 Espacios fenotípicos	68
8.3 Predictibilidad de los modelos	69
8.4 Capacidad de determinación de los modelos	69
8.5 Aplicaciones de los modelos morfométricos	71
8.6 Valoración del método.....	72
IX. CONCLUSIONES	76
X. BIBLIOGRAFÍA	78
XI. APÉNDICES	
11.1 Apéndice 1	84
11.2 Apéndice 2	86
11.3 Apéndice 3	87
11.4 Apéndice 4	88
11.5 Apéndice 5	89

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución de la familia Kinosternidae.....	8
Figura 2. Mapa de distribución de <i>Claudius angustatus</i>	9
Figura 3. <i>Claudius angustatus</i>	10
Figura 4. Mapa de distribución de <i>Kinosternon integrum</i>	12
Figura 5. <i>Kinosternon integrum</i>	12
Figura 6. Mapa de distribución de <i>Kinosternon leucostomum</i>	13
Figura 7. <i>Kinosternon leucostomum</i>	14
Figura 8. Mapa con las localidades de donde provienen los ejemplares	19
Figura 9. Toma de medidas morfométricas	22
Figura 10. Toma de medidas morfométricas	23
Figura 11. Comparación de los escudos del plastron de <i>C. angustatus</i> y <i>K. integrum</i>	24
Figura 12. Normalidad y número de correlaciones en los remuestreos de <i>K. integrum</i>	49
Figura 13. Red de correlaciones de los diferentes taxa.....	50
Figura 14. Representación del espacio fenotípico de la familia Kinosternidae	52
Figura 15. Representación del espacio fenotípico del género <i>Kinosternon</i>	52
Figura 16. Representación del espacio fenotípico de las poblaciones de <i>K. integrum</i>	54
Figura 17. Distribución del error de predicción de los modelos de <i>K. integrum</i> y <i>K. leucostomum</i>	56
Figura 18. Distribución del error de predicción del modelo de <i>K. integrum</i>	58
Figura 19. Redes de correlaciones de las poblaciones de <i>K. integrum</i>	59
Figura 20. Árbol filogenético con caracteres mapeados	63

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Poblaciones obtenidas para <i>K. integrum</i>	18
Cuadro 2. Comparación de medidas morfométricas de los escudos plastrales	24
Cuadro 3. Estadísticos del largo del caparacho para <i>C. angustatus</i> , <i>K. integrum</i> y <i>K. leucostomum</i>	31
Cuadro 4. Estadísticos del largo del caparacho para las poblaciones de <i>K. integrum</i>	32
Cuadro 5. Número de regresiones de los modelos morfométricos	34
Cuadro 6. Número de correlaciones por variable y por modelo	35
Cuadro 7. Matriz de correlaciones de <i>K. integrum</i>	36
Cuadro 8. Sistema de ecuaciones del modelo de <i>K. integrum</i>	37
Cuadro 9. Matriz de correlaciones de <i>K. leucostomum</i>	41
Cuadro 10. Sistema de ecuaciones del modelo de <i>K. leucostomum</i>	42
Cuadro 11. Matriz de correlaciones de <i>C. angustatus</i>	47
Cuadro 12. Sistema de ecuaciones del modelo de <i>C. angustatus</i>	48
Cuadro 13. Límite inferior del espacio fenotípico de los diferentes taxa	51
Cuadro 14. Límite inferior del espacio fenotípico de las poblaciones de <i>K. integrum</i>	53
Cuadro 15. Desempeño de los modelos del género <i>Kinosternon</i> y de las especies <i>K. integrum</i> y <i>K. leucostomum</i>	55
Cuadro 16. Comparación entre valores inferidos por el modelo de <i>K. integrum</i> y los valores reales.....	56
Cuadro 17. Comparación entre los valores inferidos por los modelos poblacionales de <i>K. integrum</i> y los valores reales.....	57
Cuadro 18. Ejemplares asignados correctamente a su taxa.....	61
Cuadro 19. Ejemplares asignados correctamente por el modelo de <i>K. leucostomum</i>	61

I. RESUMEN

Se empleó el método morfométrico basado en un sistema de ecuaciones simultáneas para estudiar la forma de la concha y la cabeza en tortugas. En este estudio se usaron caracteres que no son modificados por los métodos empleados en la fijación de los ejemplares favoreciendo el que los modelos fueran más precisos. Se incluyeron 24 variables de la concha y la cabeza, siendo estas estructuras comúnmente estudiadas y reportadas en trabajos taxonómicos y ecológicos. Se obtuvieron modelos morfométricos que describen la estructura de los taxa estudiados: familia Kinosternidae, género *Kinosternon* y las especies *K. integrum* y *K. leucostomum*. También se obtuvieron siete modelos poblacionales de *K. integrum*. Además se generaron modelos para adultos, hembras, machos y juveniles por medio de los cuales se observó que las hembras muestran mayor variación de la forma de la concha y la cabeza. No se obtuvo el modelo para *Claudius angustatus* porque las variables se correlacionaban débilmente entre sí. A pesar de tener una apariencia externa disímil, las tres especies de tortuga presentaron un patrón de correlaciones entre la longitud de algunas partes de la concha y la cabeza lo que se ve reflejado en los modelos a nivel de familia y género. Esto es confirmado por el hecho de encontrar pendientes iguales para varias correlaciones entre los diferentes modelos.

Los modelos permiten inferir valores desconocidos de las variables de una manera precisa, siendo las diferencias del orden de centésimas de milímetros. Sin embargo, al determinar los ejemplares a nivel interespecífico el desempeño fue bajo cuando se tomaron pocas regresiones del modelo (61.1%) aunque éste mejora al incorporar un número mayor de regresiones (78.6%). Pero al separar ejemplares de dos familias diferentes, Kinosternidae vs. Emydidae, el desempeño fue del 100%.

Palabras clave: *Kinosternon integrum*, *Kinosternon leucostomum*, *Claudius angustatus*, morfometría, correlaciones, modelo morfométrico, sistema de ecuaciones simultáneas.

II. INTRODUCCIÓN

En la actualidad los métodos moleculares han ido desplazando a los métodos morfométricos en estudios taxonómicos y de sistemática. Como resultado, las hipótesis filogenéticas más recientes de grupos importantes han sido generadas a partir de datos moleculares (Vidal y Hedges, 2008). En general, las hipótesis moleculares y morfológicas coinciden, y las diferencias encontradas se deben a diferencias en los métodos empleados de análisis o a grupos con relaciones débilmente soportadas (Fujita *et al.*, 2004; Van Hazel *et al.*, 2006).

Existen algunos estudios que comparan resultados filogenéticos morfológicos y moleculares en tortugas. Fujita *et al.* (2004) emplearon un intrón nuclear como marcador e incluyeron seis caracteres osteológicos y de músculo para apoyar la monofilia de la superfamilia Trionychoidea y sus relaciones, según lo propuesto previamente por Gaffney y Meylan (1988). Los resultados soportan las relaciones propuestas para las cuatro familias involucradas (Kinosternidae, Dermtemydidae, Trionychidae y Carretochelydidae) pero no apoyan la monofilia de Trionychoidea contrastando con resultados de los estudios de Shaffer *et al.* (1997) basados en datos morfológicos que sí apoyan su monofilia.

A nivel de especie, *Sternotherus depressus* fue postulada como una especie nueva dentro de la familia Kinosternidae a partir de las diferencias morfológicas detectadas con respecto a otras especies del género. No obstante la evidencia morfológica, se tuvieron que efectuar análisis moleculares para confirmar su identidad taxonómica (Walker *et al.*, 1998).

Las investigaciones ecológicas también han ido incorporando análisis moleculares en diversos rubros como las pruebas de paternidad para determinar poliandria (Uller y Olsson, 2008) o en pruebas de toxicidad en levaduras (Srikanth *et al.*, 2005). En tortugas se ha estudiado la genética de poblaciones con información molecular (Schwartz *et al.*, 2003). Sin embargo, los métodos que incluyen datos merísticos han mostrado una amplia aplicabilidad y mantienen su vigencia.

Basándose en métodos morfométricos se ha evaluado el esfuerzo reproductivo de hembras de tortugas (Whitfield y Tinkle, 1968; Litzgus *et al.*, 2008) y se han dado explicaciones a patrones de variación fenotípica a lo largo de gradientes ambientales por ejemplo (Lindsey, 1966; Angilletta *et al.*, 2004). En el caso del orden Testudines

los datos morfométricos generalmente se han usado para identificar características relacionadas con el sexo y la edad (Verdon y Donnelly, 2005; Bandas y Higgins, 2006) y para calcular tasas de crecimiento en relación con variables ambientales (Rowe, 1997).

Otro enfoque que generalmente han tomado los estudios morfométricos en tortugas ha sido la descripción de la estructura de la concha que en algunos casos ha sido asociada a variables ecológicas (Rivera, 2008) o ha sido analizada con fines de conservación (Rioux y Lapointe, 2007). Entre los métodos comúnmente empleados en los estudios morfométricos está el análisis de componentes principales por medio del cual se pudo clasificar a nivel poblacional 158 individuos de la tortuga *Geochelone radiata* basándose únicamente en la variación en la forma de la concha (Rioux y Lapointe, 2007). Un método alternativo es el análisis de discriminantes con el cual Lovich y Lamb (1995) separaron ejemplares de *Kinosternon baurii* y *K. subrubrum subrubrum* para lo cual emplearon medidas de la concha y del cráneo.

Recientemente se ha desarrollado un nuevo método que se fundamenta en la Teoría General de los Sistemas. Éste parte del principio de que los seres vivos pueden considerarse sistemas que pueden descomponerse en sus partes y la descripción de las partes que los componen, abarcando estructuras y las relaciones entre éstas, y dichas relaciones se explican por medio de modelos morfométricos definidos por sistemas de ecuaciones simultáneas. El sistema es visto como un todo que representa una limitante para el conjunto de variables (Zwick, 2001). No obstante que el método originalmente se desarrolló para ser aplicado a lagartijas de la familia Phrynosomatidae, éste ha sido utilizado satisfactoriamente en otros estudios herpetológicos demostrando su amplia aplicabilidad, junto con una precisión y predictibilidad suficientes para hacer comparaciones morfométricas intraespecíficas (Rivera-Cázares, 2009).

Este método permite calcular de manera conjunta los valores que pueden tomar las variables que incorpora el sistema, dado que las correlaciones entre las partes pueden ser entendidas como limitantes. Si se conocen las limitantes que existen en una estructura, en teoría, es posible calcular lo que puede o no existir en conjunto de acuerdo a dichas limitantes.

En el presente trabajo se eligieron tres especies de tortugas de la familia Kinosternidae las cuales aparecen bajo algún estatus en la Norma Oficial Mexicana

NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002). *K. integrum* y *K. leucostomum* bajo protección especial y *Claudius angustatus* como especie en peligro de extinción. Además, *K. integrum* es una especie endémica para México. Las tres especies incluidas tienen una amplia distribución en México y han sido afectadas por las actividades humanas (Ernst, 1989). Una de las razones por la cual se decidió trabajar con dicha familia es que los kinostérnidos son generalmente reportados en los listados faunísticos a lo largo de México siendo un componente común de la herpetofauna (Nieto y Pérez, 1998).

Para este estudio, el elegir dichas especies, y en particular las del género *Kinosternon* radica en que las claves de identificación de tortugas de la familia Kinosternidae distribuidas en México así como las descripciones de nuevas especies incluyen en gran medida caracteres que hacen referencia a proporciones entre las longitudes de escamas u otras partes de la concha (Smith y Smith, 1983; Ernst, 1989). Lo anterior confirma el común interés de los taxónomos en cuantificar diferencias en la forma entre diferentes especies, poblaciones o etapas ontogenéticas (Strauss y Bookstein, 1982).

A diferencia de Rivera-Cázares (2009) se excluyeron las extremidades y la cola a pesar de su importancia por ser susceptibles a modificarse de acuerdo a los métodos de fijación. Se definieron caracteres que fueran consistentes y que su forma y tamaño no variaran como consecuencia del método de fijación. Por lo que se trabajó con variables tomadas de la concha y de la cabeza siendo ambas partes del plan corporal comúnmente analizadas en estudios conductuales y ecofisiológicos (Domokos y Várkonyi, 2008; Rivera, 2008).

Es posible que este método pudiera ser de utilidad en estudios paleontológicos. Una de las contribuciones de Cuvier fue el principio de correlación el cual sostiene que se puede inferir la estructura total de un animal con sólo examinar unas cuantas partes (Mayr, citado en Fristrup, 2001). Como ejemplo, se puede citar a Cadena *et al.* (2007) quienes concluyeron que el material fósil que ellos encontraron en Colombia correspondía a una tortuga del género *Kinosternon*. Dicho material estaba integrado por un epiplastron, un hipoplastron, un periferal, dos costales y un hueso neural. A pesar de la escasez de material, incluso la edad del organismo pudo ser determinada. Sin embargo, los investigadores reconocieron la falta de material para poder determinar si se trataba de una especie extinta o viviente.

En el presente estudio se evaluó si el método basado en sistemas de ecuaciones simultáneas es útil para describir y comparar la forma de la concha de las tres especies estudiadas a nivel inter e intraespecífico. De ser así, se podría extender su uso a otras especies de la familia o del orden constituyendo así una herramienta más de las aproximaciones morfométricas y de los estudios taxonómicos.

III. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Generar modelos morfométricos basados en un sistema de ecuaciones lineales simultáneas con los que se pueda comparar la forma de las tortugas de varias especies de la familia Kinosternidae.

3.2 OBJETIVOS PARTICULARES

1. Generar un modelo morfométrico basado en un sistema de ecuaciones lineales simultáneas para cada una de las tres especies de la familia Kinosternidae con las que se trabajó: *Kinosternon integrum*, *K. leucostomum* y *Claudius angustatus*.
2. A partir del modelo morfométrico, definir el espacio fenotípico para cada una de las especies.
3. Comparar los modelos morfométricos y los espacios fenotípicos entre especies para identificar semejanzas o diferencias morfométricas.
4. A partir de las dos especies de *Kinosternon* estudiadas identificar patrones de correlación para el género que pudieran ser empleados en la diferenciación morfométrica a nivel de género.
5. A partir de las tres especies estudiadas identificar patrones de correlación para la familia Kinosternidae que pudieran ser empleados en la diferenciación morfométrica a nivel de familia.
6. A partir de los modelos morfométricos generados realizar un análisis comparativo de los coeficientes de las regresiones para probar hipótesis filogenéticas que se hayan propuesto para las especies estudiadas.

IV. HIPÓTESIS

El modelo morfométrico basado en ecuaciones lineales simultáneas será capaz de describir de manera precisa la estructura a partir de la cual se generó, inferir valores de las variables introducidas en el modelo y diferenciar, a partir de valores de variables, al taxón que define de otros taxa.

A su vez, los modelos morfométricos propios de cada taxón podrán ser comparados y diferenciados entre sí, constituyendo así una herramienta más para el estudio de la forma de diversos taxa además de que serán útiles para probar hipótesis filogenéticas.

V. ANTECEDENTES

5.1 Familia Kinosternidae

La familia Kinosternidae es exclusiva del continente americano y se distribuye desde Canadá hasta América del Sur (Alderton, 1988). Aparentemente estas tortugas se originaron en el continente americano ya que sólo ahí se han encontrado sus fósiles y su centro de diversificación ha sido ubicado en México. Son organismos de tamaño pequeño o mediano que miden desde 15 hasta 38 cm de largo del caparacho y que presentan hábitos semiacuáticos (Bonin *et al.*, 2006). En la actualidad la familia Kinosternidae está dividida en dos subfamilias: Staurotypinae y Kinosterninae (Ernst, 1989).



Fig. 1. Distribución de la familia Kinosternidae. Tomado de Iverson (1992).

El carapacho de las tortugas pertenecientes a esta familia puede ser aplanado o ligeramente abovedado. Tienen diez pares de huesos periféricos y veintitrés escamas marginales incluyendo la cervical. El número de escudo inframarginales está reducido a dos, el axilar y el inguinal (Hutchinson y Bramble, 1981). El plastrón varía en forma ya que en algunas especies es pequeño con forma de cruz mientras que en otras especies puede ser grande y estar bien desarrollado. El número de escudos plastrales puede variar de siete u ocho a diez u once. El plastrón puede presentar una o dos bizagras (Ernst, 1989).

A pesar de que las extremidades están desarrolladas para arrastrarse por el fondo del agua éstas presentan membranas entre los dedos. Las glándulas de almizcle, que están asociadas al puente, producen secreciones cuando la tortuga es molestada (Bonin *et al.*, 2006).

5.2 *Claudius angustatus*

Claudius angustatus es el único representante del género, el cual está comprendido dentro de la subfamilia Staurotypine junto con *Staurotypus*. Esta especie presenta hábitos acuáticos principalmente (Seidel, *et al.*, 1986). *C. angustatus* también llamada tortuga almizclera o chopontil ha sido declarada en peligro de extinción en la Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002). Esta especie se distribuye en el centro de Veracruz, el norte de Oaxaca y hacia el sur alcanzando el Norte de Guatemala y Belice pero no se le encuentra en la península de Yucatán (Bonin *et al.*, 2006).

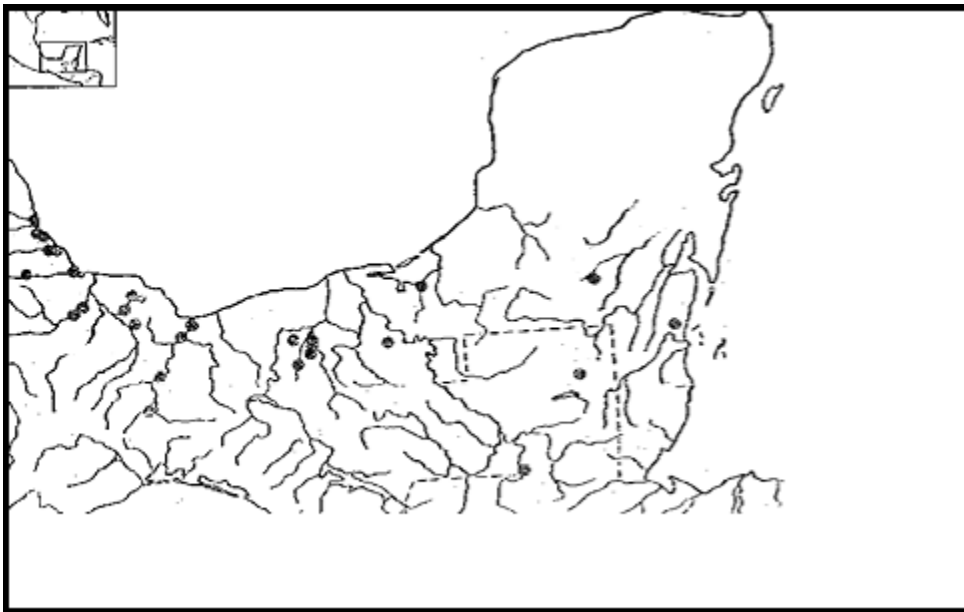


Fig. 2. Distribución de *C. angustatus*. Tomado de Iverson (1992).

El caparacho tiene forma oval con tres quillas marcadas fuertemente y no rebasa los 165 mm (Ernst, 1989). La primera escama vertebral es muy ancha y está en contacto con la cuarta escama marginal. Los escudo marginales son muy pequeños (Merchán, 1992). El plastron es de los más reducidos entre las tortugas modernas, no

tiene bisagras y sólo presenta siete escudos (Hutchinson y Bramble, 1981; Bramble *et al.*, 1984). El puente es en exceso angosto.

El resto del plastrón está conectado al caparacho por medio de un ligamento. Los escudos axilar e inguinal pueden no estar presentes. Los escudos gular y humeral están ausentes. Tanto el lóbulo plastral anterior como el posterior tienen forma triangular. El borde posterior del plastron es liso siempre. Los machos son más grandes que las hembras llegando a medir 16.5 y 15 cm. respectivamente. Los machos presentan colas más largas y gruesas que terminan en una especie de espina carnosa (Ernst, 1989).



Fig. 3. *C. angustatus*. Tomado de (Ernst, 1989).

5.3 *Kinosternon*

El género abarca desde Nebraska hasta el norte de Argentina pasando por México y América Central. Las tortugas de fango americanas son de tamaño pequeño a mediano (hasta 27 cm). Se reconocen 16 especies y 20 subespecies (Bonin *et al.*, 2006). Son tortugas acuáticas con carapachos ovalados y alargados y en la parte dorsal de éste pueden tener una, tres o ninguna quilla. El caparacho puede ser aplanado o abovedado.

El plastron de escamas de los kinostérninos modernos es muy similar al plastron generalizado de las tortugas testudinoideas pero es uno de los más derivados dentro de las tortugas criptodiras (Hutchinson y Bramble, 1981). El escudo abdominal está ausente mientras que el escudo humeral está dividido en dos escudos debido al desarrollo de una bisagra móvil a lo largo de la sutura epi-hioplastral (Hutchinson y

Bramble, 1981). Además, carecen del entoplastron lo que parece deberse al desarrollo de la bisagra anterior. (Alderton, 1988).

En el género *Kinosternon* el plastron es largo y puede ser ancho o angosto y cuenta con dos bisagras movibles siendo la bisagra anterior la que presenta más desarrollado (Hutchinson y Bramble, 1981). El lóbulo posterior es por lo general más grande que el anterior. El puente normalmente tiene una escama inguinal y la escama axilar puede estar ausente. El tamaño de la cabeza es generalmente reducido (Hutchinson y Bramble, 1981).

5.4 *Kinosternon integrum*

La tortuga casquito *Kinosternon integrum* es endémica para México y está sujeta a protección especial de acuerdo a la Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002). Es una de las tortugas más ampliamente distribuidas en México: su rango abarca el largo del Pacífico mexicano, desde Sonora hasta Oaxaca incluyendo Nuevo León, Durango y el suroeste de Tamaulipas (Iverson, 1992; Bonin *et al.*, 2006). A pesar de que se distribuye a lo largo de 13 grados de latitud y que va desde el nivel del mar hasta los 2500 msnm, *K. integrum* muestra poca variación geográfica en los rasgos de la historia de vida (Iverson, 1999).

Esta es una especie relativamente grande: los machos pueden llegar a medir 210 mm y las hembras 195 mm (Macip-Ríos, 2005; Bonin *et al.*, 2006). La identificación del sexo de estas tortugas se basa en las diferencias entre géneros debidas al dimorfismo sexual: ambos géneros poseen una espina terminal en la cola pero los machos generalmente poseen una cola y espina más largas además de que los machos suelen ser más grandes que las hembras (Bonin *et al.*, 2006).

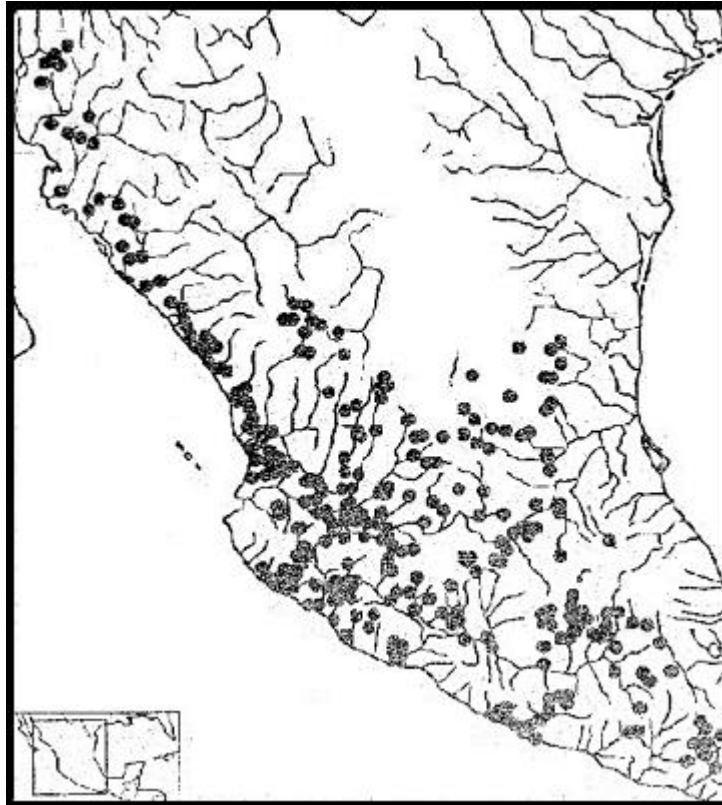


Fig. 4. Distribución de *K. integrum*. Tomado de Iverson (1992).



Fig. 5. *K. integrum*. Tomado de (Ernst, 1989).

5.5 *Kinosternon leucostomum*

De acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002), la tortuga casquito de labios blancos se encuentra bajo protección especial. *K. leucostomum* se distribuye desde el centro de Veracruz hasta Colombia, Ecuador y probablemente en el noroeste de Perú (Iverson, 1992). En la actualidad se reconocen dos subespecies: *K. l. postinguinale* y *K. l. leucostomum*. La primera se distribuye en las vertientes del Pacífico y Atlántico desde el río San Juan en Nicaragua hasta el norte de Perú pasando por Colombia y Ecuador. *K. l. leucostomum* habita las vertientes del Atlántico a alturas por debajo de los 300 msnm. Se le encuentra en el centro de Veracruz, al sur de la península de Yucatán, Belice, Guatemala y el Norte de Nicaragua. El caparacho de esta subespecie es alto y su plastron es grande.

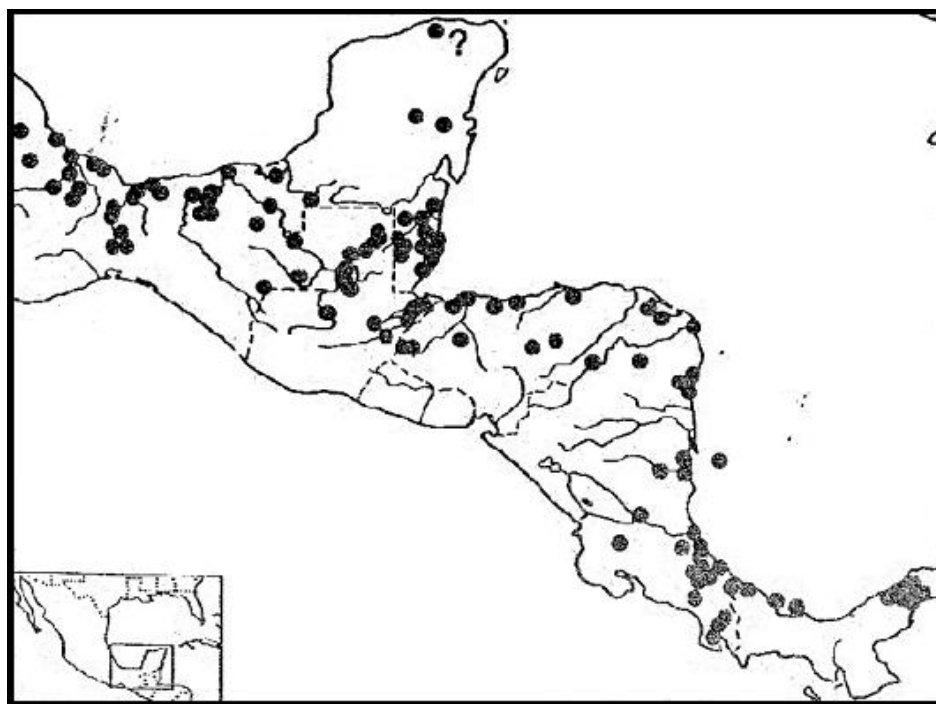


Fig. 6. Distribución de la *K. leucostomum*. Tomado de Iverson (1992).

En general esta especie sólo presenta una bisagra, ubicada el lóbulo anterior. Dicha bisagra muestra una gran movilidad, que permite que el plastrón cierre completamente la concha (Hutchinson y Bramble, 1981). La cabeza es de tamaño medio y tiene un hocico redondeado que se proyecta hacia el frente con el que se alimenta principalmente de insectos (Merchán, 1992). Los machos son más grandes que las hembras, alcanzando los 17.4 cm mientras que las hembras llegan a medir 15.8 cm. Los machos presentan cabezas más anchas y colas más largas (Ernst, 1989).



Fig. 7. *K. leucostotmum*. Tomado de (Ernst, 1989).

5.6 Estudios morfométricos en el orden Testudines

Para el género *Kinosternon*, Iverson (1976) usó proporciones entre caracteres que permiten diferenciar entre tres especies de tortugas de dicho género en Belice. Lamb (1983) implementó un análisis discriminante en el que se incluían caracteres de la concha y del cráneo con el fin de determinar específicamente poblaciones de *Kinosternon* en Carolina del Sur. Tal análisis demostró ser eficiente para asignar acertadamente las poblaciones a *K. subrubrum* o a *K. bairii* contribuyendo así a la diferenciación de tortugas que por sus caracteres morfológicos son frecuentemente determinadas erróneamente (Lovich y Lamb, 1995).

A su vez, Ernst *et al.* (1988) compararon la forma de la concha entre tortugas del complejo *Kinosternon minor* para lo cual realizaron un análisis de funciones discriminantes y regresiones lineales tomando en cuenta el dimorfismo sexual pero excluyendo a los juveniles. Sus resultados señalan que en comparación con el plastron, el caparacho es el componente de la concha más divergente. Además observaron que la variación en la forma del caparacho parece estar más limitada en hembras que en machos (Ernst *et al.*, 1988).

En otro estudio se tomaron en cuenta 39 variables del caparacho y plastron para asignar ejemplares de *Geochelone radiata* provenientes de siete sitios diferentes por medio de varios análisis con múltiples variables (Rioux y Lapointe, 2007). El análisis de componentes principales reveló que cerca del 75% de la variación se debió al tamaño y no a la forma. Por otro lado, el análisis discriminante permitió asignar

correctamente 50% de los ejemplares a su sitio de origen cuando éstos eran tratados por separado y alcanzó 83% cuando los sitios se agruparon en tres grupos de acuerdo a un análisis de conglomerados de K medias. Anteriormente se habían usado marcadores de microsatélite con los que se logró asignar correctamente 87% de los ejemplares (Rioux y Lapointe, 2007).

5.7 Descripción del espacio fenotípico

Rivera-Cázares (2009) define al espacio fenotípico como el conjunto de fenotipos posibles para un taxón. El espacio fenotípico puede definirse de una manera sencilla con base en todas las combinaciones posibles entre dos variables (Pigliucci, 2007) o utilizando un sistema de ecuaciones simultáneas que describa al espacio fenotípico (Rivera-Cázares, 2009). Con el sistema de ecuaciones simultáneas se puede simular la variabilidad total esperada para el plan corporal del taxón y en consecuencia, establecer la estructura y los límites del espacio fenotípico desde una perspectiva sistémica.

Se han hecho varios análisis de la estructura del espacio fenotípico de algunos taxones con base en un número limitado de caracteres morfométricos logrando así la reducción de la dimensionalidad. Raulp y Michelson (1965) representaron el espacio fenotípico de moluscos con cuatro dimensiones. Kendrick (2007) estudió el espacio fenotípico de ciertos equinodermos de la clase Crinoidea incluyendo únicamente dos variables.

Langlade *et al.* (2005) definieron un espacio con 38 variables para un híbrido entre las herbáceas *Antirrhinum charidermi* y *A. majus* en donde cada eje representa la variación entre cada uno de los valores coordinados. Encontraron que tres componentes describen la mayor parte de la variación del tamaño y forma. Esto permite definir un espacio alométrico con las tres variables donde cada especie puede ser representada como una nube de puntos.

Por su parte, Pigliucci (2007) define el espacio fenotípico de otra herbácea, *Arabidopsis thaliana*, con dos variables, una relacionada a la ontogenia y otra a la historia de vida: el número de hojas y el tiempo en el que florecen. En la gráfica de dos dimensiones generada por Pigliucci (2007) es evidente que hay áreas vacías en las cuales las combinaciones de las variables analizadas no existen.

VI. MATERIAL Y MÉTODO

6.1 EJEMPLARES REVISADOS

Se revisaron ejemplares de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología de la UNAM, del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la UNAM y de la Colección Herpetológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN. Los ejemplares utilizados fueron colectados en varios estados y municipios de la República Mexicana. El número de catálogo de los ejemplares revisados se puede consultar en el Apéndice 1.

Para *K. integrum* se encontraron ejemplares provenientes de los estados de México, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Sinaloa y Tamaulipas. En cuanto a *K. leucostomum* se consiguieron ejemplares de los estados de Puebla, Veracruz, Tabasco y Yucatán. Las localidades con más ejemplares fueron los Tuxtlas (Ver.) y Cárdenas (Pue.) con nueve y seis ejemplares respectivamente. Villahermosa tiene cuatro registros, Jalahuí (Oax.) y San Isidro la Gringa (Oax.) tienen dos registros cada una. Las localidades con sólo un registro son Alvarado (Ver.), Balzapote (Ver.), Isla (Ver.), Minatitlán (Ver.) y Valladolid (Yuc.). Por su parte, todos los ejemplares conseguidos de *C. angustatus* fueron colectados en la localidad de Lerdo de Tejada en el Municipio del mismo nombre en el Estado de Veracruz (Figura 1).

En el caso de *K. integrum*, debido a la disponibilidad de ejemplares se construyeron conglomerados que representaban poblaciones las cuales se definieron con base en los datos de colecta de los ejemplares. Se escogieron localidades con al menos 5 registros para ser consideradas una población. Con el objetivo de contar con más datos para las poblaciones se incluyeron las colectas que se hubieran realizado dentro de la misma cuenca. Para determinar en qué cuenca se encontraban las localidades se hizo una revisión de mapas elaborados por el Instituto Nacional de Estadística y Geografía para cada estado representado en los muestreos. Aplicando el criterio anterior se obtuvieron ocho poblaciones para *K. integrum* (Cuadro 1).

Cabe señalar que en el resto del trabajo el término población se refiere a los conglomerados formados a partir del sitio de colecta porque se asume que los lugares

muestreados y la asociación de éstos representan verdaderas poblaciones. No hay razón aparente para pensar que la capacidad de locomoción de un individuo en particular no le permitiría atravesar el área de colecta durante su vida, de modo que se asumió que por lo menos hay posibilidad física para que cada animal colectado haya encontrado otro, y que la muestra represente, como resultado, una población reproductiva.

Cuadro 1. Poblaciones obtenidas para *Kinosternon integrum*.

Localidad	Región	Cuenca	Coordenadas geográficas	Altitud (msnm)
Arandas (27)	Lerma-Santiago	Santiago-Guadalajara	20°42'15.13"N, 102°20'45.71"O	2065
Tula (15)	El Salado	Sierra Madre	23° 0'0.22"N, 99°42'52.26"O	1165
Rio Presidio (11)	Rio Presidio-San Pedro	Rio Presidio	23°14'50.99"N, 106°10'28.74"O	60
Coalcomán (7)	Costa de Michoacán	Cachán	18°46'15.24"N, 103° 8'59.01"O	1064
Aguililla (6)	Costa de Michoacán	Rio Nixpa y otros	18°44'16.82"N, 102°47'8.73"O	920
Tonatico y Malinalco (7)	Río Pánuco	Pánuco	18°48'31.78"N, 99°34'25.01"O	1800
Ojuelos de Jalisco (5)	El Salado	San Pablo	21°52'23.16"N, 101°35'24.73"O	2210
San Pablo Valle de Mitla (5)	Costa Chica-Rio Verde	Rio Atoyac	16°55'5.37"N, 96°21'41.12"O	1690

Además de los ejemplares propios de cada población de *K. integrum* se revisaron otros más para obtener un modelo para la especie que incluyera registros adicionales buscando cubrir una mayor parte del área de distribución de la especie. Para *K.*

leucostomum y *C. angustatus* la elección de los ejemplares no fue sistematizada por el bajo número de ejemplares disponibles.



Figura 8. Localidades de donde provienen los ejemplares utilizados en el trabajo. *K. integrum*: puntos (1. Arandas; 2: Tula; 3: Río Presidio; 4: Coalcomán; 5: Aguililla; 6: Tonicico y Malinalco; 7: Ojuelos de Jalisco; 8: San Pablo Valle de Mitla). *K. leucostomum*: rectángulos (A: Los Tuxtlas; B: Cárdenas; C: Villahermosa). *C. angustatus*: cruz (Lerdo de Tejada).

6.2 Toma de datos

En hojas de catálogo se registró la colección de la que provenía el ejemplar, su número de catálogo, señas particulares y la información contenida en cualquier etiqueta extra. Se identificó el sexo de los ejemplares considerando que los machos tienen una cola evidentemente más larga que termina en una espina de mayor tamaño (Bonin *et al.*, 2006). De acuerdo con Brauer-Robleda (2009) la longitud del caparacho a partir de la cual se puede identificar el sexo los ejemplares de *K. integrum* es de 12 cm. El largo recto del caparacho equivale a 84% del largo curvo del caparacho (Apéndice 2). Por lo que la

longitud a partir de la cual se podría identificar el sexo sería 10.08 cm. Por lo tanto, aquellas tortugas con una longitud menor a 10 centímetros fueron consideradas juveniles.

La identificación del sexo de los ejemplares de *K. leucostomum* y *C. angustatus* se realizó bajo el mismo criterio que señala a los machos con colas más largas y gruesas. En el caso de *K. leucostomum* el individuo más pequeño cuyo sexo no se pudo identificar midió 114.79 mm de largo de caparacho. Todos los ejemplares de *C. angustatus* eran adultos y su sexo fue fácilmente identificado.

Las medidas fueron tomadas con un calibrador digital tipo vernier con precisión de 0.01 mm por la misma persona. Se midieron 24 variables que se agruparon en 4 categorías: concha, caparacho, plastron y cabeza. Se incluyeron variables que comúnmente son reportadas en los estudios de tortugas y otras más que se han incluido en la construcción de los modelos morfométricos (Lamb, 1990; Germano, 1993, Rivera, 2008).

A diferencia de Rivera-Cázares (2009) no se midieron las extremidades ni la cola porque cuando las medidas son tomadas de partes blandas del organismo, el grado de distorsión debido a la preservación es de difícil estimación (Strauss y Bookstein, 1982). Es común que estas partes varíen con la forma de preparar el material para ser conservado. Por lo que solamente se usaron caracteres de estructuras duras que no se alteran con la curación.

Además se procuró cubrir las distintas regiones de la forma de la tortuga de manera homogénea por lo que se tomaron nueve medidas del caparacho, ocho medidas del plastron y siete medidas de la cabeza. Las medidas tomadas fueron las siguientes (Figs. 9 y 10):

Concha

- | | |
|--------|---|
| 1 (CL) | Largo máximo recto del caparacho en la línea media restando las hendiduras nugal y caudal |
| 2 (CW) | Ancho máximo recto del caparacho medido al nivel de la parte media del segundo escudo pleural |
| 3 (CH) | Alto total del caparazón al mismo nivel que el ancho |

Caparacho

- 4 (SEPW) Ancho del segundo escudo pleural al contacto con las marginales
- 5 (SEPL) Largo del segundo escudo pleural al contacto con el primer escudo pleural
- 6 (TVW) Ancho del tercer escudo vertebral en la parte media
- 7 (TVL) Largo del tercer escudo vertebral en la línea media
- 8 (SIMW) Ancho del sexto escudo marginal al contacto con los pleurales
- 9 (SIML) Largo del sexto escudo marginal al contacto con el quinto escudo marginal

Plastron

- 10 (PL) Largo del plastron en la línea media restando las hendiduras
- 11 (PW) Ancho del plastron entre la quinta y sexta placa marginal
- 12 (ABDW) Ancho del escudo abdominal
- 13 (ABDL) Largo del escudo abdominal
- 14 (APLW) Ancho del lóbulo plastral anterior
- 15 (APLL) Largo del lóbulo plastral anterior
- 16 (PPLW) Ancho del lóbulo plastral posterior
- 17 (PPLL) Largo del lóbulo plastral posterior

Cabeza

- 18 (HW) Ancho de la cabeza a la altura del borde posterior del hueso escamoso (Gaffney, 1972)
- 19 (HL) Largo de la cabeza a la altura de la cresta occipital. Ésta se puede detectar como una protuberancia en el cuello justo al final del cráneo (Gaffney, 1972)
- 20 (UJ) Largo de la mandíbula superior
- 21 (LJ) Largo de la mandíbula inferior
- 22 (POD) Distancia entre órbitas a la altura del borde posterior de las mismas
- 23 (OSD) Distancia entre hocico y parte anterior de la órbita
- 24 (ND) Distancia entre narinas

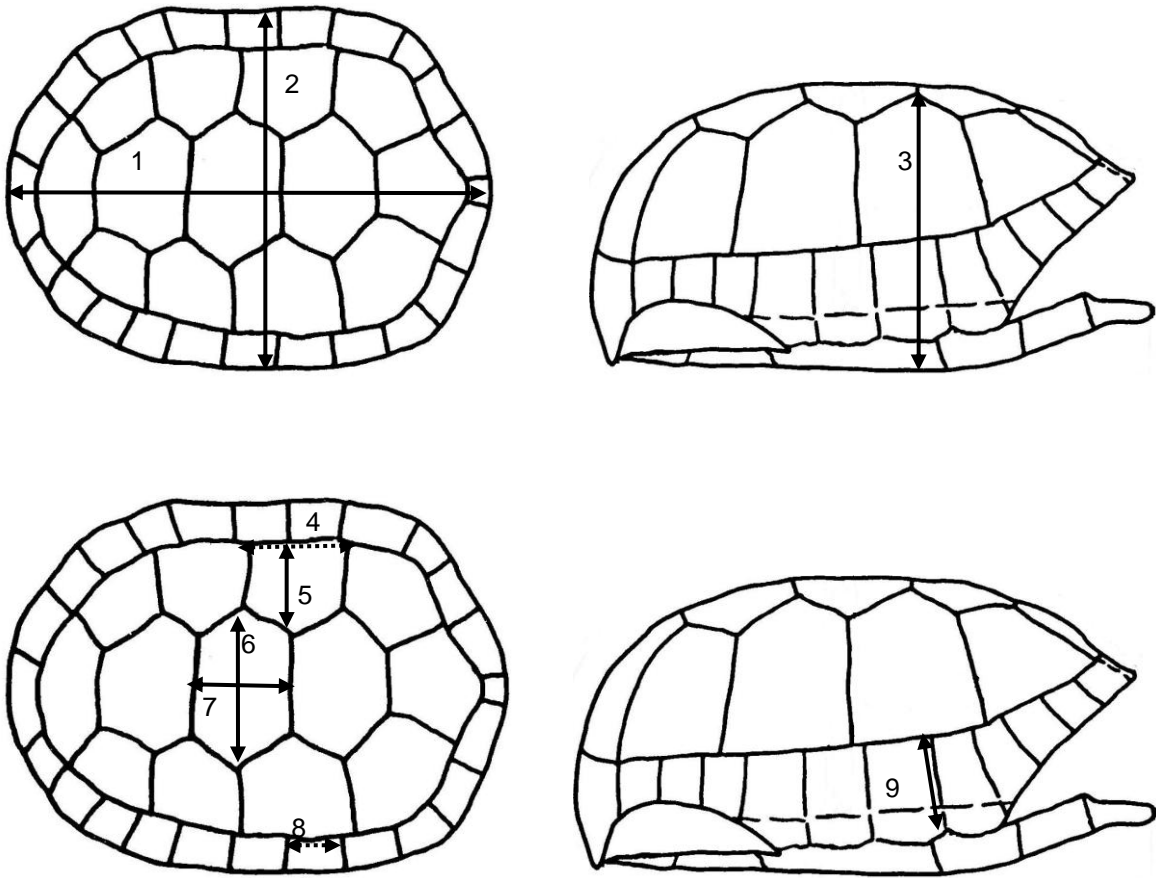


Fig. 9. Vistas dorsal y lateral de la concha donde se muestran algunas de las medidas tomadas. Modificado de Germano (1993).

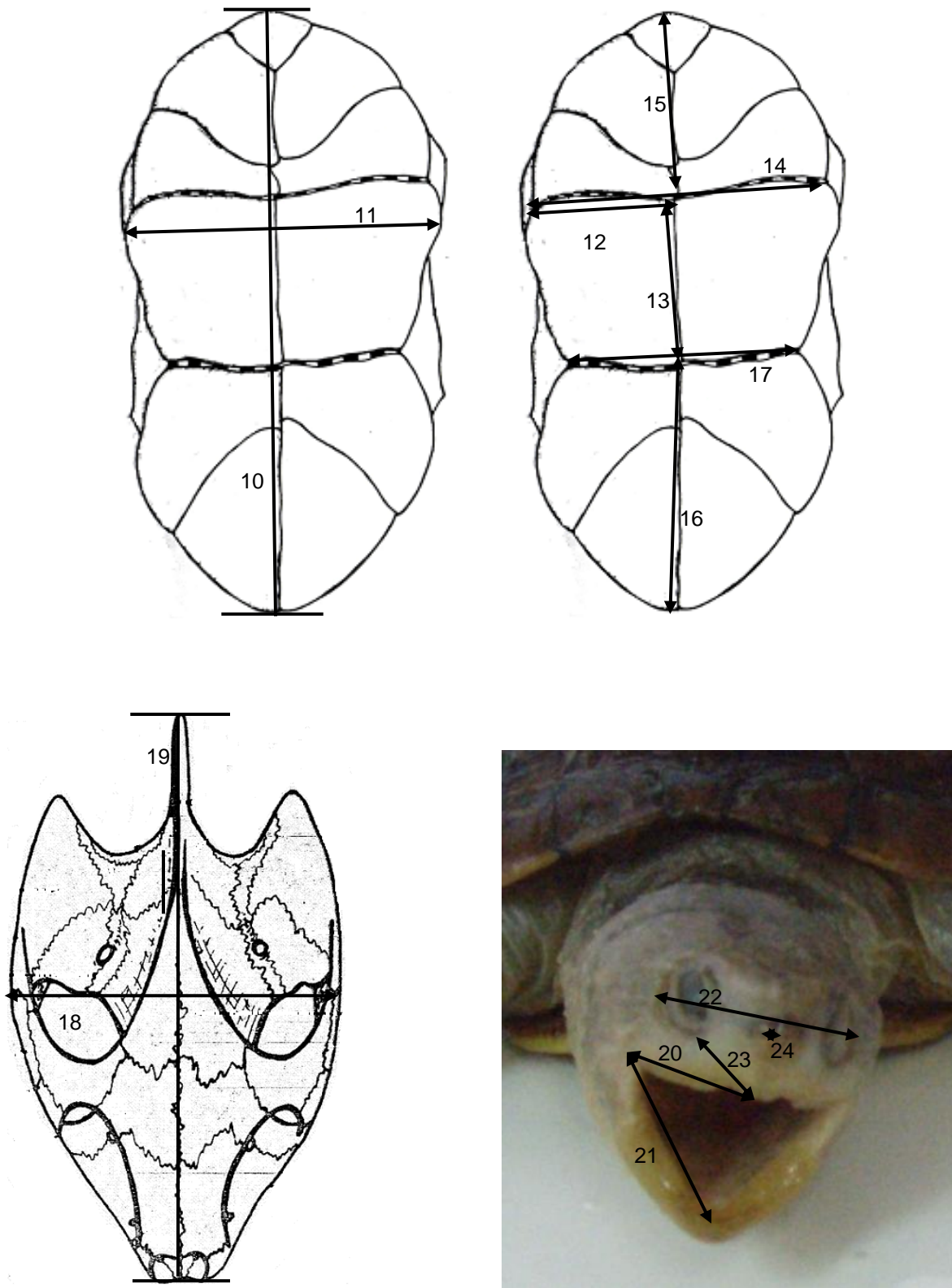


Fig. 10. Vistas de plastron y cráneo donde se muestran algunas de las medidas tomadas.
Modificado de Hutchinson y Bramble (1981); Ernst (1989).

De acuerdo con Hutchinson y Bramble (1981) los escudos plastrales de *Claudius* y *Kinosternon* no son homólogos pues en *Kinosternon* los pares pectorales y abdominales están ausentes, además de que cuentan con el escudo intergular (Figura 11). En el Cuadro 2 se señalan las estructuras del plastron involucradas en cuatro medidas de acuerdo con Hutchinson y Bramble (1981).

Cuadro 2. Escudos implicados en cuatro medidas del plastron de acuerdo a la definición de los mismos por Hutchinson y Bramble (1981). Sólo el escudo 8 no está pareado (intergular). Par 1: gular; par 3: humeral; par 6: femoral; par 7: anal. En *Kinosternon* el par 3 está dividido en a: humeral anterior y b: humeral posterior.

Medida	<i>Kinosternon</i>	<i>Claudius</i>
Largo del plastron	8, 1, 3a, 3b, 6, 7	1, 3, 6, 7
Ancho del escudo abdominal	3b	3
Largo del escudo abdominal	3b	3
Largo lóbulo plastral anterior	8, 1, 3a	1

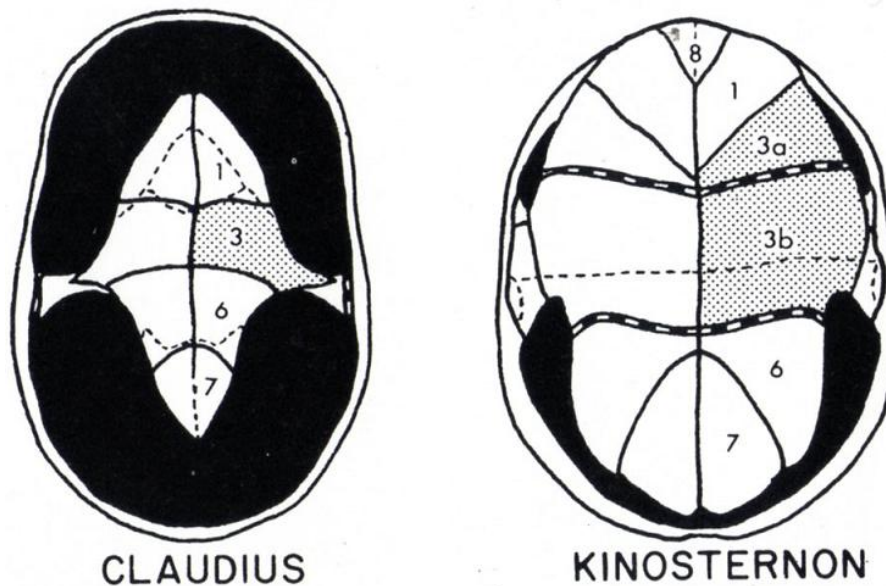


Figura 11. Vista ventral del plastron donde se muestran los escudos con la terminología propuesta por Hutchinson y Bramble (1981). 1: gular; 3: humeral; 6: femoral; 7: anal; 8: intergular; 3a: humeral anterior; 3b: humeral posterior.

6.3 Construcción de los modelos morfométricos

Se aplicó el método propuesto por Rivera-Cázares (2009) para obtener el modelo morfométrico y el espacio fenotípico. Todos los pasos de dicho método fueron cubiertos en el presente estudio, los cuales son descritos brevemente a continuación.

6.3.1 Análisis de datos

Los análisis se hicieron por especie (*K. integrum*, *K. leucostomum* y *C. angustatus*) y en el caso de *K. integrum* también se hicieron por sexo, edad y población. Con el programa Statgraphics Centurion XV.II se calculó la media, desviación estándar, sesgo estandarizado y curtosis estandarizada de cada población para cada variable.

Existen varios métodos para evaluar si la distribución se aproxima a la normal o no (estadísticos g , métodos gráficos, ajuste de bondad). Sin embargo, con frecuencia se asume que el evaluar la simetría (γ_1) y curtosis (γ_2) simultáneamente representa un criterio para evaluar la normalidad en la distribución de los datos (Zar, 1984). Una distribución simétrica tendrá un valor de $\gamma_1 = 0$ y las poblaciones que estén sesgadas negativa o positivamente tendrán un $\gamma_1 < 0$ y $\gamma_1 > 0$ respectivamente. Por otra parte, una población mesocúrtica tendrá un $\gamma_2 = 0$ y las poblaciones platicúrticas y leptocúrticas tendrán un $\gamma_2 < 0$ y $\gamma_2 > 0$ respectivamente (Zar, 1984). Ambos parámetros debían tener valores dentro del rango (-2, 2) para considerar la distribución de la variable como normal.

Dado que el número de ejemplares revisados de *K. integrum* permitía realizar un análisis por separado para cada sexo y considerando que la especie presenta dimorfismo sexual (Bonin *et al.*, 2006) se realizó un ANOVA con el programa SPSS 13.0 para observar si existía alguna diferencia entre los sexos para cada una de las 24 variables. Se realizó un ANOVA para cada variable para determinar si las medias diferían entre *K. integrum* y *K. leucostomum* y *C. angustatus*.

Por otro lado, de acuerdo con Rivera-Cázares (2009) el tener muestras pequeñas permite hacer inferencias con el modelo morfométrico que se aproximen lo más posible a los valores de las variables morfométricas a nivel de individuo. Por lo anterior se hicieron remuestreos aleatorios para obtener los datos de siete individuos de las poblaciones de

Arandas, Sinaloa y Tula de modo que fueran comparables con el resto de las poblaciones de *K. integrum*.

6.3.2 Teoría del límite central

De acuerdo al Teorema del Límite Central, cuando se realizan remuestreos aleatorios de tamaño n a partir de muestras estadísticas, las distribuciones muestrales de ciertas clases de estadísticos se aproximarán a la curva normal, independientemente de la forma de la población muestreada, a medida que el tamaño de la muestra se incremente (Zar,1984).

Se aplicó el teorema en aquellos casos en los que las variables de una población no se distribuyeran normalmente. El remuestreo se realizó de manera aleatoria obteniendo nuevos valores para todas las variables de la población o especie remuestreada. Se tomó el tamaño de muestra más pequeño posible (que tuviera una distribución normal) para que el remuestreo fuera lo más representativo posible. En el resto del trabajo dichos remuestreos serán señalados por medio de subíndices que indicarán el tamaño del remuestreo.

6.3.3 Correlaciones lineales

Con el programa Statgraphics Centurion XV.II se calcularon los coeficientes de correlación (r) y determinación (r^2) para cada par de variables. Se seleccionaron los pares de variables con un coeficiente de correlación igual o mayor a 0.95 y con un nivel de significancia de 0.05 para ser incluidos en el análisis. Con los pares seleccionados se construyeron matrices para cada población.

Con el fin de tener una representación gráfica que permita comparar los modelos en cuanto a la presencia de correlación entre las variables se construyeron mapas o redes donde cada variable incluida está representada y señalada por el número que tiene asignado en el apartado de obtención de medidas. La correlación está indicada por una línea recta que une al par de variables que se correlacionan con una $r \geq 0.95$ y una $p < 0.05$.

6.3.4 Ecuaciones de regresión

Para los pares de variables seleccionados se obtuvieron las ecuaciones de regresión lineal del tipo

$$Y_i = \hat{\beta}_0 + \hat{\beta}_i X_j$$

donde Y_i y X_j son variables morfométricas y $\hat{\beta}_0$ y $\hat{\beta}_i$ son constantes (Batschelet, 1979). Lo anterior fue hecho con el programa Statgraphics Centurion XV.II. A diferencia de Rivera-Cázares (2009) se calcularon todas las regresiones posibles a partir de la matriz de correlaciones, es decir, para cada par de variables correlacionadas ambas variables fueron definidas como variable dependiente e independiente de modo que de una correlación entre un par de variables se obtuvieron dos regresiones y no una. Se hizo esta modificación para contar con todas las funciones existentes entre los pares de variables correlacionadas y así contar con más elementos para calcular el valor de las variables.

Posteriormente se resolvieron todas las ecuaciones del sistema construido. Para esto se eligió la media de una variable y se resolvieron las ecuaciones en las que apareciera dicha variable. Posteriormente se resolvió el resto de las ecuaciones con los valores obtenidos en el paso anterior y se procedió así hasta que todas las ecuaciones fueron resueltas.

6.3.5 Delimitación del espacio fenotípico

Para construir el espacio fenotípico de cada población y especie se obtuvieron los valores de una variable seleccionada arbitrariamente dentro del rango -3σ a 3σ , con una diferencia de 0.2σ , de manera que se obtuvieron 31 valores incluyendo la media. Estos valores fueron sustituidos en las ecuaciones para calcular las demás variables.

Cada variable está definida únicamente por una ecuación en el cálculo del espacio fenotípico. En el caso de que se obtuvieran valores negativos se definió el valor límite para la variable. Por otro lado, en el caso de que no se obtuvieran valores negativos con -3σ se obtuvo para σ el valor límite inferior.

6.3.6 Predictibilidad de los modelos

Para verificar que el modelo sea un sistema de ecuaciones simultáneas se substituyó el valor de una variable elegida aleatoriamente y se resolvieron todas las ecuaciones del modelo. De ser un sistema de ecuaciones simultáneas, todas las ecuaciones deberían tener solución. Se probó la capacidad de los modelos para predecir valores de los ejemplares a partir de los cuales fueron generados y de ejemplares que no fueron considerados en la construcción de los modelos.

La capacidad de los modelos para inferir valores a partir de una sola medida se probó tomando al azar alguna de las variables incluidas en el espacio fenotípico como punto de partida para posteriormente resolver las regresiones. Una vez obtenidos los valores se calculó la diferencia entre el valor obtenido y el valor conocido del ejemplar. Esta diferencia se elevó al cuadrado y finalmente se hizo una suma de cuadrados.

También se aplicó la fórmula de la desviación estándar, al dividir la suma de cuadrados entre el número de diferencias.

$$\sum_i (x_i - x_e)^2/n$$

donde n es el número de variables en el modelo, X_e el valor esperado para cada variable y x_i la media de los valores proporcionados por el modelo de dicha variable.

En el caso de los modelos generados a partir de remuestreos se determinó su precisión para calcular los valores de las variables. Esto se hizo resolviendo todas las ecuaciones del modelo para después obtener la media de todos los valores obtenidos para cada una de las variables. Posteriormente se obtuvo la diferencia para cada variable entre la media original (aquella proveniente de los datos con los que se hicieron los remuestreos) y la media de todos los valores calculados por el modelo. Además, para evaluar el desempeño general de cada modelo se aplicó una función similar a la de la desviación estándar.

6.3.7 Capacidad de determinación de los modelos

En lo que se refiere a la capacidad de los modelos de asignar correctamente un ejemplar a alguna especie la evaluación se hizo trabajando al mismo tiempo con las regresiones de dos modelos. Se hizo el mismo cálculo para la suma de cuadrados y de la desviación estándar (índice de asignación) que se hicieron en las pruebas de predictibilidad de los modelos. Para decidir si un ejemplar pertenecía a una u otra especie, población o género se observó el valor de la desviación estándar. Basándonos en que los modelos describen de manera precisa la estructura a partir de la cual se construyeron, el modelo que generara el valor menor de σ era el modelo al cual pertenecía el ejemplar y por lo tanto a la especie, población o género descritos por el modelo. En el Apéndice 3 se muestra un ejemplo de cómo se procedió a clasificar los ejemplares.

6.4 Aplicación filogenética de los modelos

Después de generar los modelos de los taxa estudiados se identificaron aquellas correlaciones comunes entre dos o más modelos procediendo de lo general a lo particular. Es decir, primero se buscaron correlaciones compartidas para la familia, el género *Kinosternon*, las especies *K. integrum*, *K. leucostomum* y *Claudius angustatus*. Posteriormente se buscaron correlaciones comunes en los modelos del género y las especies y al final el análisis se hizo entre tres y dos especies abarcando todas las combinaciones.

Una vez identificadas las correlaciones compartidas por más de dos modelos se hizo una prueba de F con un nivel de significancia de 0.05% para probar si las regresiones de dichas correlaciones tenían pendientes iguales o no (Zar, 1984). Cuando la prueba señalaba pendientes iguales, se obtuvo la pendiente común. En el caso de las comparaciones entre dos pendientes se realizó una prueba de t con un nivel de significancia de 0.05%. De igual manera, para todo par de regresiones que demostró ser igual se obtuvo la pendiente común.

Posteriormente se construyó una matriz con setenta caracteres la cual se editó con el programa Mac Clade (versión 4.08) para después mapear dichos caracteres en el programa PAUP (versión 4.0). El árbol sobre el que se mapearon los caracteres se

construyó tomando en cuenta la serie de correlaciones encontrada para cada una de las tres especies, para el género *Kinosternon* y para la familia Kinosternidae. Dicho árbol era también congruente con otros árboles propuestos para el grupo (Hutchinson y Bramble, 1981; Seidel *et al.*, 1986; Iverson, 1992). En el árbol final se incluyeron únicamente las tres especies.

VII. RESULTADOS

7.1 Estadística descriptiva

A pesar de que se consiguieron más de 170 ejemplares de tortugas, algunos ejemplares tuvieron que ser descartados de los análisis porque no fue posible tomar algunas medidas de la cabeza debido a la forma en la que se prepararon para la conservación. Se emplearon en los análisis 102 ejemplares de *Kinosternon integrum*, 43 de *K. leucostomum* y 25 de *Claudius angustatus* (Cuadro 3). En el caso de las dos especies de *Kinosternon* se evaluaron las hembras, machos y juveniles por separado ya que así lo permitía el número de ejemplares revisados. Para *C. angustatus* el análisis fue específico, no se consiguieron juveniles y sólo los machos fueron evaluados por separado.

El tamaño de las muestras de las especies y poblaciones no fue homogéneo además de que las muestras incluían individuos de distinta edad lo que se reflejó en los valores de la media y desviación estándar. En los Cuadros 3 y 4 se muestran los estadísticos básicos para el largo del caparacho de las tres especies incluidas y las poblaciones de *K. integrum* respectivamente.

Cuadro 3. Estadísticos básicos para el largo del caparacho de las tres especies incluidas en el análisis. En paréntesis aparece el número de ejemplares medidos (N). Junto al promedio aparece la desviación estándar.

Especie	Promedio	Intervalo (máximo-mínimo)	Edad
<i>K. integrum</i> (102)	117.74 ± 36.15	162.08 (186.9 – 24.82)	41 hembras 27 machos 34 juveniles
<i>K. leucostomum</i> (43)	127.46 ± 28.43	122.81 (180.37 – 57.56)	11 hembras 23 machos 9 juveniles
<i>C. angustatus</i> (25)	115.14 ± 7.17	25.11 (126.06 – 100.95)	5 hembras 20 machos

Cuadro 4. Estadísticos básicos para el largo del caparacho de las poblaciones de *Kinosternon integrum*.

Población	Promedio	Intervalo (máximo-mínimo)	Edad adultos/juveniles
Arandas (27)	120.61 ± 23.92	81.39 (155.43 – 74.04)	19/8
Aguililla (6)	113.59 ± 22.83	54.08 (148.04 – 93.96)	3/3
Coacolmán (7)	140.93 ± 32.83	83.57 (172.3 – 88.73)	6/1
EdoMex (7)	135.48 ± 20.5	61.1 (160.49 – 99.39)	6/1
Oaxaca (5)	116.16 ± 17.02	44.36 (133.03 – 88.67)	4/1
Ojuelos (5)	136.67 ± 19.48	51.44 (159.44 – 108)	5/0
Sinaloa (11)	127.07 ± 30.72	89.4 (150.79 – 61.39)	9/2
Tula (15)	85.78 ± 62.62	162.08 (186.9 – 24.82)	6/9

Para realizar el análisis de varianza entre las tres especies se emplearon los datos de los adultos únicamente, excluyendo a los juveniles dado que solamente se contaba con ejemplares adultos para *C. angustatus*. Al comparar ambas especies del género *Kinosternon* sólo siete variables mostraron diferencias significativas. Las variables diferentes fueron el largo del sexto escudo marginal ($p= 0$), ancho del plastron ($p= 0.001$), ancho del escudo abdominal ($p= 0$), largo del escudo abdominal ($p= 0$), ancho lóbulo plastral anterior ($p= 0.038$), ancho lóbulo plastral posterior ($p= 0$) y la distancia entre el hocico y la parte anterior de la órbita ($p= 0.041$). En cuanto a las diferencias entre *K. integrum* y *C. angustatus* todas las variables mostraron diferencias significativas salvo la distancia entre las órbitas ($p= 0.483$). Lo mismo sucedió para la prueba entre *K. leucostomum* y *C. angustatus* donde la única diferencia se presentó en la distancia entre las órbitas ($p= 0.622$).

7.2 Modelos morfométricos

Se obtuvieron los modelos morfométricos de las dos especies del género *Kinosternon*. Ambos modelos están integrados por un sistema de ecuaciones simultáneas las cuales se obtuvieron de los modelos de regresión lineal entre pares de variables con un coeficiente de correlación igual o mayor a 0.95. No fue posible obtener un modelo para *Claudius angustatus* que cumpliera con los requisitos preestablecidos sin

embargo se generó un modelo para ser empleado en el resto de los análisis. Dicho modelo incorporó correlaciones con un coeficiente menor a 0.95 pero mayor a 0.90. Además se generaron modelos para la familia Kinosternidae y para el género *Kinosternon*. Para todas las poblaciones de *K. integrum* salvo la de Sinaloa se obtuvo un modelo morfométrico.

Dado que el número de ejemplares conseguidos para este estudio varió entre especies, sexos y edades se decidió construir los modelos con un número igual de ejemplares para cada categoría (sexo o especie). A pesar de que también se obtuvieron modelos para las muestras con números diferentes de ejemplares entre las categorías, los modelos empleados en los análisis fueron aquellos con uniformidad entre número de ejemplares. El número de correlaciones varió entre los conjuntos de datos de modo que los modelos podían incorporar pocas o casi todas las combinaciones entre las variables.

Se debe tomar en cuenta que el número de correlaciones no es igual al número de ecuaciones en el modelo ya que algunas variables sólo se relacionan entre sí (Cuadro 5). Para cada par de variables con un coeficiente de correlación igual o mayor a 0.95 se obtuvieron dos regresiones. Se debe considerar que las correlaciones en el caso de *C. angustatus* tienen un coeficiente de correlación menor a 0.95.

Además, al obtener los modelos morfométricos resultó evidente que hay variables que se correlacionan más frecuentemente con otras variables mientras que hay otras que se correlacionan con pocas o ninguna variable (Cuadro 6). A continuación se presentan la matriz de correlación de los modelos morfométricos de *K. integrum*, *K. leucostomum* y *C. angustatus* (Cuadros 7, 9 y 11 respectivamente), así como los sistemas de ecuaciones de los tres modelos (Cuadros 8, 10, 12).

Cuadro 5. Número de regresiones en los modelos morfométricos. En paréntesis aparece el número de regresiones de los modelos en los que se homogenizó la muestra. Los subíndices indican los el tamaño del remuestreo.

	Sexo	Número de regresiones
Kinosternidae	Adultos	28 (8)
	Hembras	44 (0)
	Machos	60 (6)
	Juveniles	NA
<i>Kinosternon</i>	Adultos + juveniles	76 (14)
	Hembras	6 (2)
	Machos	10 (10)
	Juveniles	52 (2)
<i>K. integrum</i>	Adultos + juveniles	198 (132)
	Hembras	0, 2 ₃ , 4 ₂
	Machos	12, 70 ₃ , 28 ₂
	Juveniles	20, 342 ₃ , 358 ₂
<i>K. leucostomum</i>	Adultos + juveniles	252 (192)
	Hembras	48
	Machos	112
	Juveniles	146
<i>C. angustatus</i>	Adultos	2*, 8 ₃ *
	Machos	6*

Cuadro 6. Número de correlaciones por variable y por modelo. La columna Prom contiene el promedio de correlaciones para cada variable en particular. La fila Total contiene el número total de correlaciones en un modelo y la fila Media contiene el promedio de correlaciones por variable en cada modelo en particular. NN: variables no consideradas por tener una distribución diferente a la normal. A: adultos; h: hembras; m: machos; j: juveniles; *int*: *integrum*; *leu*; *leucostomum*.

	Kinosternidae			<i>Kinosternon</i>						Prom
	A	H	M	A + J	A	H	M	<i>int</i>	<i>leu</i>	
X ₁	0	1	4	7	1	1	2	18	7	4.56
X ₂	1	2	4	10	0	0	1	13	16	5.22
X ₃	0	0	1	0	0	0	0	12	0	1.44
X ₄	1	0	3	2	0	0	1	11	16	3.78
X ₅	0	NN	6	4	NN	0	0	8	17	5.00
X ₆	0	0	3	0	0	0	0	3	17	2.56
X ₇	0	0	1	3	0	0	0	4	13	2.33
X ₈	0	2	0	4	0	0	0	12	13	3.44
X ₉	0	0	0	0	NN	0	0	NN	10	1.43
X ₁₀	5	6	5	12	1	2	2	15	16	7.11
X ₁₁	0	1	3	5	0	0	0	12	13	3.78
X ₁₂	4	4	5	4	0	NN	0	0	14	3.88
X ₁₃	3	5	3	0	0	0	0	11	2	2.67
X ₁₄	5	6	6	7	0	2	0	11	17	6.00
X ₁₅	2	7	4	5	0	0	1	11	14	4.89
X ₁₆	4	5	6	4	0	1	0	12	13	5.00
X ₁₇	1	2	0	7	0	0	0	15	13	4.22
X ₁₈	0	0	2	NN	NN	0	1	5	13	3.00
X ₁₉	0	0	1	0	NN	0	0	2	3	0.75
X ₂₀	1	1	2	1	0	0	1	6	8	2.22
X ₂₁	1	1	1	1	0	0	1	9	8	2.44
X ₂₂	NN	NN	0	0	0	0	0	7	3	1.43
X ₂₃	0	0	0	0	0	0	0	3	5	1.00
X ₂₄	NN	0	NN	NN	NN	NN	NN	NN	NN	0.00
Total	28	43	60	76	2	6	10	200	251	
Media	1.27	1.95	2.61	3.45	0.11	0.27	0.43	9.09	10.91	

	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₁₃	X ₁₄	X ₁₅	X ₁₆	X ₁₇	X ₁₈	X ₁₉	X ₂₀	X ₂₁	X ₂₂	X ₂₃	X₂₄	
X ₁																									
X ₂	0.9857																								
X ₃	0.9743	0.9782																							
X ₄	0.9627	0.9712	0.9779																						
X ₅	0.9681	0.9669	0.9461	0.9317																					
X ₆	0.95	0.9431	0.9536	0.9307	0.9198																				
X ₇	0.9552	0.9495	0.9422	0.9344	0.9452	0.9385																			
X ₈	0.9678	0.9823	0.9679	0.9586	0.9484	0.9377	0.9533																		
X₉	0.9511	0.962	0.9549	0.9409	0.9178	0.9324	0.9301	0.9672																	
X ₁₀	0.9927	0.9922	0.9831	0.9732	0.9617	0.9431	0.9506	0.9783	0.9582																
X ₁₁	0.9688	0.9886	0.9661	0.9547	0.9735	0.9274	0.936	0.9731	0.95	0.9818															
X ₁₂	0.9162	0.9344	0.9315	0.908	0.8951	0.9219	0.8948	0.9143	0.9175	0.9875	0.9723	0.9352													
X ₁₃	0.9771	0.9828	0.9802	0.9637	0.949	0.9207	0.9343	0.9615	0.9514	0.9875	0.9723	0.9352	0.966												
X ₁₄	0.9646	0.9752	0.9664	0.9642	0.9368	0.9243	0.924	0.9602	0.9346	0.983	0.9785	0.9363	0.966	0.966											
X ₁₅	0.9818	0.9824	0.9698	0.9639	0.9418	0.9381	0.9358	0.972	0.949	0.9931	0.9764	0.929	0.9693	0.9903											
X ₁₆	0.9734	0.9863	0.9813	0.9748	0.9527	0.9361	0.9473	0.9771	0.9498	0.9896	0.9843	0.9387	0.979	0.992	0.9874										
X ₁₇	0.9905	0.9929	0.9792	0.9738	0.9672	0.943	0.9532	0.9795	0.9548	0.9976	0.9844	0.9266	0.9838	0.9811	0.9895	0.9889									
X ₁₈	0.9593	0.932	0.9347	0.9138	0.9319	0.9126	0.911	0.8902	0.876	0.9367	0.8982	0.8447	0.9274	0.8904	0.9108	0.9102	0.9321								
X ₁₉	0.9211	0.9066	0.8808	0.8857	0.9001	0.8477	0.8484	0.8591	0.8581	0.9046	0.8766	0.7994	0.9029	0.8579	0.8802	0.8757	0.9047	0.9301							
X ₂₀	0.9551	0.9445	0.9259	0.9201	0.935	0.8989	0.9086	0.9037	0.8849	0.8433	0.9236	0.8547	0.9303	0.9056	0.9277	0.9189	0.9425	0.9539	0.9576						
X ₂₁	0.9709	0.947	0.9326	0.9207	0.9513	0.9146	0.9088	0.914	0.8902	0.9514	0.9245	0.8475	0.9299	0.9072	0.9328	0.9215	0.9503	0.9715	0.9603	0.9777					
X ₂₂	0.9598	0.9425	0.9295	0.9231	0.9552	0.8976	0.9011	0.9024	0.8766	0.9507	0.9319	0.8546	0.9379	0.9265	0.9367	0.9347	0.9523	0.9519	0.9437	0.9597	0.9635				
X ₂₃	0.939	0.9147	0.8966	0.8706	0.9459	0.8925	0.8885	0.8688	0.8504	0.9131	0.9049	0.8389	0.8975	0.8604	0.8889	0.8798	0.9161	0.9582	0.915	0.9514	0.9658	0.9462			
X₂₄	0.8932	0.6619	0.6876	0.6651	0.6354	0.643	0.6845	0.6824	0.6504	0.664	0.626	0.5875	0.646	0.6225	0.6555	0.6399	0.6582	0.6675	0.5599	0.6634	0.6541	0.6066	0.6118		

Cuadro 7. Matriz de correlaciones del modelo morfométrico de *K. integrum*. Las variables en negritas son aquellas que presentaron una distribución diferente a la normal por lo que se excluyeron del resto de los análisis. Las casillas sombreadas muestran aquellas correlaciones a partir de las cuales se calcularon las regresiones lineales para integrar el sistema de ecuaciones lineales del modelo.

7.2.1 Modelo morfométrico *K. integrum*

El modelo se obtuvo de los datos de 30 ejemplares (diez hembras, diez machos y diez juveniles) y consta de 198 regresiones. El promedio del coeficiente de determinación es 94.36.

Cuadro 8. Sistema de ecuaciones simultáneas del modelo morfométrico de *K. integrum*.

Regresiones	r^2	Regresiones
$X_1 = -18.268 + 1.769*X_2$	97.152	$X_2 = 12.217 + 0.548*X_1$
$X_1 = -0.555 + 2.660*X_3$	94.921	$X_3 = 2.457 + 0.356*X_1$
$X_1 = 6.044 + 3.994*X_4$	92.685	$X_4 = 0.643 + 0.232*X_1$
$X_1 = 10.240 + 2.757*X_5$	93.723	$X_5 = -1.032 + 0.339*X_1$
$X_1 = -12.969 + 4.826*X_6$	90.257	$X_6 = 5.064 + 0.187*X_1$
$X_1 = 10.752 + 4.186*X_7$	91.245	$X_7 = -0.105 + 0.217*X_1$
$X_1 = -6.058 + 9.152*X_8$	93.664	$X_8 = 1.477 + 0.102*X_1$
$X_1 = 2.866 + 1.072*X_{10}$	98.549	$X_{10} = -1.079 + 0.918*X_1$
$X_1 = -9.330 + 2.095*X_{11}$	93.863	$X_{11} = 7.902 + 0.447*X_1$
$X_1 = 12.407 + 3.476*X_{13}$	95.474	$X_{13} = -2.035 + 0.274*X_1$
$X_1 = 0.1870 + 2.096*X_{14}$	93.049	$X_{14} = 3.816 + 0.443*X_1$
$X_1 = -0.216 + 3.158*X_{15}$	96.385	$X_{15} = 1.416 + 0.305*X_1$
$X_1 = -7.331 + 2.538*X_{16}$	94.741	$X_{16} = 5.329 + 0.373*X_1$
$X_1 = -0.256 + 3.045*X_{17}$	98.107	$X_{17} = 0.816 + 0.322*X_1$
$X_1 = 8.806 + 4.525*X_{18}$	92.019	$X_{18} = 0.131 + 0.203*X_1$
$X_1 = -3.376 + 8.682*X_{20}$	91.230	$X_{20} = 1.578 + 0.105*X_1$
$X_1 = -7.408 + 10.289*X_{21}$	94.264	$X_{21} = 1.376 + 0.091*X_1$
$X_1 = -14.321 + 8.970*X_{22}$	92.129	$X_{22} = 2.629 + 0.102*X_1$
$X_2 = 10.698 + 1.487*X_3$	95.697	$X_3 = -4.967 + 0.643*X_2$
$X_2 = 14.095 + 2.244*X_4$	94.323	$X_4 = -4.335 + 0.420*X_2$
$X_2 = 17.051 + 1.533*X_5$	93.496	$X_5 = -7.858 + 0.609*X_2$
$X_2 = 6.871 + 5.173*X_8$	96.484	$X_8 = -0.805 + 0.186*X_2$
$X_2 = 12.904 + 0.597*X_{10}$	98.452	$X_{10} = -19.618 + 1.648*X_2$

Cuadro 8 (continúa)

$X_2 = 4.638 + 1.190 \cdot X_{11}$	97.726	$X_{11} = -2.427 + 0.820 \cdot X_2$
$X_2 = 17.842 + 1.947 \cdot X_{13}$	96.598	$X_{13} = -7.819 + 0.496 \cdot X_2$
$X_2 = 10.665 + 1.180 \cdot X_{14}$	95.094	$X_{14} = -5.840 + 0.805 \cdot X_2$
$X_2 = 11.110 + 1.760 \cdot X_{15}$	96.519	$X_{15} = -4.791 + 0.548 \cdot X_2$
$X_2 = 6.264 + 1.432 \cdot X_{16}$	97.284	$X_{16} = -2.915 + 0.679 \cdot X_2$
$X_2 = 10.973 + 1.700 \cdot X_{17}$	98.586	$X_{17} = -5.814 + 0.579 \cdot X_2$
$X_3 = 2.915 + 1.485 \cdot X_4$	95.634	$X_4 = -0.654 + 0.643 \cdot X_3$
$X_3 = -3.581 + 1.774 \cdot X_6$	90.935	$X_6 = 4.291 + 0.512 \cdot X_3$
$X_3 = -0.874 + 3.352 \cdot X_8$	93.679	$X_8 = 1.099 + 0.279 \cdot X_3$
$X_3 = 2.805 + 0.389 \cdot X_{10}$	96.646	$X_{10} = -3.377 + 2.484 \cdot X_3$
$X_3 = -1.939 + 0.765 \cdot X_{11}$	93.340	$X_{11} = 6.405 + 1.219 \cdot X_3$
$X_3 = 5.768 + 1.277 \cdot X_{13}$	96.085	$x_{13} = -3.153 + 0.752 \cdot X_3$
$X_3 = 1.335 + 0.769 \cdot X_{14}$	93.399	$X_{14} = 2.081 + 1.214 \cdot X_3$
$X_3 = 1.795 + 1.142 \cdot X_{15}$	94.047	$X_{15} = 0.745 + 0.823 \cdot X_3$
$X_3 = -1.712 + 0.937 \cdot X_{16}$	96.299	$X_{16} = 3.584 + 1.027 \cdot X_3$
$X_3 = 1.745 + 1.102 \cdot X_{17}$	95.887	$X_{17} = 0.075 + 0.869 \cdot X_3$
$X_4 = -1.591 + 2.184 \cdot X_8$	91.896	$X_8 = 1.765 + 0.420 \cdot X_4$
$X_4 = 0.820 + 0.253 \cdot X_{10}$	94.719	$X_{10} = 2.592 + 3.737 \cdot X_4$
$X_4 = -2.216 + 0.497 \cdot X_{11}$	91.149	$X_{11} = 9.429 + 1.831 \cdot X_4$
$X_4 = 2.924 + 0.826 \cdot X_{13}$	92.870	$X_{13} = -1.126 + 1.123 \cdot X_4$
$X_4 = -0.358 + 0.505 \cdot X_{14}$	92.977	$X_{14} = 4.598 + 1.841 \cdot X_4$
$X_4 = 0.051 + 0.747 \cdot X_{15}$	92.908	$X_{15} = 2.586 + 1.243 \cdot X_4$
$X_4 = -2.226 + 0.612 \cdot X_{16}$	95.026	$X_{16} = 5.905 + 1.551 \cdot X_4$
$X_4 = 0.004 + 0.721 \cdot X_{17}$	94.820	$X_{17} = 2.001 + 1.314 \cdot X_4$
$X_5 = -0.085 + 0.364 \cdot X_{10}$	92.492	$X_{10} = 8.259 + 2.534 \cdot X_5$
$X_5 = -5.845 + 0.739 \cdot X_{11}$	94.779	$X_{11} = 10.660 + 1.281 \cdot X_5$
$X_5 = -3.991 + 0.872 \cdot X_{16}$	90.756	$X_{16} = 8.710 + 1.040 \cdot X_5$
$X_5 = -1.465 + 1.044 \cdot X_{17}$	93.543	$X_{17} = 3.815 + 0.895 \cdot X_5$
$X_5 = -4.067 + 3.540 \cdot X_{21}$	90.505	$X_{21} = 2.195 + 0.255 \cdot X_5$

Cuadro 8 (continúa)

$X_5 = -7.153 + 3.134 * X_{22}$	91.232	$X_{22} = 3.373 + 0.291 * X_5$
$X_7 = -2.267 + 2.057 * X_8$	90.878	$X_8 = 2.235 + 0.441 * X_7$
$X_7 = 0.457 + 0.234 * X_{10}$	90.368	$X_{10} = 8.554 + 3.855 * X_7$
$X_7 = -0.352 + 0.668 * X_{17}$	90.857	$X_{17} = 4.022 + 1.358 * X_7$
$X_8 = 1.555 + 0.111 * X_{10}$	95.712	$X_{10} = -8.725 + 8.562 * X_8$
$X_8 = 0.030 + 0.222 * X_{11}$	94.698	$X_{11} = 3.088 + 4.255 * X_8$
$X_8 = 2.566 + 0.361 * X_{13}$	92.439	$X_{13} = -4.268 + 2.555 * X_8$
$X_8 = 1.152 + 0.220 * X_{14}$	92.202	$X_{14} = -0.442 + 4.178 * X_8$
$X_8 = 1.177 + 0.330 * X_{15}$	94.475	$X_{15} = -1.300 + 2.857 * X_8$
$X_8 = 0.249 + 0.269 * X_{16}$	95.475	$X_{16} = 1.344 + 3.543 * X_8$
$X_8 = 1.188 + 0.318 * X_{17}$	95.933	$X_{17} = -2.003 + 3.012 * X_8$
$X_{10} = -12.083 + 1.965 * X_{11}$	96.395	$X_{11} = 8.114 + 0.490 * X_{10}$
$X_{10} = 8.573 + 3.251 * X_{13}$	97.515	$X_{13} = -1.817 + 0.299 * X_{10}$
$X_{10} = -3.777 + 1.977 * X_{14}$	96.636	$X_{14} = 3.733 + 0.488 * X_{10}$
$X_{10} = -3.333 + 2.956 * X_{15}$	98.623	$X_{15} = 1.626 + 0.333 * X_{10}$
$X_{10} = -10.596 + 2.388 * X_{16}$	97.940	$X_{16} = 5.361 + 0.410 * X_{10}$
$X_{10} = -2.889 + 2.838 * X_{17}$	99.513	$X_{17} = 1.201 + 0.350 * X_{10}$
$X_{10} = -6.405 + 9.331 * X_{21}$	90.522	$X_{21} = 1.774 + 0.097 * X_{10}$
$X_{10} = -13.956 + 8.222 * X_{22}$	90.375	$X_{22} = 2.951 + 0.109 * X_{10}$
$X_{11} = 12.180 + 1.599 * X_{13}$	94.541	$X_{13} = -5.544 + 0.591 * X_{11}$
$X_{11} = 5.506 + 0.983 * X_{14}$	95.754	$X_{14} = -2.981 + 0.973 * X_{11}$
$X_{11} = 6.403 + 1.452 * X_{15}$	95.332	$X_{15} = -2.459 + 0.656 * X_{11}$
$X_{11} = 2.162 + 1.186 * X_{16}$	96.892	$X_{16} = -0.233 + 0.816 * X_{11}$
$X_{11} = 6.423 + 1.399 * X_{17}$	96.901	$X_{17} = -3.246 + 0.692 * X_{11}$
$X_{13} = -2.787 + 0.590 * X_{14}$	93.311	$X_{14} = 8.160 + 1.581 * X_{13}$
$X_{13} = -2.431 + 0.876 * X_{15}$	93.945	$X_{15} = 4.869 + 1.071 * X_{13}$
$X_{13} = -5.058 + 0.717 * X_{16}$	95.842	$X_{16} = 8.805 + 1.335 * X_{13}$
$X_{13} = -2.642 + 0.850 * X_{17}$	96.792	$X_{17} = 4.251 + 1.138 * X_{13}$
$X_{14} = 1.326 + 1.465 * X_{15}$	98.071	$X_{15} = -0.166 + 0.669 * X_{14}$

Cuadro 8 (continúa)

$X_{14} = -2.578 + 1.190 \cdot X_{16}$	98.409	$X_{16} = 2.916 + 0.826 \cdot X_{14}$
$X_{14} = 2.295 + 1.388 \cdot X_{17}$	96.256	$X_{17} = -0.140 + 0.693 \cdot X_{14}$
$X_{15} = -2.090 + 0.800 \cdot X_{16}$	97.492	$X_{16} = 3.783 + 1.218 \cdot X_{15}$
$X_{15} = 0.707 + 0.945 \cdot X_{17}$	97.901	$X_{17} = 0.080 + 1.035 \cdot X_{15}$
$X_{16} = 4.100 + 1.166 \cdot X_{17}$	97.788	$X_{17} = -2.581 + 0.838 \cdot X_{16}$
$X_{17} = -1.092 + 3.275 \cdot X_{21}$	90.302	$X_{21} = 1.481 + 0.275 \cdot X_{17}$
$X_{17} = -3.869 + 2.894 \cdot X_{22}$	90.692	$X_{22} = 2.582 + 0.313 \cdot X_{17}$
$X_{18} = -1.568 + 1.838 \cdot X_{20}$	90.994	$X_{20} = 2.033 + 0.495 \cdot X_{18}$
$X_{18} = -2.473 + 2.182 \cdot X_{21}$	94.387	$X_{21} = 1.752 + 0.432 \cdot X_{18}$
$X_{18} = -3.689 + 1.885 \cdot X_{22}$	90.605	$X_{22} = 3.155 + 0.480 \cdot X_{18}$
$X_{18} = -0.468 + 3.157 \cdot X_{23}$	91.809	$X_{23} = 0.773 + 0.290 \cdot X_{18}$
$X_{19} = 0.186 + 2.566 \cdot X_{20}$	91.692	$X_{20} = 1.092 + 0.357 \cdot X_{19}$
$X_{19} = -0.509 + 3.001 \cdot X_{21}$	92.218	$X_{21} = 1.103 + 0.307 \cdot X_{19}$
$X_{20} = 0.086 + 1.139 \cdot X_{21}$	95.580	$X_{21} = 0.465 + 0.838 \cdot X_{20}$
$X_{20} = -0.576 + 0.986 \cdot X_{22}$	92.110	$X_{22} = 1.700 + 0.933 \cdot X_{20}$
$X_{20} = 1.303 + 1.627 \cdot X_{23}$	90.523	$X_{23} = 0.011 + 0.556 \cdot X_{20}$
$X_{21} = -0.345 + 0.849 \cdot X_{22}$	92.826	$X_{22} = 1.433 + 1.092 \cdot X_{21}$
$X_{21} = 1.151 + 1.416 \cdot X_{23}$	93.273	$X_{23} = -0.235 + 0.658 \cdot X_{21}$

	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₁₃	X ₁₄	X ₁₅	X ₁₆	X ₁₇	X ₁₈	X ₁₉	X ₂₀	X ₂₁	X ₂₂	X ₂₃	X ₂₄	
X ₁																									
X ₂	0.988																								
X ₃	0.9203	0.9228																							
X ₄	0.9786	0.9902	0.9305																						
X ₅	0.9879	0.9912	0.9842	0.9508																					
X ₆	0.9633	0.9581	0.8939	0.9508	0.9639																				
X ₇	0.9737	0.9701	0.898	0.9751	0.9734	0.934																			
X ₈	0.977	0.9708	0.9184	0.9755	0.9704	0.9462	0.9573																		
X ₉	0.9588	0.9469	0.9086	0.9547	0.9534	0.9471	0.9569	0.9608																	
X ₁₀	0.9927	0.9809	0.9268	0.9796	0.9627	0.9537	0.9818	0.9773	0.9729																
X ₁₁	0.9753	0.9823	0.8956	0.9741	0.9696	0.9442	0.9671	0.9524	0.9293	0.9736															
X ₁₂	0.9825	0.9853	0.9297	0.9791	0.9846	0.9542	0.97	0.9652	0.9543	0.9841	0.983														
X ₁₃	0.9397	0.9464	0.9458	0.9564	0.9326	0.8958	0.9315	0.9347	0.9175	0.9534	0.9308	0.9439													
X ₁₄	0.9903	0.9849	0.9118	0.9754	0.9869	0.9524	0.9729	0.9681	0.9506	0.9893	0.9832	0.9917	0.9384												
X ₁₅	0.9757	0.9569	0.8775	0.9517	0.9626	0.9464	0.9695	0.9617	0.9657	0.9849	0.9598	0.9674	0.8964	0.9754											
X ₁₆	0.9721	0.9735	0.9179	0.9748	0.9743	0.9495	0.9669	0.9593	0.949	0.9801	0.972	0.9768	0.9405	0.9837	0.9624										
X ₁₇	0.9894	0.9691	0.9156	0.9586	0.9768	0.9434	0.9608	0.9624	0.955	0.987	0.9569	0.9708	0.9162	0.9811	0.9741	0.9635									
X ₁₈	0.9621	0.9656	0.8652	0.954	0.9627	0.9428	0.9361	0.9412	0.9083	0.9507	0.9511	0.947	0.8994	0.9615	0.9417	0.9504	0.9343								
X ₁₉	0.9331	0.9426	0.8669	0.9459	0.9365	0.9152	0.9175	0.9231	0.8872	0.9315	0.9313	0.9253	0.8992	0.9383	0.9181	0.949	0.9044	0.9849							
X ₂₀	0.9604	0.9577	0.8424	0.9419	0.9573	0.9315	0.9305	0.9406	0.9038	0.9443	0.9338	0.9383	0.8615	0.9558	0.9494	0.9368	0.9432	0.9761	0.957						
X ₂₁	0.9558	0.9534	0.8504	0.9354	0.9509	0.9088	0.9306	0.9354	0.8785	0.9397	0.9399	0.9361	0.8728	0.9539	0.9352	0.9413	0.9392	0.9741	0.9596	0.979					
X ₂₂	0.9474	0.9245	0.8437	0.9033	0.9356	0.9243	0.9257	0.9076	0.9086	0.9464	0.919	0.9228	0.8627	0.9473	0.9578	0.9379	0.9384	0.9558	0.9355	0.9498	0.9449				
X ₂₃	0.917	0.9064	0.8044	0.8918	0.9174	0.9058	0.8887	0.8953	0.8599	0.9028	0.8823	0.8908	0.8197	0.9126	0.9121	0.909	0.8968	0.9684	0.9595	0.9676	0.9686	0.9533			
X ₂₄	0.5181	0.5543	0.4654	0.5841	0.5483	0.5049	0.5085	0.5332	0.564	0.5135	0.4864	0.521	0.5541	0.489	0.4445	0.5117	0.5008	0.4946	0.4842	0.471	0.4547	0.3749	0.434		

Cuadro 9. Matriz de correlaciones del modelo morfométrico de *K. leucostomum*. Las casillas sombreadas muestran aquellas correlaciones a partir de las cuales se calcularon las regresiones lineales para integrar el sistema de ecuaciones lineales del modelo.

7.2.1 Modelo morfométrico *K. leucostomum*

El modelo se obtuvo de los datos de 27 ejemplares (nueve hembras, nueve machos y nueve juveniles) y consta de 252 regresiones. El promedio del coeficiente de determinación es 93.14.

Cuadro 10. Sistema de ecuaciones simultáneas del modelo morfométrico de *K. leucostomum*.

Regresiones	r^2	Regresiones
$X_1 = -3.775 + 1.561 \cdot X_2$	97.620	$X_2 = 4.299 + 0.625 \cdot X_1$
$X_1 = 16.251 + 3.658 \cdot X_4$	95.764	$X_4 = -3.0125 + 0.261 \cdot X_1$
$X_1 = 25.121 + 2.089 \cdot X_5$	97.586	$X_5 = -10.596 + 0.467 \cdot X_1$
$X_1 = -1.720 + 4.115 \cdot X_6$	92.792	$X_6 = 2.580 + 0.225 \cdot X_1$
$X_1 = 24.402 + 3.688 \cdot X_7$	94.803	$X_7 = -4.875 + 0.256 \cdot X_1$
$X_1 = 7.816 + 7.803 \cdot X_8$	95.449	$X_8 = -0.281 + 0.122 \cdot X_1$
$X_1 = 24.724 + 5.859 \cdot X_9$	91.922	$X_9 = -2.517 + 0.156 \cdot X_1$
$X_1 = 8.347 + 1.030 \cdot X_{10}$	98.550	$X_{10} = -6.363 + 0.956 \cdot X_1$
$X_1 = -9.154 + 2.221 \cdot X_{11}$	95.114	$X_{11} = 6.837 + 0.428 \cdot X_1$
$X_1 = -7.755 + 4.526 \cdot X_{12}$	96.533	$X_{12} = 2.658 + 0.213 \cdot X_1$
$X_1 = 5.984 + 2.050 \cdot X_{14}$	98.066	$X_{14} = -1.753 + 0.478 \cdot X_1$
$X_1 = 15.032 + 2.729 \cdot X_{15}$	95.194	$X_{15} = -3.332 + 0.348 \cdot X_1$
$X_1 = -9.718 + 2.768 \cdot X_{16}$	94.504	$X_{16} = 5.960 + 0.341 \cdot X_1$
$X_1 = -0.342 + 2.871 \cdot X_{17}$	97.882	$X_{17} = 1.029 + 0.340 \cdot X_1$
$X_1 = 13.279 + 4.357 \cdot X_{18}$	92.556	$X_{18} = -0.938 + 0.212 \cdot X_1$
$X_1 = 15.500 + 7.059 \cdot X_{20}$	92.235	$X_{20} = -0.837 + 0.130 \cdot X_1$
$X_1 = 10.928 + 8.737 \cdot X_{21}$	91.359	$X_{21} = -0.029 + 0.104 \cdot X_1$
$X_2 = 12.845 + 2.342 \cdot X_4$	98.042	$X_4 = -4.803 + 0.418 \cdot X_2$
$X_2 = 19.047 + 1.326 \cdot X_5$	98.251	$X_5 = -13.284 + 0.740 \cdot X_2$
$X_2 = 2.705 + 2.589 \cdot X_6$	91.789	$X_6 = 1.539 + 0.354 \cdot X_2$
$X_2 = 19.034 + 2.325 \cdot X_7$	94.106	$X_7 = -6.12 + 0.404 \cdot X_2$
$X_2 = 8.774 + 4.906 \cdot X_8$	94.241	$X_8 = -0.831 + 0.192 \cdot X_2$
$X_2 = 9.511 + 0.644 \cdot X_{10}$	96.224	$X_{10} = -9.985 + 1.493 \cdot X_2$

Cuadro 10 (continúa)

$X_2 = -3.031 + 1.415*X_{11}$	96.489	$X_{11} = 4.163 + 0.681*X_2$
$X_2 = -1.781 + 2.872*X_{12}$	97.091	$X_{12} = 1.445 + 0.338*X_2$
$X_2 = 7.551 + 1.290*X_{14}$	97.011	$X_{14} = -3.964 + 0.751*X_2$
$X_2 = 14.196 + 1.694*X_{15}$	91.563	$X_{15} = -4.321 + 0.540*X_2$
$X_2 = -2.905 + 1.754*X_{16}$	94.776	$X_{16} = 4.082 + 0.540*X_2$
$X_2 = 4.755 + 1.779*X_{17}$	93.906	$X_{17} = 0.118 + 0.527*X_2$
$X_2 = 11.509 + 2.767*X_{18}$	93.240	$X_{18} = -2.168 + 0.336*X_2$
$X_2 = 13.362 + 4.453*X_{20}$	91.721	$X_{20} = -1.485 + 0.205*X_2$
$X_2 = 10.456 + 5.514*X_{21}$	90.903	$X_{21} = -0.551 + 0.164*X_2$
$X_4 = 3.097 + 0.556*X_5$	96.864	$X_5 = -3.911 + 1.739*X_4$
$X_4 = -3.744 + 1.086*X_6$	90.393	$X_6 = 6.037 + 0.831*X_4$
$X_4 = 2.768 + 0.988*X_7$	95.082	$X_7 = -1.343 + 0.962*X_4$
$X_4 = -1.583 + 2.084*X_8$	95.166	$X_8 = 1.439 + 0.456*X_4$
$X_4 = 3.006 + 1.560*X_9$	91.140	$X_9 = -0.262 + 0.583*X_4$
$X_4 = -1.080 + 0.272*X_{10}$	95.969	$X_{10} = 8.316 + 3.527*X_4$
$X_4 = -6.124 + 0.593*X_{11}$	94.881	$X_{11} = 12.849 + 1.598*X_4$
$X_4 = -5.672 + 1.206*X_{12}$	95.866	$X_{12} = 5.705 + 0.794*X_4$
$X_4 = 0.749 + 1.060*X_{13}$	91.464	$X_{13} = 1.652 + 0.862*X_4$
$X_4 = -1.647 + 0.540*X_{14}$	95.147	$X_{14} = 5.683 + 1.761*X_4$
$X_4 = 1.013 + 0.712*X_{15}$	90.578	$X_{15} = 2.454 + 1.271*X_4$
$X_4 = -6.417 + 0.742*X_{16}$	95.024	$X_{16} = 10.604 + 1.279*X_4$
$X_4 = -2.780 + 0.744*X_{17}$	91.883	$X_{17} = 6.933 + 1.234*X_4$
$X_4 = 0.078 + 1.155*X_{18}$	91.015	$X_{18} = 2.210 + 0.787*X_4$
$X_5 = -12.157 + 1.947*X_6$	92.914	$X_6 = 7.957 + 0.477*X_5$
$X_5 = 0.245 + 1.743*X_7$	94.748	$X_7 = 1.277 + 0.543*X_5$
$X_5 = -7.244 + 3.664*X_8$	94.177	$X_8 = 2.724 + 0.256*X_5$
$X_5 = 0.645 + 2.754*X_9$	90.898	$X_9 = 1.321 + 0.329*X_5$
$X_5 = -6.807 + 0.482*X_{10}$	96.564	$X_{10} = 17.468 + 2.002*X_5$
$X_5 = -15.269 + 1.044*X_{11}$	94.015	$X_{11} = 17.324 + 0.900*X_5$

Cuadro 10 (continúa)

$X_5 = -15.104 + 2.144 \cdot X_{12}$	96.946	$X_{12} = 7.712 + 0.452 \cdot X_5$
$X_5 = -8.285 + 0.966 \cdot X_{14}$	97.395	$X_{14} = 9.845 + 1.008 \cdot X_5$
$X_5 = -3.512 + 1.273 \cdot X_{15}$	92.664	$X_{15} = 5.469 + 0.727 \cdot X_5$
$X_5 = -16.041 + 1.311 \cdot X_{16}$	94.930	$X_{16} = 14.046 + 0.723 \cdot X_5$
$X_5 = -10.724 + 1.340 \cdot X_{17}$	95.416	$X_{17} = 9.611 + 0.711 \cdot X_5$
$X_5 = -5.061 + 2.061 \cdot X_{18}$	92.681	$X_{18} = 4.126 + 0.449 \cdot X_5$
$X_5 = -3.810 + 3.326 \cdot X_{20}$	91.635	$X_{20} = 2.329 + 0.275 \cdot X_5$
$X_5 = -5.864 + 4.109 \cdot X_{21}$	90.421	$X_{21} = 2.524 + 0.220 \cdot X_5$
$X_6 = 4.532 + 0.231 \cdot X_{10}$	90.952	$X_{10} = -7.684 + 3.925 \cdot X_6$
$X_6 = 0.589 + 1.028 \cdot X_{12}$	91.049	$X_{12} = 2.073 + 0.884 \cdot X_6$
$X_6 = 3.972 + 0.461 \cdot X_{14}$	90.702	$X_{14} = -2.479 + 1.965 \cdot X_6$
$X_7 = -3.055 + 2.018 \cdot X_8$	91.641	$X_8 = 2.626 + 0.454 \cdot X_7$
$X_7 = 0.842 + 1.543 \cdot X_9$	91.566	$X_9 = 0.921 + 0.593 \cdot X_7$
$X_7 = -3.195 + 0.269 \cdot X_{10}$	96.394	$X_{10} = 15.480 + 3.583 \cdot X_7$
$X_7 = -7.857 + 0.581 \cdot X_{11}$	93.530	$X_{11} = 16.503 + 1.608 \cdot X_7$
$X_7 = -7.338 + 1.179 \cdot X_{12}$	94.088	$X_{12} = 7.568 + 0.797 \cdot X_7$
$X_7 = -3.608 + 0.531 \cdot X_{14}$	94.648	$X_{14} = 9.491 + 1.780 \cdot X_7$
$X_7 = -1.585 + 0.716 \cdot X_{15}$	93.996	$X_{15} = 4.465 + 1.312 \cdot X_7$
$X_7 = -8.110 + 0.726 \cdot X_{16}$	93.495	$X_{16} = 13.561 + 1.286 \cdot X_7$
$X_7 = -4.879 + 0.735 \cdot X_{17}$	92.308	$X_{17} = 9.437 + 1.254 \cdot X_7$
$X_8 = 2.431 + 0.735 \cdot X_9$	92.321	$X_9 = -1.759 + 1.255 \cdot X_8$
$X_8 = 0.631 + 0.127 \cdot X_{10}$	95.518	$X_{10} = 0.260 + 7.520 \cdot X_8$
$X_8 = -1.394 + 0.271 \cdot X_{11}$	90.712	$X_{11} = 10.204 + 3.340 \cdot X_8$
$X_8 = -1.318 + 0.556 \cdot X_{12}$	93.163	$X_{12} = 4.189 + 1.673 \cdot X_8$
$X_8 = 0.440 + 0.250 \cdot X_{14}$	93.730	$X_{14} = 1.947 + 3.734 \cdot X_8$
$X_8 = 1.438 + 0.336 \cdot X_{15}$	92.492	$X_{15} = -0.967 + 2.745 \cdot X_8$
$X_8 = -1.633 + 0.342 \cdot X_{16}$	92.022	$X_{16} = 8.232 + 2.690 \cdot X_8$
$X_8 = -0.257 + 0.349 \cdot X_{17}$	92.615	$X_{17} = 3.866 + 2.648 \cdot X_8$
$X_9 = -1.607 + 0.165 \cdot X_{10}$	94.645	$X_{10} = 15.190 + 5.727 \cdot X_9$

Cuadro 10 (continúa)

$X_9 = -4.003 + 0.719 \cdot X_{12}$	91.071	$X_{12} = 7.656 + 1.265 \cdot X_9$
$X_9 = -1.601 + 0.322 \cdot X_{14}$	90.370	$X_{14} = 10.012 + 2.805 \cdot X_9$
$X_9 = -0.709 + 0.442 \cdot X_{15}$	93.258	$X_{15} = 4.174 + 2.109 \cdot X_9$
$X_9 = -2.704 + 0.453 \cdot X_{17}$	91.212	$X_{17} = 9.227 + 2.011 \cdot X_9$
$X_{10} = -15.825 + 2.135 \cdot X_{11}$	94.785	$X_{11} = 10.136 + 0.443 \cdot X_{10}$
$X_{10} = -14.904 + 4.367 \cdot X_{12}$	96.847	$X_{12} = 4.218 + 0.221 \cdot X_{10}$
$X_{10} = 9.187 + 3.805 \cdot X_{13}$	90.897	$X_{13} = 0.258 + 0.238 \cdot X_{10}$
$X_{10} = -1.354 + 1.973 \cdot X_{14}$	0.989	$X_{14} = 1.888 + 0.496 \cdot X_{10}$
$X_{10} = 6.265 + 2.654 \cdot X_{15}$	97.001	$X_{15} = -1.097 + 0.365 \cdot X_{10}$
$X_{10} = -17.642 + 2.688 \cdot X_{16}$	96.061	$X_{16} = 8.197 + 0.357 \cdot X_{10}$
$X_{10} = -7.269 + 2.759 \cdot X_{17}$	97.409	$X_{17} = 3.683 + 0.353 \cdot X_{10}$
$X_{10} = 6.819 + 4.147 \cdot X_{18}$	90.379	$X_{18} = 0.947 + 0.217 \cdot X_{10}$
$X_{11} = 2.063 + 1.988 \cdot X_{12}$	96.625	$X_{12} = -0.024 + 0.485 \cdot X_{11}$
$X_{11} = 8.492 + 0.893 \cdot X_{14}$	96.670	$X_{14} = -7.276 + 1.081 \cdot X_{11}$
$X_{11} = 12.872 + 1.179 \cdot X_{15}$	92.117	$X_{15} = -6.924 + 0.781 \cdot X_{11}$
$X_{11} = 1.237 + 1.215 \cdot X_{16}$	94.480	$X_{16} = 1.694 + 0.777 \cdot X_{11}$
$X_{11} = 7.129 + 1.219 \cdot X_{17}$	91.565	$X_{17} = -1.716 + 0.750 \cdot X_{11}$
$X_{11} = 11.879 + 1.891 \cdot X_{18}$	90.456	$X_{18} = -3.267 + 0.478 \cdot X_{11}$
$X_{12} = 3.452 + 0.445 \cdot X_{14}$	98.350	$X_{14} = -6.672 + 2.206 \cdot X_{12}$
$X_{12} = 5.651 + 0.587 \cdot X_{15}$	93.594	$X_{15} = -6.457 + 1.592 \cdot X_{12}$
$X_{12} = -0.058 + 0.603 \cdot X_{16}$	95.421	$X_{16} = 2.296 + 1.580 \cdot X_{12}$
$X_{12} = 2.619 + 0.611 \cdot X_{17}$	94.251	$X_{17} = -1.557 + 1.541 \cdot X_{12}$
$X_{14} = 4.941 + 1.318 \cdot X_{15}$	95.139	$X_{15} = -1.636 + 0.721 \cdot X_{14}$
$X_{14} = -7.790 + 1.353 \cdot X_{16}$	96.761	$X_{16} = 7.129 + 0.715 \cdot X_{14}$
$X_{14} = -1.999 + 1.375 \cdot X_{17}$	96.257	$X_{17} = 3.0139 + 0.699 \cdot X_{14}$
$X_{14} = 4.114 + 2.103 \cdot X_{18}$	92.439	$X_{18} = 0.103 + 0.439 \cdot X_{14}$
$X_{14} = 5.399 + 3.393 \cdot X_{20}$	91.364	$X_{20} = -0.132 + 0.269 \cdot X_{14}$
$X_{14} = 3.054 + 4.211 \cdot X_{21}$	90.991	$X_{21} = 0.500 + 0.216 \cdot X_{14}$
$X_{15} = -7.402 + 0.979 \cdot X_{16}$	92.620	$X_{16} = 10.549 + 0.945 \cdot X_{15}$

Cuadro 10 (continúa)

$X_{15} = -3.844 + 1.010 \cdot X_{17}$	94.881	$X_{17} = 5.817 + 0.939 \cdot X_{15}$
$X_{15} = -4.089 + 2.687 \cdot X_{22}$	91.729	$X_{22} = 2.743 + 0.341 \cdot X_{15}$
$X_{16} = 5.770 + 0.981 \cdot X_{17}$	92.828	$X_{17} = -2.362 + 0.945 \cdot X_{16}$
$X_{16} = 9.882 + 1.511 \cdot X_{18}$	90.334	$X_{18} = -3.461 + 0.597 \cdot X_{16}$
$X_{18} = 2.813 + 0.541 \cdot X_{19}$	97.006	$X_{19} = -3.800 + 1.792 \cdot X_{18}$
$X_{18} = 1.060 + 1.584 \cdot X_{20}$	95.269	$X_{20} = 0.085 + 0.601 \cdot X_{18}$
$X_{18} = -0.035 + 1.965 \cdot X_{21}$	94.889	$X_{21} = 0.675 + 0.482 \cdot X_{18}$
$X_{18} = -1.721 + 1.657 \cdot X_{22}$	91.354	$X_{22} = 2.358 + 0.551 \cdot X_{18}$
$X_{18} = 1.515 + 2.697 \cdot X_{23}$	93.779	$X_{23} = 0.021 + 0.347 \cdot X_{18}$
$X_{19} = -1.702 + 2.826 \cdot X_{20}$	91.585	$X_{20} = 1.838 + 0.324 \cdot X_{19}$
$X_{19} = -3.873 + 3.524 \cdot X_{21}$	92.089	$X_{21} = 2.031 + 0.261 \cdot X_{19}$
$X_{19} = -1.340 + 4.863 \cdot X_{23}$	92.073	$X_{23} = 0.952 + 0.189 \cdot X_{19}$
$X_{20} = -0.387 + 1.217 \cdot X_{21}$	95.842	$X_{21} = 0.840 + 0.787 \cdot X_{20}$
$X_{20} = 0.658 + 1.660 \cdot X_{23}$	93.621	$X_{23} = 0.190 + 0.563 \cdot X_{20}$
$X_{21} = 1.099 + 1.336 \cdot X_{23}$	93.816	$X_{23} = -0.226 + 0.701 \cdot X_{21}$
$X_{22} = 2.801 + 1.531 \cdot X_{23}$	90.883	$X_{23} = -0.858 + 0.593 \cdot X_{22}$

	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₁₃	X ₁₄	X ₁₅	X ₁₆	X ₁₇	X ₁₈	X ₁₉	X ₂₀	X ₂₁	X ₂₂	X ₂₃	X ₂₄	
X ₁																									
X ₂	0.9402																								
X ₃	0.4325	0.5769																							
X ₄	0.6557	0.6039	0.532																						
X ₅	0.8588	0.87	0.4425	0.7753																					
X ₆	0.8759	0.8439	0.7156	0.6723	0.6888																				
X ₇	0.7894	0.6919	0.413	0.7641	0.7131	0.7894																			
X ₈	0.8249	0.7788	0.4005	0.8873	0.9325	0.653	0.7956																		
X ₉	-0.1936	-0.146	0.3103	-0.4998	-0.4632	0.1188	-0.1253	-0.5402																	
X ₁₀	0.7035	0.757	0.0411	0.321	0.7295	0.4616	0.4094	0.5387	-0.4295																
X ₁₁	0.7723	0.7701	0.1806	0.4678	0.6877	0.51	0.3184	0.663	-0.5041	0.7073															
X ₁₂	0.6749	0.727	0.5996	0.3418	0.5398	0.6774	0.1752	0.4182	0.0225	0.4376	0.7564														
X ₁₃	0.8614	0.8121	0.241	0.2555	0.6369	0.6391	0.4782	0.5787	-0.0115	0.5891	0.7764	0.711													
X ₁₄	0.7529	0.7742	0.5715	0.4547	0.6705	0.6524	0.3197	0.6255	-0.0859	0.3904	0.7946	0.9208	0.8202												
X ₁₅	0.8374	0.8399	0.5702	0.5674	0.8439	0.8366	0.749	0.6919	0.0289	0.6356	0.4136	0.537	0.6392	0.5759											
X ₁₆	0.8547	0.923	0.4685	0.465	0.6608	0.7776	0.57	0.5993	-0.1101	0.7368	0.8066	0.7071	0.7627	0.6764	0.62										
X ₁₇	-0.1669	-0.1275	-0.3944	-0.0698	-0.1876	-0.1897	-0.1342	-0.212	-0.377	0.3464	0.0726	-0.2601	-0.3464	-0.4831	-0.3122	0.1378									
X ₁₈	0.9329	0.8991	0.2026	0.5149	0.8713	0.6628	0.6112	0.7693	-0.3806	0.8466	0.8645	0.6349	0.8809	0.7283	0.7484	0.8128	-0.0757								
X ₁₉	0.8948	0.9277	0.3167	0.3446	0.7791	0.7173	0.6041	0.6247	-0.0741	0.853	0.7096	0.6156	0.8688	0.6487	0.8259	0.8606	-0.0763	0.926							
X ₂₀	0.8224	0.7251	0.2369	0.6548	0.7631	0.6191	0.8795	0.8764	-0.2742	0.4639	0.5109	0.2317	0.6946	0.4977	0.6804	0.5694	-0.3141	0.7682	0.6891						
X ₂₁	0.6273	0.679	0.0303	0.4484	0.7351	0.2988	0.5928	0.7428	-0.5088	0.7032	0.5767	0.109	0.5471	0.3265	0.4831	0.5988	0.0627	0.7486	0.6979	0.7937					
X ₂₂	0.8525	0.9083	0.5191	0.5647	0.7802	0.8278	0.8246	0.6899	-0.0292	0.733	0.4989	0.4304	0.629	0.4597	0.8631	0.8369	0.0126	0.7649	0.8806	0.7337	0.6929				
X ₂₃	0.5658	0.5265	-0.2241	0.2547	0.6371	0.1431	0.1333	0.5637	-0.6793	0.7288	0.838	0.4598	0.6501	0.5635	0.3147	0.4679	0.0492	0.8055	0.6023	0.4524	0.6275	0.282			
X ₂₄	0.072	-0.0759	-0.8046	-0.0853	0.1273	-0.3014	-0.0489	0.0946	-0.6533	0.4885	0.2783	-0.2398	0.0941	-0.2175	-0.0925	-0.0452	0.4765	0.3257	0.1467	0.1158	0.3345	-0.0728	0.6479		

Cuadro 11. Matriz de correlaciones del modelo morfométrico de *C. angustatus*. Las casillas sombreadas muestran aquellas correlaciones a partir de las cuales se calcularon las regresiones lineales para integrar el sistema de ecuaciones lineales del modelo.

7.2.2 Modelo morfométrico *C. angustatus*

El modelo se generó a partir de ocho datos obtenidos de un remuestreo de tamaño tres. Consta de ocho regresiones las cuales tienen coeficientes de correlación menores a 0.95. El promedio del coeficiente de determinación es 86.02.

Cuadro 12. Sistema de ecuaciones simultáneas del modelo morfométrico de *Claudius angustatus*₃.

Regresiones	r	r ²	p	Regresiones
$X_1 = 14.630 + 1.390 * X_2$	0.9401	88.394	0.0005	$X_2 = -0.933 + 0.635 * X_1$
$X_2 = 30.060 + 1.329 * X_{16}$	0.922	85.184	0.0011	$X_{16} = -14.575 + 0.640 * X_2$
$X_{12} = -0.690 + 0.524 * X_{14}$	0.920	84.791	0.0012	$X_{14} = 5.434 + 1.615 * X_{12}$
$X_{18} = -3.256 + 0.656 * X_{19}$	0.925	85.740	0.001	$X_{19} = 12.180 + 1.305 * X_{18}$

Otro hecho que resultó notorio fue que los remuestreos (aplicando el Teorema del Límite Central) influyeron en la distribución e interdependencia de las variables. Esto resulta evidente en los modelos de *Kinosternon integrum* y sus remuestreos. Para dichos modelos se hizo una representación de cada uno como un círculo en el que se incluyen las 24 variables y se indica si su distribución es normal o no y en caso de serlo, el número de correlaciones (Figura 12). Las variables 12 y 24 que corresponden al ancho del escudo abdominal y a la distancia entre narinas respectivamente no se correlacionaron con ninguna de las otras variables en ninguno de los remuestreos. La variable 19, largo de la cabeza, sólo se correlacionó en el remuestreo de tamaño 6. En la figura 13 se puede observar que el número de variables correlacionadas así como el número de correlaciones de éstas aumentan conforme se va de lo general (familia Kinosternidae) a lo particular (especies).

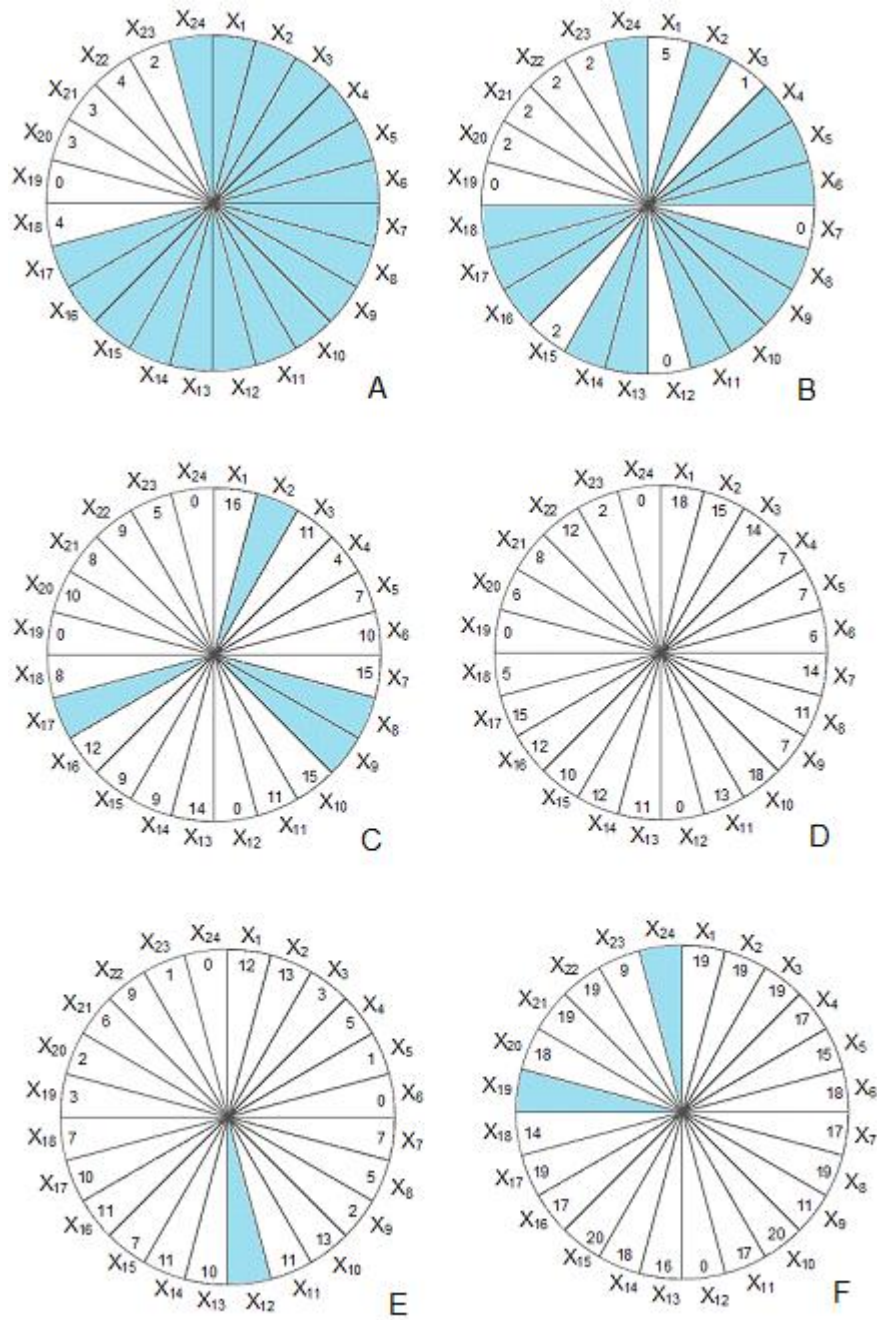


Figura 12. Normalidad y número de correlaciones de las variables de los remuestreos de *Kinosternon integrum*. Las variables sombreadas son aquellas que no se distribuyeron de acuerdo a la normal. A: sin remuestreo; B: remuestreo n2; C: remuestreo n3; D: remuestreo n4; E: remuestreo n6; F: remuestreo n10.

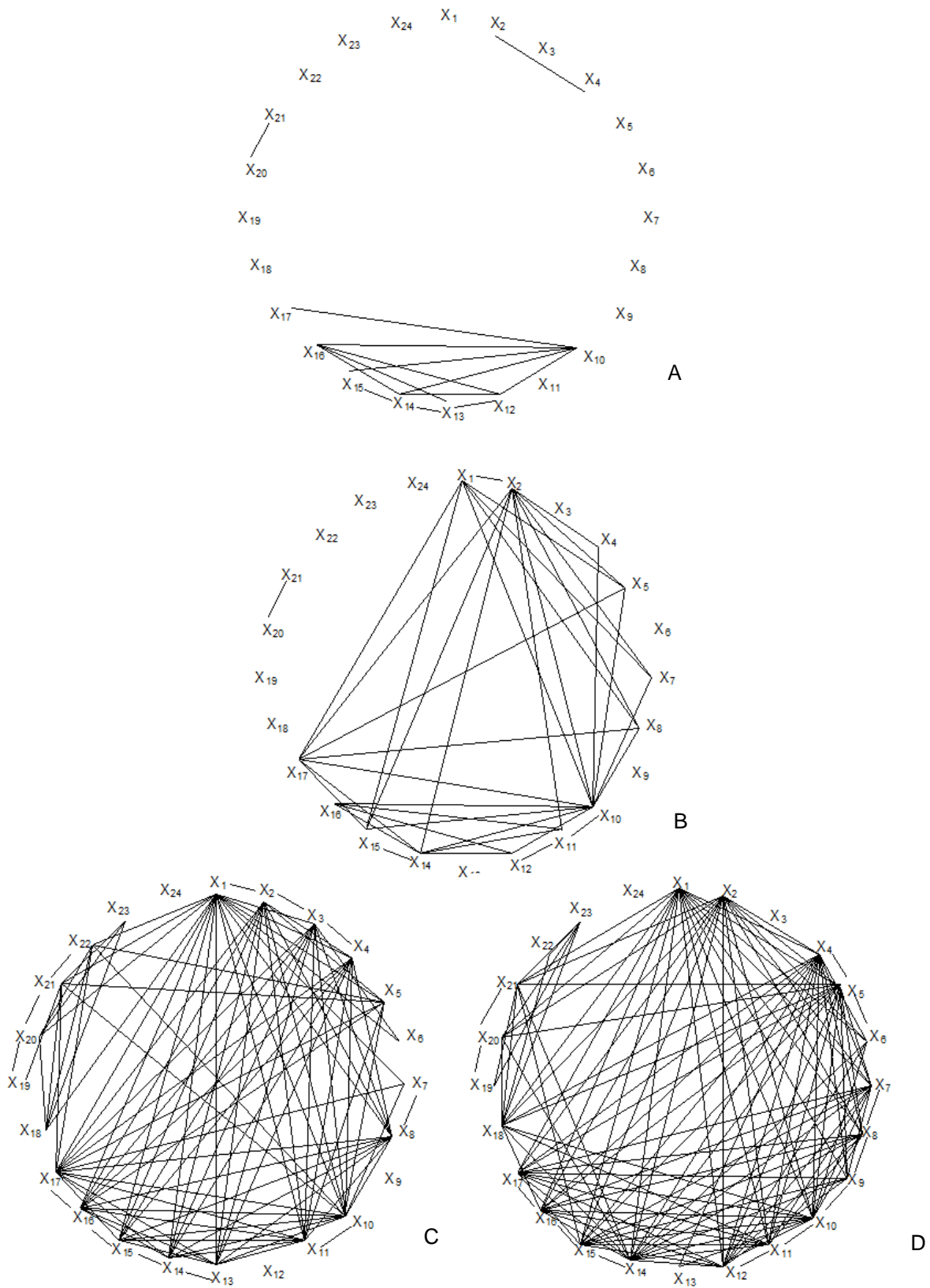


Figura 13. Red de correlaciones ente las variables para la familia Kinosternidae (A), el género *Kinosternon* (B) y las especies *K. integrum* (C) y *K. leucostomum* (D).

7.2.4 Espacio fenotípico

Para calcular el espacio fenotípico se tomó arbitrariamente la variable X_{10} , largo del plastron, como punto de partida. Sólo en el caso de *C. angustatus* el espacio se definió a partir de la variable X_2 , ancho del caparacho. A pesar de que algunos pares de variables se correlacionaban entre sí, no lo hacían con el resto de las variables por lo que no se les incluyó a la hora de definir el espacio fenotípico, ya que no permitían inferir el valor de las demás variables. Es así que las variables cuyo espacio fenotípico se definió están relacionadas con más de una variable.

Los espacios fenotípicos para las tres especies estudiadas tienen solución por lo que se calculó el límite inferior de éstos para cada una de las variables. El límite está expresado en términos de la desviación estándar (σ) de la variable a partir de la que se definió el sistema. El límite señala aquel valor hasta el cual todos los valores de las variables del sistema tienen un valor positivo. Más allá del límite, alguna de las variables toma un valor menor a cero, es decir, negativo (Cuadro 13). Dicha variable se denominó variable limitante.

Cuadro 13. Límite inferior calculado con base en la variable utilizada para definir el espacio fenotípico. La variable limitante es aquella que cambio de signo primero conforme crecían los valores negativos de σ . El límite está expresado en términos de σ .

	Familia	Género	<i>C. angustatus</i>	<i>K. integrum</i>	<i>K. leucostomum</i>
Variable limitante	X_{13}	X_7	X_{16}	X_{13}	X_5
Límite (σ)	-2.421	-3.982	-10.886	-2.737	-3.270

Dada la dificultad de representar gráficamente más de tres dimensiones, se decidió graficar un espacio fenotípico tridimensional. Para la familia y para el género se eligieron las variables X_{10} (largo del plastron), X_{12} (ancho del escudo abdominal) y X_{17} (largo del lóbulo plastral posterior) para graficar el espacio fenotípico (Figuras 14 y 15) debido a que son comunes para los dos modelos y frecuentemente reportadas.

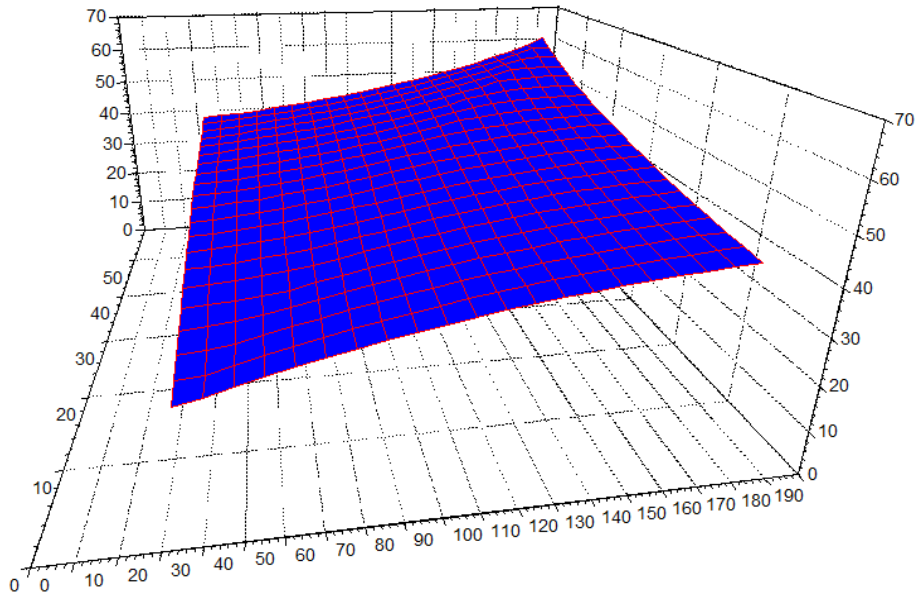


Figura 14. Espacio fenotípico de la familia Kinosternidae definido para las variables X_{10} (largo del plastron), X_{12} (ancho del escudo abdominal) y X_{17} (largo del lóbulo plastral posterior).

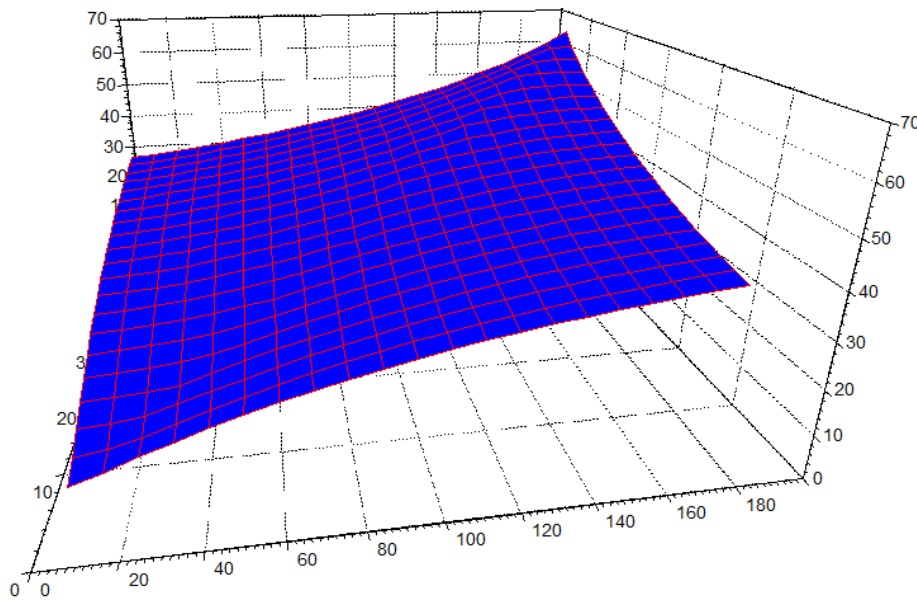


Figura 15. Espacio fenotípico del género *Kinosternon* definido para las variables X_{10} (largo del plastron), X_{12} (ancho del escudo abdominal) y X_{17} (largo del lóbulo plastral posterior).

Con respecto a los modelos generados a partir de remuestreos para *K. integrum* no se encontró ninguna diferencia entre ninguna de las variables dentro del rango -3σ a 3σ . Por su parte, todos los espacios fenotípicos de las poblaciones de *K. integrum* para las cuales se generó un modelo fueron construidos a partir del largo del plastron. Dado que las variables para las cuales estaban definidos no eran completamente las mismas se tomaron en cuenta sólo aquellas que estaban presentes en las siete poblaciones a la hora de calcular el límite inferior. Éste se calculó del mismo modo en que se hizo para los espacios fenotípicos de las especies (Cuadro 14).

Cuadro 14. Límite inferior calculado con base en el largo del plastron para cada una de las poblaciones de *K. integrum*.

	Arandas	Aguililla	Coacolmán	Edomex	Oaxaca	Ojuelos	Tula
Límite inferior (σ)	-2.655	-2.971	-2.592	-3.124	-2.631	-2.883	-2.944

Para la representación gráfica del espacio fenotípico de las poblaciones de *K. integrum* se utilizaron las variables X_1 (largo del caparacho), X_{18} (ancho de la cabeza) y X_{20} (largo de la mandíbula superior). A pesar de la apariencia de las gráficas, no se encontraron diferencias significativas al hacer la comparación entre las poblaciones (Figura 16).

7.2.5 Predictibilidad de los modelos

Todos los sistemas de ecuaciones de los modelos tuvieron soluciones viables dentro de un contexto biológico, es decir, con valores positivos en las medias. Se evaluó el desempeño del modelo morfométrico de las especies *K. integrum* y *K. leucostomum* contra el modelo del género. Los modelos comparados incluían tanto adultos como juveniles. Las funciones incorporadas fueron:

$$\begin{array}{ccccc}
 X_2 = f(X_1) & X_5 = f(X_1) & X_7 = f(X_1) & X_8 = f(X_1) & X_{10} = f(X_1) \\
 X_{15} = f(X_1) & X_{17} = f(X_1) & X_4 = f(X_2) & X_5 = f(X_2) & X_8 = f(X_2) \\
 X_{10} = f(X_2) & X_{11} = f(X_2) & X_{14} = f(X_2) & X_{17} = f(X_2) & X_4 = f(X_{10}) \\
 X_5 = f(X_{10}) & X_{17} = f(X_5) & X_7 = f(X_{10}) & X_8 = f(X_{10}) & X_{17} = f(X_8) \\
 X_{11} = f(X_{10}) & X_{14} = f(X_{10}) & X_{15} = f(X_{10}) & X_{16} = f(X_{10}) & X_{17} = f(X_{10})
 \end{array}$$

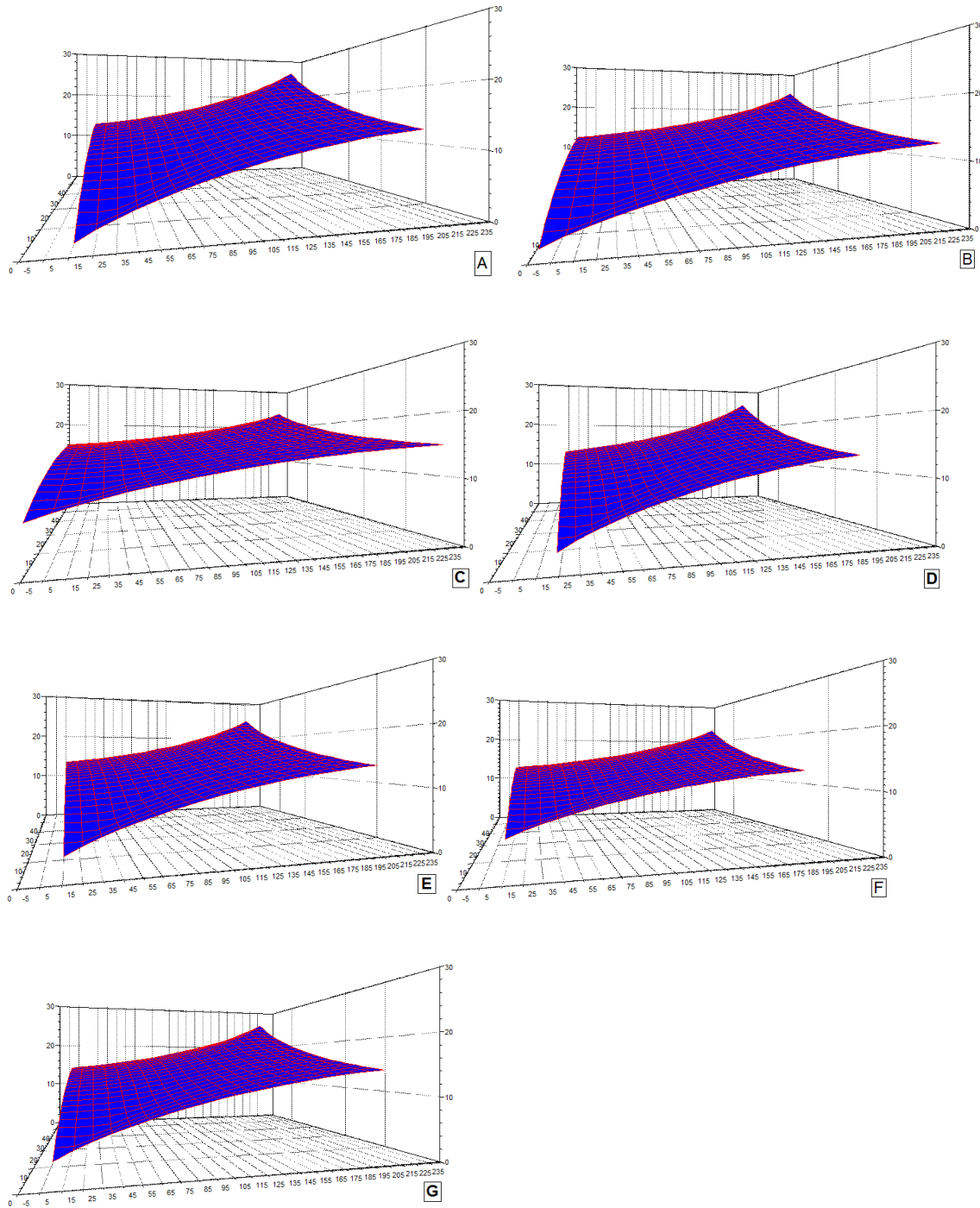


Figura 16. Representación del espacio fenotípico construido con las variables X_1 (largo del caparacho), X_{18} (ancho de la cabeza) y X_{20} (largo de la mandíbula superior) para las poblaciones de *K. integrum*. A: Arandas; B: Aguililla; C: Coacolmán; D: Estado de México; E: Oaxaca; F: Ojuelos de Jalisco; G: Tula.

Se evaluó el desempeño de los modelos morfométricos de *K. leucostomum*, *K. integrum* y del género *Kinosternon* para predecir valores de variables. El desempeño se expresó como el promedio del error de predicción (calculado con la fórmula de desviación estándar). Los tres modelos se evaluaron para hembras, machos y juveniles. Se sustituyó en las funciones datos de ejemplares con los que se generó el modelo y datos de ejemplares de la misma especie del modelo que no hubieran sido incluidos en éste. El mejor desempeño de los modelos fue con ejemplares juveniles en ambas especies (Cuadro 15).

Cuadro 15. Desempeño de los modelos de *K. leucostomum*, *K. integrum* y del género *Kinosternon*. En aquellos casos en los que no hay ningún valor señalado se debe a que no se pudo evaluar el desempeño de los modelos por no contar con suficientes ejemplares. I: desempeño con ejemplares incluidos en la construcción del modelo; O: desempeño con otros ejemplares.

Modelo	Hembras		Machos		Juveniles	
	I	O	I	O	I	O
<i>K. leucostomum</i>	4.75	--	11.81	6.85	3.01	--
<i>K. integrum</i>	10.17	25.74	13.45	10.17	6.16	3.77
Género (ejemplares <i>leucostomum</i>)	7.13	--	13.26	10.18	3.41	--
Género (ejemplares <i>integrum</i>)	13.16	22.43	20.14	18.62	4.34	4.99

Los machos tuvieron un mejor desempeño con ejemplares no incluidos a la hora de construir el modelo. En el caso de las hembras sólo se pudo hacer esta comparación para *K. integrum*, resultando un mejor desempeño con ejemplares a partir de los cuales se obtuvo el modelo. También se evaluó el desempeño de los tres modelos con ejemplares de *C. angustatus*. El modelo del género *Kinosternon* tuvo un promedio de desempeño de 240.42, el modelo de *K. leucostomum* de 224.43 y el modelo de *K. integrum* de 239.09. Al observar las gráficas del largo del caparacho contra el error de predicción no se detectó ningún patrón ni relación salvo para los ejemplares de *C. angustatus* en los tres modelos evaluados (Figura 17).

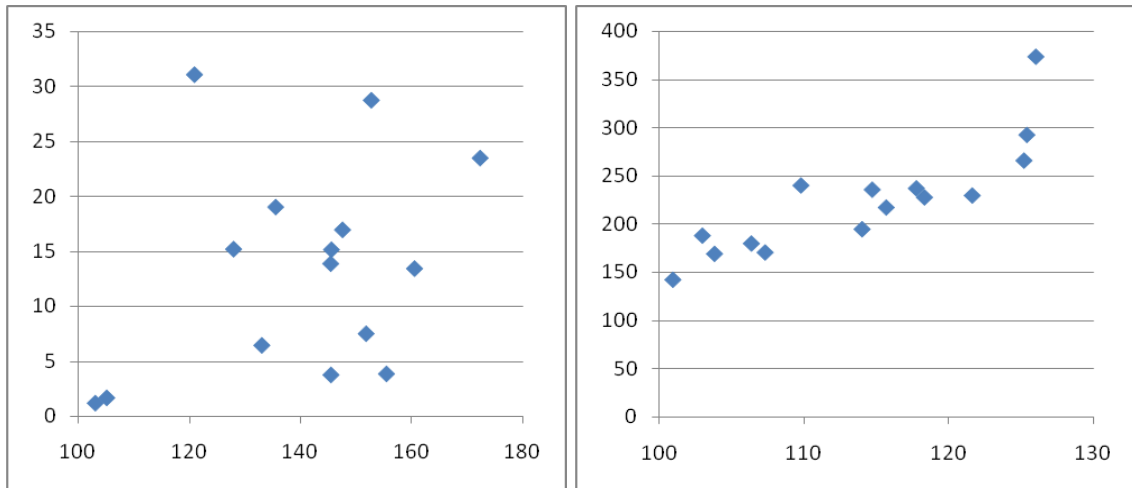


Figura 17. Distribución del error de predicción en función del largo del caparacho. A la izquierda se muestra la distribución del error para los machos de *K. integrum* no incluidos en la construcción del modelo de *K. integrum*. A la derecha, la distribución del error del modelo de *K. leucostomum* empleando ejemplares de *C. angustatus*.

No obstante los efectos que tuvieron los remuestreos sobre el comportamiento de las variables de *K. integrum*, los valores de las mismas obtenidos a partir de los modelos difirieron en fracciones de milímetro. En tres modelos de remuestreo (n_4 , n_6 y n_{10}), las diferencias entre las medias originales y las medias de los modelos van de las décimas a las centésimas de milímetros (Cuadro 16). En cuanto a los modelos generados con base en los remuestreos de tamaño 2, 3 y ningún remuestreo, las diferencias van de las diezmilésimas de milímetro a las millonésimas de milímetros.

Cuadro 16. Diferencias entre la media de todos los valores calculados por el modelo y la media original de cada variable. También se calcularon las diferencias para el mínimo y el máximo. Los subíndices indican el tamaño del remuestreo de *Kinosternon integrum*.

	Sin remuestreo	n_2	n_3	n_4	n_6	n_{10}
Media	1.9×10^{-5}	2.1×10^{-4}	1.3×10^{-4}	0.036	0.018	-0.049
Mínimo	-7.0×10^{-6}	-1.0×10^{-6}	9.3×10^{-6}	2.2×10^{-2}	-0.045	-0.132
Máximo	7.5×10^{-5}	8.7×10^{-4}	4.2×10^{-4}	0.068	0.122	0.059

Al aplicar la fórmula de la desviación estándar $\sum_i (x_i - x_e)^2/n$ se observó que el desempeño general de los modelos no es constante. Se substituyó el valor de la media,

del mínimo y del máximo de acuerdo a los datos originales de *K. integrum* (Cuadro 17). A pesar de que el mínimo y el máximo representan valores de un único ejemplar y no un valor en el que se reúnan todos los ejemplares, se sustituyeron en el modelo para valorar el desempeño del mismo. A simple vista, los valores obtenidos por medio de los modelos difieren más de los valores originales cuando se sustituyen el mínimo y el máximo (Apéndice 2).

Cuadro 17. Diferencia de los valores obtenidos para cada remuestreo después de aplicar la fórmula $\sum_i (x_i - x_e)^2/n$. Se hicieron comparaciones sustituyendo los valores de la media, el mínimo y el máximo.

Remuestreos	Mínimo	Media	Máximo
Sin remuestreo	0.6659	1.2 x10 ⁻⁹	19.177
n ₂	33.499	1.1 x10 ⁻⁷	20.970
n ₃	69.751	1.4746	33.637
n ₄	95.167	0.6369	20.413
n ₆	196.619	0.0013	13.617
n ₁₀	94.378	0.0373	21.652

Los datos de *K. integrum* se probaron usando la variable X₁ como la variable independiente y a partir de ésta se despejó el valor de las 24 variables excepto X₁, X₉, X₁₂, X₁₉, X₂₃ y X₂₄. El error de predicción entre juveniles y adultos fue diferente ($p < 0.05$), siendo menor el error para los juveniles mientras que entre ambos sexos no hubo diferencias significativas ($p = 0.44$). La dispersión del error de predicción se muestra en la figura 18.

Por último los mapas o redes de los modelos morfométricos permitieron saber la factibilidad de conocer el valor para un carácter a partir de otro conocido. Así mismo sirvieron para establecer que caracteres no pueden empelarse en la predicción por estar relacionados sólo con una variable (Figura 19).

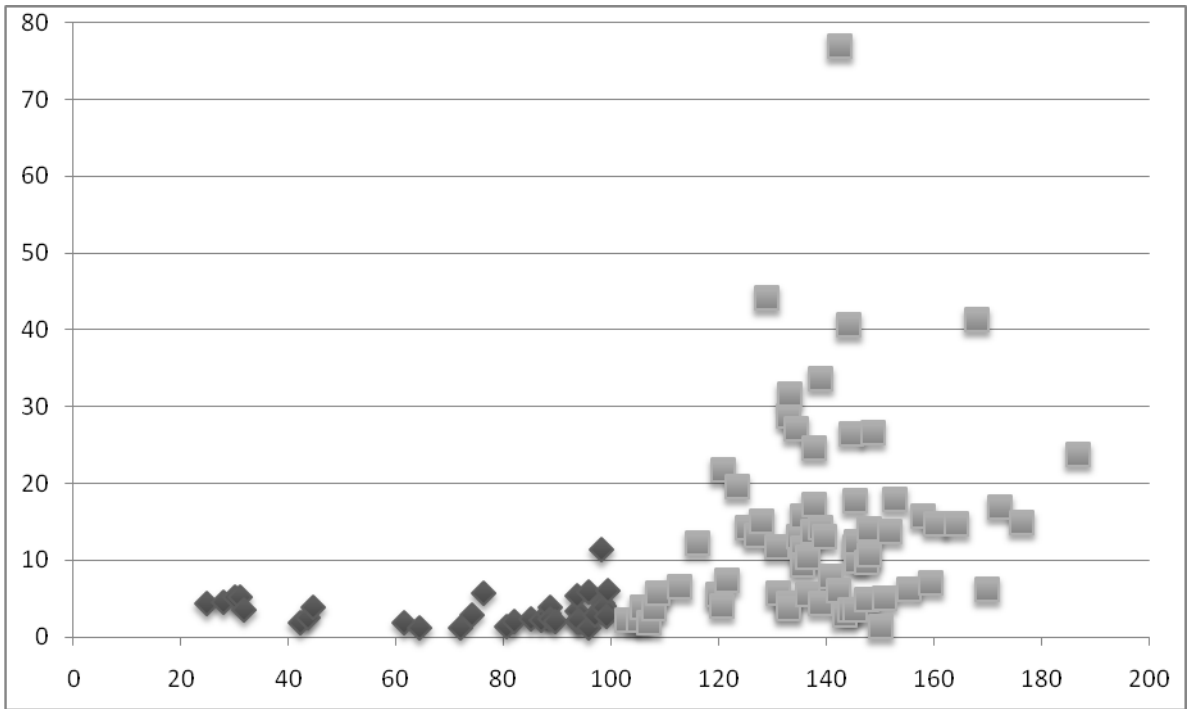


Figura 18. Distribución del error de predicción obtenido para juveniles (rombos) y adultos (cuadrados) de *K. integrum* al despejar 18 variables a partir del largo del caparacho.

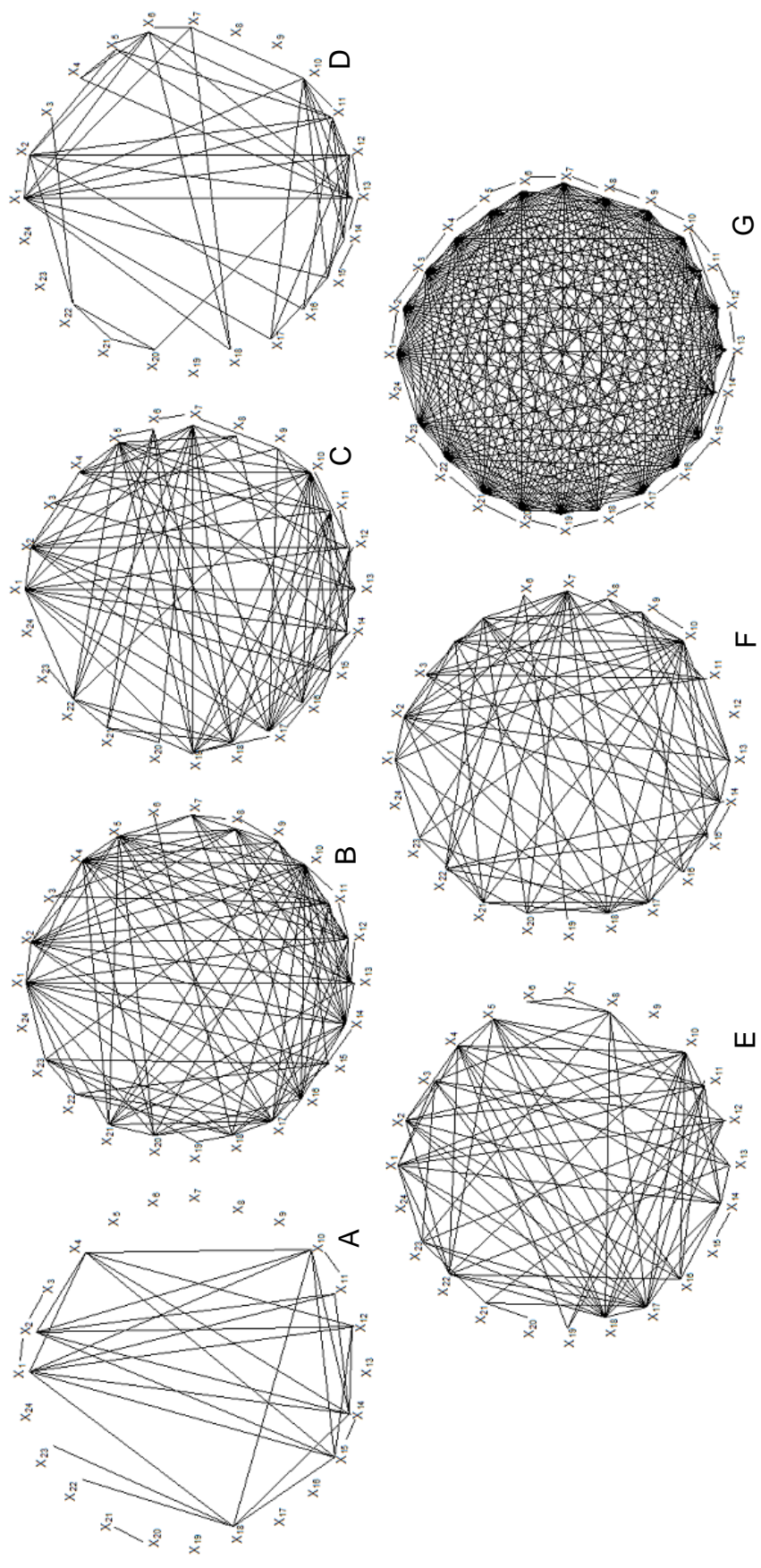


Figura 19. Redes de correlación para las poblaciones de *K. integrum*. En la parte superior de izquierda a derecha: Arandas, Aguililla, Coacolmán, Estado de México. En la parte inferior de izquierda a derecha: Oaxaca, Ojuelos y Tula.

7.2.6 Capacidad de determinación de los modelos

Por último, se evaluó la capacidad de los modelos para asignar un ejemplar a una especie u otra con base en su morfometría. Para esto, se construyó un modelo para la especie *Trachemys scripta venusta* a partir de cuatro hembras, tres machos y tres juveniles. Se probó la combinación de los modelos de *C. angustatus* (machos) y *T. scripta venusta* con las funciones $X_{18} = f(X_1)$, $X_{19} = f(X_{18})$ y $X_{21} = f(X_{19})$ resultando el 100% de los ejemplares clasificados correctamente. Con las mismas funciones se probó la combinación de los modelos de *K. leucostomum* y *T. scripta venusta* con la cual se determinó correctamente 93.4% de los ejemplares. Lo anterior se debió a que tres ejemplares de *K. leucostomum* tuvieron un valor de asignación menor con las regresiones del modelo de *T. scripta venusta*. En cuanto a la combinación de *K. integrum* con *T. scripta venusta* se tuvieron que emplear las funciones $X_{18} = f(X_1)$, $X_{20} = f(X_{18})$ y $X_{21} = f(X_{20})$. El porcentaje de asignaciones correctas fue de 95.6% dado que dos ejemplares de *K. integrum* fueron mal asignados.

Se realizaron tres pruebas para valorar los modelos de *K. integrum* y *K. leucostomum*. En la primera se incluyeron hembras, machos y juveniles, en la segunda sólo se incluyeron machos y en la tercera únicamente juveniles. El análisis interespecífico para hembras no se realizó dado que las hembras de *K. integrum* no mostraron correlaciones con un r igual o mayor a 0.95. La primera prueba se dividió en dos partes con el fin de evaluar si el número de regresiones utilizadas influye o no en el rendimiento de los modelos. En la primera parte se trabajó con las funciones $X_{20} = f(X_1)$ y $X_{18} = f(X_{20})$ sustituyendo los datos de 27 ejemplares de cada especie (nueve hembras, nueve machos y nueve juveniles). El desempeño observado fue de 61.1%, pues 14 ejemplares de *K. leucostomum* y 19 ejemplares de *K. integrum* fueron determinados incorrectamente.

En la segunda parte, se incorporaron todas las regresiones de ambos modelos (Cuadros 8 y 10) y se incluyeron todos los ejemplares de ambas especies (Cuadro 3). El número de ejemplares asignados correctamente a su especie fue mayor con respecto a la primera parte ya que de un total de 145 ejemplares, 114 fueron clasificados correctamente (78.6%). Los machos fueron el género cuyos ejemplares mostraron el mayor porcentaje de correcta determinación (88.0%) seguidos por las hembras (78.8%) y por último los juveniles (67.4%) (Cuadro 18).

Cuadro 18. Número de ejemplares de *K. leucostomum* y *K. integrum* asignados correctamente usando todas las regresiones de los dos modelos específicos.

	<i>K. leucostomum</i>	<i>K. integrum</i>	Total
Hembras	10/11, 90.9%	31/41, 75.6%	41/52, 78.8%
Machos	22/23, 95.6%	22/27, 81.4%	44/50, 88.0%
Juveniles	8/9, 88.8%	21/34, 61.7	29/43, 67.4%

Al asignar los machos a una u otra especie se obtuvo un porcentaje de correcta asignación de 73.9%. En este caso se trabajó con un total de 46 ejemplares, 23 por especie. Se clasificaron correctamente 15 ejemplares de *K. integrum* y 19 ejemplares de *K. leucostomum*. Por último, en las pruebas interespecíficas que incluyeron únicamente juveniles, se clasificaron correctamente ocho de nueve ejemplares de *K. leucostomum* y 16 de 23 ejemplares de *K. integrum* para dar un porcentaje de 75%. A nivel intraespecífico se realizó una prueba donde se probó asignar 11 hembras y 23 machos de *K. leucostomum*. Con los mismos datos se evaluó si las rutas (secuencia de funciones) seguidas para llegar al valor de una variable afecta o no el desempeño (Cuadro 19).

Cuadro 19. Porcentaje de correcta determinación para los modelos de hembras y machos de *K. leucostomum* empleando diversas funciones que relacionan las mismas variables.

Funciones	Hembras	Machos	Porcentaje de correcta asignación
$X_2 = f(X_1)$ $X_4 = f(X_2)$ $X_5 = f(X_4)$ $X_{10} = f(X_5)$ $X_{12} = f(X_{10})$	7/11	17/23	70.5%
$X_2 = f(4)$ $X_4 = f(X_5)$ $X_5 = f(X_{10})$ $X_{10} = f(X_{12})$ $X_{12} = f(X_1)$	8/11	17/23	73.5%
$X_5 = f(X_1)$ $X_4 = f(X_5)$ $X_2 = f(X_4)$ $X_{10} = f(X_5)$ $X_{12} = f(X_{10})$	8/11	16/23	70.5%

Se evaluó el desempeño de los modelos a nivel interpoblacional empleando los modelos de las poblaciones de Arandas y Tula. En una primera prueba se usaron las funciones $X_{15} = f(X_1)$, $X_{10} = f(X_{15})$ y $X_{14} = f(X_{10})$. De 23 ejemplares de Arandas estudiados 15 fueron asignados correctamente a su población mientras que de un total de 15

ejemplares de la población de Tula cinco fueron asignados correctamente resultando en un porcentaje de correcta asignación de 65.2%. Se hizo una segunda prueba incluyendo además de las tres funciones mencionadas anteriormente las siguientes funciones por ser estas las funciones compartidas entre ambos modelos:

$$\begin{array}{llllll}
 X_2 = f(X_1) & X_4 = f(X_1) & X_{10} = f(X_1) & X_{11} = f(X_1) & X_{12} = f(X_1) & X_{14} = f(X_1) \\
 X_{15} = f(X_1) & X_{18} = f(X_1) & X_3 = f(X_2) & X_4 = f(X_2) & X_{10} = f(X_2) & X_{11} = f(X_2) \\
 X_{12} = f(X_{12}) & X_{14} = f(X_{12}) & X_{15} = f(X_2) & X_{10} = f(X_4) & X_{12} = f(X_4) & X_{14} = f(X_4) \\
 X_{15} = f(X_4) & X_{11} = f(X_{10}) & X_{14} = f(X_{10}) & X_{15} = f(X_{10}) & X_{18} = f(X_{10}) & X_{14} = f(X_{11}) \\
 X_{14} = f(X_{12}) & X_{15} = f(X_{12}) & X_{15} = f(X_{14}) & X_{22} = f(X_{18}) & X_{23} = f(X_{18}) &
 \end{array}$$

Se usaron los datos de 26 ejemplares de Arandas y 15 de Tula. Todos los ejemplares de Tula fueron asignados correctamente a su población por 21 ejemplares de Arandas. El porcentaje de correcta asignación fue 80.4%.

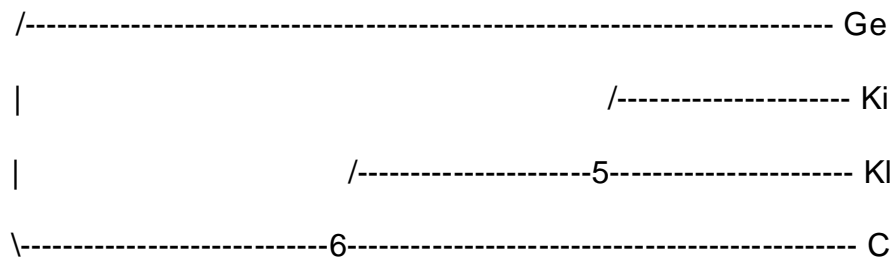
7.3 Aplicación filogenética de los modelos

Se analizaron un total de 70 correlaciones comunes entre los diferentes modelos. Se realizaron pruebas de hipótesis para ver si las pendientes entre las correlaciones comunes a dos o más modelos eran iguales. Se encontraron regresiones con la misma pendiente para los modelos de la familia, el género *Kinosternon* y las dos especies del mismo. Por ejemplo, el ancho del caparacho en función del ancho del segundo escudo pleural fue una relación con la misma pendiente en los cuatro modelos ($\beta = 2.2424$). Puesto que el modelo morfométrico de *Claudius angustatus* sólo está definido por cuatro correlaciones, no se pudo ver si la misma pendiente se mantenía en esta especie.

Se detectaron correlaciones compartidas con pendientes iguales para los modelos del género *Kinosternon* y de las especies del mismo. También se encontraron correlaciones con la misma pendiente a nivel interespecífico. Se obtuvieron los valores de los coeficientes calculados para aquellas correlaciones con pendientes iguales, los cuales se enlistan en el Apéndice 4.

De los 70 caracteres introducidos en la matriz, 45 resultaron ser no ambiguos y fueron mapeados. El género *Kinosternon* está definido por 42 caracteres mientras que se encontraron tres autoapomorfías para *K. leucostomum* y una autopomorfía para *C. angustatus* (Figura 20).

L = 96 CI = 0.990 HI = 0.010 RI = 0.967



Cambios del nodo 6 al nodo 5			Cambios del nodo 5 a KI
1,7 (1)	4,13 (1)	8,17 (1)	10,12 (3)
1,10 (1)	4,14(1)	10,11 (1)	12,14 (3)
1,14 (1)	4,15 (1)	10,14 (1)	12,16 (2)
1,15 (1)	4,16 (1)	10,15 (1)	
1,17 (1)	4,17 (1)	10,16 (1)	
2,4 (1)	5,10 (1)	10,17 (2)	
2,8 (1)	7,8 (1)	11,14 (1)	
2,14 (1)	7,10 (1)	14,15 (2)	Cambios del nodo 6 a C
2,10 (1)	7,17 (1)	14,17 (1)	12,14 (4)
2,15 (1)	8,10 (1)	15,16 (1)	
2,17 (1)	8,11 (1)	15,17 (1)	
4,8 (1)	8,14 (1)	20,21 (1)	
4,10 (1)	8,15 (1)	20,23 (1)	
4,11 (1)	8,16 (1)	21,23 (1)	

Figura 20. Árbol con caracteres mapeados. Ge: grupo externo; Ki: *K. integrum*; KI: *K. leucostomum*; C: *C. angustatus*. El carácter está señalado por dos números: el primero representa la variable dependiente y el segundo la variable independiente. El valor de la pendiente para todas las correlaciones del género se puede consultar en el Apéndice 4.

Las pendientes de las autoapomorfías de *K. leucostomum* son: 10,12= 4.3675; 12,14= 0.4456; 12,16= 0.5929. La pendiente de la autoapomorfía de *C. angustatus* es 12,14= 0.5246.

VIII. DISCUSION

La taxonomía de los quelonios cuenta actualmente con más caracteres para la determinación de especies y subespecies (bioquímicos, genéticos o moleculares) (Lutterschmidt *et al.*, 2007). No obstante, los caracteres externos particularmente los obtenidos de la forma de los organismos, se mantienen vigentes y en algunos casos siguen siendo los únicos empleados en determinaciones taxonómicas (Smith y Smith, 1997). En el caso de las tortugas de la familia Kinosternidae distribuidas en México, las claves de identificación emplean caracteres que se refieren a características externas que en gran medida se tratan de proporciones. Es por esto que se evaluaron las relaciones entre algunas estructuras del plan corporal de las tortugas de dicha familia empleando el método basado en sistemas de ecuaciones simultáneas desarrollado por Rivera-Cázares (2009). Con este método se generan modelos morfométricos que permitieron inferir la magnitud de variables, su variación y determinar ejemplares correctamente a nivel de especie e incluso población.

Para contar con un tamaño de muestra suficientemente grande se consultaron tres colecciones herpetológicas. El trabajar con ejemplares de colecciones no debe ser considerado como una fuente de error dentro de los análisis aquí presentados pues los caracteres empleados no son alterados por el método de fijación ya que dependen estrechamente de la estructura ósea (Alderton, 1988). Por otro lado, es común que en estudios morfométricos con tortugas se haga uso de ejemplares de colecciones (Ernst *et al.* 1988; Germano, 1993; Rivera, 1998). Sin embargo, los tamaños de muestra presentaron una gran variación con respecto a la edad y el sexo de los ejemplares, lo que dificultó las comparaciones entre resultados. Si se deseara incrementar la precisión de las regresiones, y en general el desempeño de los modelos, las muestras deberían tener un tamaño mayor y homogéneo (Edkins, 2004).

Otra fuente de error común suelen ser las lecturas incorrectas de los calibradores (Strauss y Bookstein, 1982). En este caso, al tratarse de un calibrador de tipo digital, este tipo de error queda descartado además de que las mediciones fueron hechas por una misma persona. Los valores atípicos (outliers) mostrados en los histogramas y gráficas de las regresiones lineales podrían ser medidas precisas que reflejan casos individuales.

8.1 Modelos morfométricos

Se realizaron los análisis señalados por el método siempre y cuando se cumplieran los criterios de normalidad y correlaciones con valor de r igual o mayor a 0.95. El hecho de haber obtenido modelos morfométricos para la familia y el género podría significar que existen correlaciones únicas compartidas por los miembros del grupo (Fristrup, 2001). Mas se debe recordar que no siempre es posible dar definiciones con base en caracteres que se cumplan con todos los miembros del grupo, solamente se pueden mencionar aquellos caracteres que definen a los miembros típicos y con base en ellos construir un grupo. Pero tampoco podemos afirmar que dichos caracteres sean únicos a la familia dado que también se encontraron algunas de las correlaciones para *Trachemys scripta venusta*. No obstante, si se retoma la perspectiva sistémica sobre la que se basó Rivera-Cázares (2009) para proponer el método, se puede argumentar que la serie de correlaciones no es la misma para todos los modelos lo que se puede interpretar como que el sistema que dio origen a una serie (modelo) no es el mismo sistema que dio origen a otra serie (otro modelo).

Al ser los modelos una descripción de las relaciones entre las partes de un sistema proporcionan información que se desprende primariamente de la correlación o no correlación entre variables, la fuerza de la correlación, la magnitud del cambio registrado por una variable como consecuencia de un cambio de la otra variable y el sentido del cambio. De modo que los modelos pueden ser usados en estudios descriptivos (un solo modelo) o comparativos (más de un modelo).

8.1.1 Modelo morfométrico de *Claudius angustatus*

El modelo generado para *C. angustatus* no cumplió con el segundo criterio, correlaciones con un valor de r igual o mayor a 0.95. Los caracteres de *C. angustatus* se asocian débilmente en comparación con las otras dos especies probablemente debido a la gran variación en la forma del plastron. Estas tortugas tienen conchas aplanadas y presentan una gran reducción en el tamaño del plastron además de que los huesos no son los mismos que están presentes en el plastron de *Kinosternon* (Hutchinson y Bramble, 1981). El plastron no está unido al caparacho por puentes sólidos sino por uniones cartilaginosas, que pudieran debilitar la estructura general de la concha. Este cambio en la estructura de la concha podría facilitar a esta especie perseguir sus presas, tales como ranas, sin tener que soportar una concha pesada (Alderton, 1988). Otra razón podría ser que al no existir un mecanismo para mover los

lóbulos plastrales y cerrar la concha no hay necesidad de armonizar las estructuras de ésta. Los caracteres de la cabeza como largo y ancho también podrían estar libres de estas limitantes al no meterse la cabeza dentro de la concha. Mayr (citado en Fristrup, 2001) sugirió algo al respecto, al proponer que un conjunto de cambios morfológicos que pudieran ser vinculados a un único cambio funcional deberían ser tratados como un único carácter. Dado que los valores de r están por debajo de 0.95 es importante mencionar que los patrones observados en este modelo sólo pueden ser considerados como preliminares. Éstos solamente podrán ser utilizados para formular hipótesis que posteriormente deberán ser probadas (McGarigal *et al.*, 2000).

8.1.2 Modelos morfométricos de machos, hembras y juveniles

Por lo que corresponde a la comparación entre machos y hembras, la variación entre el patrón de correlaciones entre los géneros podría deberse al dimorfismo sexual que no sólo se manifiesta como diferencias en el tamaño sino también como diferencias en la asociación de las partes. La variación fenotípica podría ser explicada considerando que representa la capacidad de responder a los cambios del ambiente para una población pues es el elemento sobre el que la adaptación trabaja (Chiari *et al.*, 2009). En las hembras, las presiones ambientales quizá adquieren una fuerza mayor al ser el sexo que debe alojar y portar dentro de su cuerpo los huevos que serán depositados para que eclosionen, es decir, la descendencia. Al no existir un patrón claramente establecido para las correlaciones de las partes de la concha, las hembras podrían tener así una capacidad aumentada de responder satisfactoriamente a los cambios en el ambiente.

En cuanto a las diferencias entre los modelos de los adultos y los juveniles de *K. integrum*, los juveniles mostraron un número mayor de correlaciones (171 contra 35) además de que se observó una mayor pendiente para los juveniles en las correlaciones comunes. Por ejemplo, los juveniles mostraron una pendiente mayor para la regresión del ancho sobre el largo del caparacho (0.6668 contra 0.4338) lo que podría interpretarse como una mayor tasa de crecimiento. Para explicar esto hay que considerar que las placas óseas de las tortugas juveniles generalmente no están fusionadas cuando eclosionan. Éstas crecen paulatinamente uniéndose en un patrón alternado (en zig-zag) de suturas. A partir de esta etapa en adelante, el crecimiento general de la concha decrece a pesar de que nuevo material óseo se sigue depositando alrededor de las placas. Cuando las suturas se osifican completamente,

el crecimiento se detiene y es cuando la concha ha alcanzado su máximo tamaño (Alderton, 1988)

8.1.3 Modelos morfométricos poblacionales de *Kinosternon integrum*

A pesar de tener muestras de tamaño tan diferente se generaron los modelos de *K. integrum* para cada población. Aunque las poblaciones de Ojuelos y San Pablo sólo tienen cinco ejemplares cada una, no se descartaron de los análisis ya que Zar (1984) considera cinco como el mínimo de datos para poder hablar de una regresión significativa. Dado que todas las poblaciones pertenecen a la misma especie, cabría esperarse que el patrón de correlaciones se mantuviera entre las poblaciones. Sin embargo, como se ve en la figura 10, la variación en la presencia de correlaciones entre los modelos es grande. También se detectaron diferencias entre las pendientes compartidas.

El no haber encontrado la misma serie de correlaciones para las poblaciones de *K. integrum* podría deberse al tamaño de muestra insuficiente de todos los modelos. El tamaño de muestra más grande corresponde al modelo para Arandas con 27 ejemplares. Pero sobretodo, debe considerarse que los datos de las poblaciones no son homogéneos con respecto a la proporción de datos de machos, hembras y juveniles. Como se mostró en este trabajo, las correlaciones entre las variables no son las mismas para los machos, hembras o juveniles. De este modo, si se quiere explicar la variación en la forma de un ejemplar se debe considerar su sexo para que el modelo usado sea el adecuado.

Sin embargo, los resultados obtenidos constituyen una base para futuras investigaciones interpoblacionales. De acuerdo con Edkins (2004), la morfometría de conchas de tortugas es el estudio de las dimensiones de las conchas en relación con alguna variable ambiental o factores biológicos para explicar la variación intraespecífica entre poblaciones. El contar con datos suficientes y completos de poblaciones que habitan ambientes distintos o cuya distribución pueda localizarse en un gradiente ambiental permitiría hacer inferencias acerca de los efectos del ambiente sobre la variación fenotípica intraespecífica. En este caso, los modelos reflejarían la variación en la forma de las tortugas en respuesta a diferentes ambientes en términos de series de correlaciones.

A diferencia de otros métodos, en los modelos desarrollados en este trabajo no se remueven explícitamente los efectos del tamaño sobre la forma pero al ser cada línea de regresión una representación del cambio de una dimensión con respecto a otra se descarta cualquier interferencia del tamaño. Asimismo, cada relación entre el tamaño y la forma genera una asociación de puntos particular que se diferencia de otras relaciones tamaño-forma y esta relación es representada por el modelo. Al igual que el análisis discriminante realizado por Lamb (1983), no se sabe si la aplicabilidad de los modelos se limita al rango de distribución definido por las localidades de donde provienen los ejemplares usado en este trabajo.

Lo que sí puede afirmarse, en el caso de las hembras de *K. integrum* es que los modelos funcionan mejor con hembras que se emplearon en la construcción de los mismos. Lo anterior parece reforzar la hipótesis de que las hembras se ven favorecidas por una mayor variación en su forma. Al ser más variables que los machos o juveniles, las regresiones del modelo de las hembras sólo explican la variación de la forma de los ejemplares con los que se construyó. Si no fueran tan variables, las demás hembras tendrían que ser relativamente bien descritas por el mismo modelo. Por el contrario, en los machos se observó un patrón diferente. En éste, los machos no incorporados en el modelo inicialmente son mejor descritos por el modelo. Por su parte los juveniles no mostraron ningún patrón claro.

8.2 Espacios fenotípicos

Un factor que influyó la definición de los espacios fenotípicos fue la diferencia entre las medias así como entre las desviaciones estándar entre las variables. No obstante lo anterior, los espacios fenotípicos obtenidos en este trabajo son, al menos teóricamente, el reflejo de la manera en que se asocian las variables. El hecho de que los espacios fenotípicos de *K. integrum* y *K. leucostomum* se traslapen se puede deber a la gran varianza obtenida. La varianza también influyó en los límites inferiores calculados. Por un lado los datos de *C. angustatus* y *K. leucostomum* tienen varianzas menores mientras que *K. integrum* tiene una varianza mayor. Esto podría explicar también los límites obtenidos para los espacios fenotípicos de las poblaciones de *K. integrum*.

8.3 Predictibilidad de los modelos

La capacidad de inferencia de los modelos puede teóricamente responder dos tipos de preguntas. La primera se refiere a obtener valores aproximados de un conjunto de variables a partir de una sola variable de magnitud conocida para lo cual resultaron útiles los mapas de correlación entre variables. El hecho de que algunas variables se correlacionen con pocas variables no representa un problema a la hora de predecir valores pues dichas variables están relacionadas de manera indirecta con el resto. Aquellos modelos en que las variables están correlacionadas con un número mayor de variables simplemente son más robustos. Las redes de los modelos permiten saber si una variable de valor conocido es útil para predecir el valor de una o más variables incógnitas.

Los resultados de este trabajo señalan que los modelos generados predicen mejor los valores de las variables de los juveniles que el de los machos o hembras. A pesar de esta aparente tendencia, existen ejemplares para los cuales el modelo se ajusta pobremente. Strauss y Bookstein (1982) emplearon un método geométrico que abarca sistemática y redundantemente la forma usando landmarks. Encontraron una ligera relación entre el tamaño del cuerpo y el error del valor predicho por el modelo.

Para explicar la aparente baja capacidad predictiva del modelo se debe considerar que para cada valor posible de x existe una distribución de probabilidades de y cuya media está dada por $E(y/x) = b_0 + b_1X$. Asimismo, los modelos de regresión son sólo una aproximación a la verdadera relación funcional entre las variables de interés (Montgomery *et al.*, 2002). Adicionalmente, la mayor variación en las formas adultas podría deberse a la expresión fenotípica y los hábitos alimenticios que durante el tiempo de vida del ejemplar van acumulando sus efectos.

8.4 Capacidad de determinación de los modelos

En este trabajo se decidió en cierto grado arbitrariamente la especie a la que correspondía un ejemplar a partir de un valor calculado con base en la diferencia entre valores obtenidos y esperados. Para dar más objetividad al análisis se podría establecer un rango o límite para los valores con base en el cual clasificar a los ejemplares o también se podría usar el intervalo de confianza de las regresiones (Hair *et al.*, 1995).

La capacidad de los modelos de determinar ejemplares como de una u otra especie fue mayor al tomar en cuenta más variables. Si se toman pocas variables o regresiones se obtiene un desempeño de determinación muy bajo. Sin embargo, si se incluyen todas las regresiones de los modelos, el porcentaje de ejemplares determinados correctamente es mayor aunque ligeramente menor al obtenido por Rioux y Lapointe (2007) quienes usaron el análisis de componentes principales. Con el método desarrollado por Rivera-Cázares (2009) el 80.4% de las tortugas fue determinado correctamente a nivel interpoblacional y el 78.6% a nivel interespecífico mientras que con el análisis de componentes principales el 83% de las tortugas fue determinado correctamente a nivel interpoblacional.

En el presente trabajo, la manera en que se decidió asignar un ejemplar a una u otra especie o población depende directamente de la capacidad de los diferentes modelos para predecir valores de variables a partir de otras conocidas, por lo que el coeficiente de correlación asume una gran importancia. Si se quisiera mejorar el poder de clasificación del método quizá se tendría que tomar en cuenta sólo las correlaciones con un coeficiente aún mayor a 0.95.

Otro factor que pudo haber influido y que pudiera ser modificado para mejorar el desempeño de los modelos es la diferencia entre los rangos. Los rangos de varios caracteres se traslapan entre las tres especies y quizá sería conveniente identificar caracteres con rangos diferentes a fin de que la determinación de ejemplares sea más precisa y ésta pueda hacerse con un número reducido de variables. Al seleccionar correlaciones únicas por especies se tendrían diagnósticos cuantitativos que podrían servir para determinar especies evitando que los datos se traslapen. A pesar de que se demostró una pendiente igual para varias de las correlaciones entre *Kinosternon integrum* y *K. leucostomum* se decidió usar tales correlaciones puesto que el valor predicho depende de otro coeficiente de la regresión, la ordenada al origen.

Los resultados de las pruebas de determinación de ejemplares parecieran mostrar que los machos son los ejemplares cuya variación morfológica podría ser mejor explicada por los modelos; sin embargo, la primera prueba a nivel general entre *K. leucostomum* y *K. integrum* no apoya tal afirmación. En dicha prueba se obtuvo el mejor desempeño para las hembras (44.4%) seguidas por los juveniles (38.8%) y por último los machos (33.3%). Sin embargo, debe tomarse en cuenta que en esta prueba sólo se trabajó con dos funciones que involucraron sólo tres variables.

8.5 Aplicaciones de los modelos morfométricos

A pesar de que se necesita una gran cantidad de regresiones para tener un desempeño aceptable, los modelos morfométricos podrían ser empleados en estudios paleontológicos ya sea para la determinación de material o para estimar las dimensiones de un ejemplar a partir de material fósil escaso. García-Pérez (2004) identificó correlaciones dentro de la morfometría craneal que diferencian a los cocodrilos *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*, con el fin de determinar fósiles de alguna de las dos especies. Se obtuvo la regresión de cada correlación y se graficó cada una de las rectas que diferencian a las especies junto con las medidas de los fósiles y se observó el punto y su distancia con ambas rectas. Para determinar la especie se eligió la recta hacia la cual la distancia fuera menor.

Los modelos morfométricos desarrollados en este trabajo permitirían una determinación de material fósil aún más precisa pues se cuenta con un mayor número de correlaciones y por lo tanto, de rectas. Además se podrían incluir los intervalos de confianza de las regresiones para determinar objetivamente hasta donde se puede afirmar que un punto cae dentro o fuera de una línea de regresión.

García-Pérez (2004) consideró que la falta de estudios detallados sobre la variación que presentan los elementos óseos de *Crocodylus* impidió una determinación confiable a nivel de especie. En el caso de las tortugas, dado que los escudos no reflejan exactamente la estructura ósea pues los bordes de los escudos no se traslapan (Alderton, 1988), habría que hacer una evaluación morfométrica tomando en cuenta los escudos y las placas óseas lo que constituiría una importante base de datos para la determinación de fósiles de tortugas.

En cuanto a la aplicación taxonómica de los modelos, primero debe resaltarse la importancia de haber encontrado 42 sinapomorfías para el género lo que sugiere que sí existen ciertas restricciones para la forma de la concha en las tortugas *Kinosternon*. Las correlaciones se dan tanto entre variables de la concha como entre variables de la cabeza lo que podría interpretarse como una armonización de las estructuras del sistema. Si en subsiguientes estudios se mantiene una visión sistémica, las relaciones entre las estructuras del sistema (taxa) podrían ser explicadas por un modelo que a su vez proporcionaría información para estudios taxonómicos.

8.6 Valoración del método

Las variables utilizadas en este estudio permitieron establecer correlaciones compartidas a diferentes niveles taxonómicos, de modo que tales correlaciones podrán ser empleadas a la hora de proponer nuevas hipótesis filogenéticas para el grupo. Esto nos lleva a sugerir que los caracteres cuantitativos no deben ser descartados de estudios taxonómicos pues podrían contribuir al esclarecimiento de las relaciones filogenéticas donde los caracteres de tipo molecular han sido ambiguos e insuficientes. Debemos agregar también que con el método empleado en este trabajo, se introduce una nueva manera de presentar y codificar caracteres morfológicos en los sistemas filogenéticos.

De las 24 variables empleadas en el estudio, las variables 23 (distancia entre la parte anterior de la órbita y el hocico) y 24 (distancia entre narinas) fueron las que menos correlaciones mostraron. Esto podría deberse a que son caracteres altamente variables no restringidos por los procesos de selección natural o cualquier otro (por ejemplo, la ontogenia). Otra razón podría ser que los caracteres no fueron definidos correctamente. De acuerdo con Fristrup (2001) el investigador debe decidir que partes de una estructura son las que mejor explican la evolución del grupo y los métodos que permiten hacerlo más eficientemente. El método que se empleó en este trabajo tiene como ventaja que el investigador prueba un conjunto de caracteres de los que sólo selecciona aquellos que generan resultados potencialmente útiles.

Aunque también es un hecho que a la hora de definir los caracteres a estudiar se debe estar, en cierto grado, familiarizado con el grupo taxonómico (Fristrup, 2001). En este caso, la familia Kinosternidae se separó de *Hoplochelys* por modificaciones del caparacho y plastron en su mayoría. De hecho sólo uno de los cambios involucra a la cabeza y es la tendencia a desarrollar un paladar secundario. Por su parte los caracteres derivados de *Kinosternon* con respecto a *Sternotherus* son la movilidad bien desarrollada del lóbulo posterior y la reducción del tamaño de la cabeza (Hutchinson y Bramble, 1981). Asimismo, se debe recordar que algunos caracteres del plastron no son homólogos, por ejemplo, el ancho y largo del escudo abdominal, siendo que la homología de estructuras entre las formas es necesaria para que las comparaciones sean significativas y adecuadas (Strauss y Bookstein, 1982).

A pesar de que los caracteres empleados en este trabajo pudieron no haber sido los mejores para representar óptimamente la variación de la forma entre los taxa

estudiados, con ellos se logró describir la variación de la concha y la cabeza a nivel de familia, género y especie, demostrando que los modelos construidos efectivamente describen el sistema a partir del cual se originaron. Además se demostró que los modelos morfométricos basados en sistemas de ecuaciones simultáneas constituyen una herramienta predictiva de las aproximaciones morfométricas.

En la actualidad se cuenta con varios métodos que han sido aplicados en estudios morfométricos. Entre los diferentes métodos multivariados están aquellos que se enfocan en maximizar el poder de predicción de la función obtenida mientras que otros se centran en condensar lo más posible la información usada en la explicación de un conjunto de variables. La regresión múltiple y el análisis discriminante son representantes del primer tipo mientras que el análisis de componentes principales pertenece al segundo tipo. Cada uno de estos métodos aborda diferentes problemas a través de procedimientos diversos (Hair *et al.*, 1995).

Una de las diferencias fundamentales que distinguen al método empleado en este trabajo de la regresión múltiple y el análisis discriminante es la necesidad de definir desde el inicio una variable dependiente. En este método ninguna variable fue definida como dependiente ya que para decidirlo es necesario un conocimiento previo sobre la variación de cada una de las variables así como de las relaciones hipotéticas con el resto de las variables (Hair *et al.*, 1995). Aunque se usa el análisis de correlación cuando la relación entre ambas variables no implica dependencia, se decidió realizar análisis de regresión porque se asumió que las variables podían comportarse como dependientes (Zar, 1984). Además, al no contar con variables dependientes fijas, el modelo puede tener una estructura interna más densa, con lo que se puede predecir el valor de un número mayor de variables al igual que se pueden usar más variables para predecir valores.

Otro criterio para elegir este método se basó en el hecho de que la regresión simple es más apropiada con respecto a la regresión múltiple, cuando el tamaño de muestra es pequeño (menos de 20 observaciones) como en el caso de algunas poblaciones de *Kinosternon integrum*. Usando la regresión simple, sólo las relaciones verdaderamente fuertes serán detectadas con cierto grado de certeza (Hair *et al.*, 1995).

Otra diferencia entre la regresión simple y la regresión múltiple radica en el carácter multivariado de la segunda. Esto significa que en la regresión múltiple se hace

una valoración simultánea de las relaciones entre todas y cada una de las variables independientes. Lo mismo sucede en el análisis discriminante y de componentes principales, donde todas las variables son consideradas al mismo tiempo y no de par en par como el método empleado en este trabajo. No obstante su manera de proceder, el método desarrollado por Rivera-Cázares (2009) permite tomar en cuenta únicamente aquellas variables necesarias para predecir el valor de una variable, de modo que para responder una pregunta puede ser suficiente una única ecuación de regresión.

Un aspecto más que difirió de los otros tres métodos multivariados mencionados, es que el método usado en este trabajo no valora el papel de cada una de las variables dentro del modelo resultante. El método empleado en esta tesis no otorga ningún peso a las variables de acuerdo al poder explicativo de las mismas ni descarta variables salvo aquellas que no se hayan distribuido normalmente o no se hayan correlacionado con otras variables con un coeficiente igual o mayor a 0.95. Tanto la regresión múltiple como el análisis discriminante seleccionan las variables que contribuyen en mayor medida a explicar la variable dependiente, de modo que del conjunto inicial de variables sólo algunas son incluidas en la función final con lo que se evita que haya variables redundantes. En el caso del análisis de componentes principales, la eliminación de variables tiene como objetivo reducir las fuentes de información sin la pérdida de la misma, de modo que al final se tenga la suficiente información para la predicción óptima. Cuando las variables son incluidas en la función resultante, se identifican las variables que presentan las diferencias más grandes entre grupos y se le asigna un peso a cada variable para reflejar dichas diferencias, como en el análisis discriminante (Hair *et al.*, 1995).

Los tres métodos multivariados mencionados son compatibles con el enfoque sistémico, al igual que el método aquí empleado ya que cada una de las variables es función del conjunto total de variables. Podemos decir que los cuatro métodos comparados (modelos basados en sistemas de ecuaciones simultáneas, análisis de regresión múltiple, análisis discriminante y análisis de componentes principales) ven a la estructura problema como un sistema que se puede descomponer en partes que a pesar de haber sido separadas momentáneamente, se mantienen interrelacionadas con el resto de las partes. Lo que varía de método a método es el tipo de preguntas que responde y por lo tanto, su procedimiento.

Si bien es cierto que existen métodos que responden las mismas preguntas que el método propuesto por Rivera-Cázares (2009), incluso con fundamentos estadísticos más sólidos, se decidió probar este método ya que por sí mismo responde tres preguntas que generalmente son abordadas por otros métodos de manera separada: la descripción del sistema, la predicción de los cambios de una variable dependiente a partir de los cambios de las variables independientes y la clasificación de ejemplares dentro de una categoría.

A lo largo de este trabajo se hizo evidente que hay muchos aspectos del método que podrían ser modificados para darle una mayor solidez estadística y para volverlo más atractivo. Por ejemplo, podría modificarse el criterio bajo el cual se eligen las variables y funciones para ser incluidas en el modelo final, de manera que se evite la información redundante. El método podría ser más atractivo al público si se desarrollara un paquete de cómputo que hiciera todos los análisis y desplegara las gráficas de manera automática. Pero aún sin un paquete de cómputo, los resultados podrían ser presentados en una manera diferente que facilitara la interpretación de los mismos. A pesar de todo lo anterior, a lo largo de este trabajo también se demostró que el método respondió las preguntas que fueron planteadas al inicio.

IX. CONCLUSIONES

1. Los ejemplares contenidos en las colecciones herpetológicas son un recurso que puede ser empleado confiablemente en estudios morfométricos de tortugas por lo que se debe tomar la información completa y precisa en cada colecta.
2. Desde la perspectiva sistémica, la variación en la forma de la concha de las tortugas se puede modelar a través de sistemas de ecuaciones simultáneas. Los modelos así construidos son descriptivos e predictivos.
3. La presencia de correlaciones entre las variables varió de un modelo a otro aún dentro de la misma especie; es decir, las correlaciones encontradas para un sexo no eran las mismas encontradas para el otro. Sin embargo, existen correlaciones que sí se mantuvieron constantes dentro de la especie, género y la familia.
4. En algunos casos las correlaciones tienen la misma pendiente en dos o más modelos lo que en términos taxonómicos puede interpretarse como una sinapomorfía.
5. Los límites inferiores para la variabilidad fenotípica pueden calcularse con dichos modelos. Estos dependen en gran medida de la media y desviación estándar obtenidas.
6. Con los modelos morfométricos se pueden construir organismos con medidas estandarizadas que pueden ser empleados en comparaciones inter o intraespecíficas.
7. Puesto que cualquier cambio en el valor de cualquier variable altera el valor del resto de las variables en el sistema, los modelos morfométricos basados en sistemas de ecuaciones simultáneas permiten predecir con un grado mínimo de error el valor de uno o más caracteres a partir de una variable de valor conocido.
8. Los modelos morfométricos tienen un poder de determinación de ejemplares medio el cual incrementa al tomar en cuenta más regresiones. Además, con los

modelos se pueden identificar correlaciones comunes a diferentes taxa que pueden ser incorporadas a hipótesis filogenéticas.

9. Desde la perspectiva sistémica, la variación en la forma de la concha de las tortugas se puede modelar a través de sistemas de ecuaciones simultáneas. Los modelos así construidos son descriptivos e inferenciales y responden por sí mismos a tres preguntas básicas: la descripción, predicción y clasificación de estructuras.

10. Las hembras son el sexo de forma más variable dentro de la especie *K. integrum* ya que muestra más correlaciones con valores de correlación por debajo de 0.95.

X. BIBLIOGRAFÍA

1. Alderton, D. 1988. *Turtles and Tortoises of the World*. Facts on File Publications, Yugoslavia, 191 pp.
2. Angilletta, M., Steury, T. y M. Sears. 2004. Temperature, Growth Rate, and Body Size in Ectotherms: Fitting Pieces of a Life-History Puzzle. *Integrative and Comparative Biology*, 44: 498-509.
3. Bandas, S. y K. Higgins. 2006. Morphometric of Six Turtle Species from South Dakota. *The Prairie Naturalist*, 38: 213-221.
4. Baschelet, E. 1979. *Introducción de matemáticas para biólogos, Primera parte*. Comunicaciones internas Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias, UNAM, 170 pp.
5. Bauer-Robleda, P. 2009. Variación en la ecología e historia de vida de *Kinosternon integrum*, en un gradiente altitudinal en la cuenca del Río Balsas. Tesis de Licenciatura para obtener el grado de Biólogo, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México 68 pp.
6. Bonin, F., Devaux, B. y A. Dupré. 2006. *Turtles of the World*. The Johns Hopkins University Press, Eslovenia. 416 pp.
7. Bramble, D., Hutchinson, J. y J. Legler. 1984. Kinosternid Shell Kinesis: Structure, Function and Evolution. *Copeia*, 1984: 456-475.
8. Cadena, E., Jaramillo, C. y M. Paramo. 2007. The first Late Pleistocene record of *Kinosternon* (Cryptodira: Kinosternidae) turtles from Northern South America, Pubenza Locality, Colombia. *South American Journal of Herpetology*, 2:201-205.
9. Chiari, Y., Hyseni, C., Fritts, Th., Glabeman, S., Marquez, C., Gibbs, J., Claude, J. y A. Caccone. 2009. Morphometrics Parallel Genetics in a Newly Discovered and Endangered Taxon of Galápagos Tortoise. PLoS ONE 4(7): ed6272. Doi:10.1371/journal.pone.0006272

10. Domokos, G. y P. Várkonyi. 2008. Geometry and self-righting of turtles. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275: 11-17.
11. Ernst, C., Miller, J. Marion, K. y W. Cox. 1988. Comparisons of Shell Morphology among Turtles of the Kinosternon minor Complex. *American Midland Naturalist*, 120: 282-288.
12. Ernst, C. 1989. *Turtles of the World*. Smithsonian Institute, Estados Unidos. 313 pp.
13. Edkins, R. 2004. Variation in the Shell Morphometrics of the common Periwinkle, *Littorina littorea* and the Dogwhelk, *Nucella lapillus*, on the North-East Coast of the British Isles, 37 pp.
14. Fujita, M., Engstrom, T., Starkey, D. y B. Shaffer. 2004. Turtle phylogeny: insights from a novel nuclear intron. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 1031-1040.
15. Fristrup, K. 2001. A History of Character Concept in Evolutionary Biology. Págs. 13-35 en (G. Wagner, ed.) *The Character Concept in Evolutionary Biology*, Academic Press, Estados Unidos.
16. Gaffney, E. 1972. An illustrated glossary of the turtle skull nomenclature. *American Museum Novitates*, 2486: 1-33.
17. Gaffney, E. y P. Meylan. 1988. A phylogeny of Turtles. Págs. 157-219 en (M. Benton, ed.) *The Phylogeny and Classification of Tetrapods*, Clarendon Press, Oxford.
18. García-Pérez, L. 2004. Caracterización de los fósiles referidos al género *Crocodylus* en México y un análisis de los patrones biogeográficos del género. Tesis de Licenciatura para obtener el grado de Biólogo, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México 82 pp.
19. Germano, D. 1993. Shell Morphology of North American Tortoises. *American Midland Naturalist*, 2: 319-335.
20. Hutchinson, J. H. y D. M. Bramble. 1981. Homology of the plastral scales of the Kinosternidae and related turtles. *Herpetologica*, 37: 73-85.

21. Hair, J., Anderson, R., Tatham, R. y W. Black. 1995. *Multivariate data analysis: with readings*. Prentice Hall, Nueva Jersey. 745 págs.
22. Iverson, J. 1976. The Genus *Kinosternon* in Belize (Testudines: Kinosternidae). *Herpetologica*, 32: 258-262.
23. Iverson, J. 1986. Notes of the natural history of the Oaxaca mud turtle, *Kinosternon oaxacae*. *Journal of Herpetology*, 20: 119-123.
24. Iverson, J. 1992. *A revised checklist with Distribution Maps of the turtles o the World*. Privately printed. Richmond, Indiana, 363 pp.
25. Iverson, J. 1999. Reproduction in the Mexican mud turtle *Kinosternon integrum*. *Journal of Herpetology*, 33: 144-148.
26. Kendrick, C. 2007. Theoretical morphology of the crinoids cup. *Paleobiology*, 33: 337-350.
27. Lamb, T. 1983. The striped mud turtle (*Kinosternon bauri*) from South Carolina: a confirmation through multivariate character analysis. *Herpetological*, 39: 383-390.
28. Lamb, T. y J. Lovich. 1990. Morphometric Validation of the Striped Mud Turtle (*Kinosternon bauri*) in the Carolinas and Virginia. *Copeia*, 1990: 613-618.
29. Langlade, N., Feng, X., Dransfield, T. Copsey, L., Hanna, A., Thébaud, C., Bangham, A., Hudson, A. y E. Coen. 2005. Evolution through genetically controlled allometry space. *Evolution*, 102: 10221-10226.
30. Lindsey, C. 1966. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution*, 20: 456-465.
31. Litzgus, J., Bolton, F. y A. Schulte-Hostedde. 2008. Reproductive Output Depends on Body Condition in Spotted Turtles (*Clemmys guttata*). *Copeia*, 1:86-92.

32. Lovich, J. y T. Lamb. 1995. Morphometric Similarity between the Turtles *Kinosternon subrubrum hippocrepis* and *K. baurii*. *Journal of Herpetology*, 29: 621-624.
33. Lutterschmidt, W., Escobar, S. y E. Wilson. 2007. Multivariate Analyses of Shell Morphology of Putative Hybrid Box Turtles. *Southern Naturalist*, 6: 571-576.
34. Macip-Ríos, R. 2005. Ecología poblacional e historia de vida de la Tortuga *Kinosternon integrum* en la localidad de Tonatico, Estado de México. Tesis para obtener el Grado Académico de Maestro en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental), Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología 91 pp.
35. McGarigal, K., Cushman, S. y S. Stafford. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer, Estados Unidos. 283 pp.
36. M. Merchán. 1992. *El Maravilloso Mundo de las Tortugas*. Antiquaria, Núñez de Balboa. 478 pp.
37. Montgomery, D., Peck, E. y G. Vining. 2002. *Introducción al Análisis de Regresión Lineal*. Compañía Editorial Universal, México, 588 pp.
38. Nieto, A. y E. Pérez. 1998. *Guía de los Anfibios y los Reptiles del Estado de Querétaro*. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
39. Pigliucci, M. 2007. Finding the Way in Phenotypic Space: The Origin and Maintenance of Constraints on Organismal Form. *Annals of Biology*, 100: 433-438.
40. Raup D. y A. Michelson. 1965. Theoretical morphology of the coiled shell. *Science*, 147: 1294–1295.
41. Rioux, S. y F. Lapointe. 2007. The use of shell morphometrics for the management of the endangered malagasy radiated tortoise (*Geochelone radiata*). *Biological Conservation*, 134: 31-39.
42. Rivera, G. 2008. Ecomorphological variation in shell shape of freshwater turtle *Pseudemys concinna* inhabiting different aquatic flow regimes. *Integrative and Comparative Biology*, 48: 769-787.

43. Rivera-Cázares, J. 2009. Desarrollo de una metodología para la formulación de modelos morfométricos. Tesis para obtener el grado académico de Doctor en Ciencias, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología 141 pp.
44. Rowe, J. 1997. Growth Rate, Body Size, Sexual Dimorphism and Morphometric Variation in Four Populations of Painted Turtles (*Chrysemys picta belli*) from Nebraska. *American Midland Naturalist*, 138: 174-188.
45. Schmidt, K. 1947. A new Kinosternid turtle from Colombia. *Fieldiana Zoology*, 31: 109-112.
46. Schwartz, T., Osentoski, M., Lamb, T. y A. Karl. 2003. Microsatellite loci for the North American tortoises (genus *Gopherus*) and their applicability to other turtle species. *Molecular Ecology Notes*, 3: 283-286.
47. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2002. Norma Oficial Mexicana, NOM-059-SERMANAT-2001, Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestre-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo, Diario Oficial de la Federación, Marzo, 2003.
48. Seidel, M., Iverson, J. y M. Adkins. 1986. Biochemical Comparisons and Phylogenetic Relationships in the Family Kinosternidae (Testudines). *Copeia*, 1986: 285-294.
49. Shaffer, B., Meylan, P. y M. McKnight. 1997. Tests of Turtle Phylogeny: Molecular, Morphological and Paleontological Approaches. *Systematic Biology*, 46: 235-268.
50. Smith, M. y R. Smith. 1993. *Synopsis of the Herpetofauna of Mexico*. Vol. VII. University Press of Colorado, Estados Unidos, 1082 pp.
51. SPSS, ©Inc. SPSS for Windows, Version 13.0. 2004.
52. Srikanth, C., Chakraborti, A. y A. Bachhawat. 2005. Acetaminophen toxicity and resistance in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Microbiology*, 151: 99-111.
53. STATGRAPHICS Centurion XV, Versión 15.2.06. ©Stat Point, Inc. 1982-2007.

54. Strauss, R. y F. Bookstein. 1982. The Truss: body form reconstruction in morphometrics. *Systematic Zoology*, 31: 113-135.
55. Uller, T. y M. Olsson. 2008. Multiple paternity in reptiles: patterns and processes. *Molecular Ecology*, 17:2566-2580.
56. Van Hazel, I., Santini, F., Müller, J. y B. Chang. 2006. Short-wavelength sensitive opsin (SWS1) as a new marker for vertebrate phylogenetics. *BMC Evolutionary Biology*, 6:97, doi:10.1186/1471-2148-6-97.
57. Verdon, E. y M. Donnelly. 2005. Population Structure of Florida Box Turtles (*Terrapene Carolina bauri*) at the Southernmost Limit of their Range. *Journal of Herpetology*, 39: 572-577.
58. Vidal, N. y S. Hedges. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes and amphisbaenians, *C. R. Biologies* (2008), doi:10.1016/j.crv.2008.07.010
59. Walker, D., Ortí, G. y J. Avise. 1998. Phylogenetic Distinctiveness of a Threatened Aquatic Turtle (*Sternotherus depressus*). *Conservation Biology*, 12: 639-645.
60. Whitfield, J. y D. Tinkle. 1969. Reproductive Variation Between Turtle Populations in a Single Geographic Area. *Ecology*, 50: 340-341.
61. Zar, J. (1984). *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice Hall. 662 págs.
62. Zwick, M. 2001. Wholes and Parts in General Systems Methodology. Págs. 237-256 en (G. Wagner, ed.) *The Character Concept in Evolutionary Biology*, Academic Press, Estados Unidos.

XI. Apéndices

11.1 Apéndice 1. Ejemplares revisados

Ejemplares *Kinosternon integrum* revisados. M: macho; H: hembra; J: juvenil.

a) Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR)

2674 (M)	13855 (H)	4554-8 (J)	6081-18 (H)	6081-33 (M)
2676 (H)	13873 (H)	4554-9 (J)	6081-19 (H)	6081-34 (J)
2682 (J)	13903 (M)	5324-2 (J)	6081-2 (J)	6081-35 (J)
4554 (M)	14002 (J)	5324-3 (H)	6081-20 (H)	6081-36 (M)
4555 (M)	04555-2 (J)	5324-4 (H)	6081-21 (H)	6081-38 (H)
4818 (M)	2674-2 (H)	5324-5 (J)	6081-22 (M)	6081-39 (H)
5324 (H)	4554-10 (J)	5324-6 (M)	6081-23 (H)	6081-4 (M)
5900 (M)	4554-11 (J)	5324-7 (H)	6081-24 (H)	6081-5 (J)
6081 (J)	4554-12 (J)	6081-10 (H)	6081-25 (H)	6081-6 (M)
6103 (H)	4554-13 (J)	6081-11 (M)	6081-27 (H)	6081-8 (M)
7298 (J)	4554-2 (M)	6081-12 (H)	6081-28 (H)	6081-9 (H)
8060 (J)	4554-3 (H)	6081-13 (H)	6081-29 (H)	6103-2 (H)
13851 (H)	4554-4 (H)	6081-14 (H)	6081-3 (J)	6103-3 (M)
13852 (H)	4554-5 (H)	6081-15 (M)	6081-30 (H)	6103-4 (H)
13853 (M)	4554-6 (J)	6081-16 (H)	6081-31 (M)	6103-5 (H)
13854 (H)	4554-7 (J)	6081-17 (H)	6081-32 (M)	7298-2 (J)

b) ENCB IPN

8135 (M)	10271 (J)	15318 (M)	10918 (H)	10923 (H)
8539 (H)	10272 (J)	15575 (H)	10919 (M)	10924 (J)
9234 (M)	10273 (M)	10915 (H)	10920 (H)	10925 (J)
9235 (M)	14899 (M)	10916 (H)	10921 (H)	9232 (J)
10270 (H)	14900 (H)	10917 (H)	10922 (H)	9233

c) Museo "Alfonso L. Herrera"

16203 (H)	16206 (M)	16204 (M)	11760 (M)	12133 (H)
16202 (J)	16205 (H)	12428 (M)	12429 (M)	

Ejemplares *K. leucostomum* revisados

a) CNAR

4962 (M)	1212 (M)	5764-3 (H)	5768-3 (M)	5767-2 (M)
1210 (M)	1211 (M)	5767-3 (M)	5767 (H)	5768-2 (M)
4886 (M)	1573 (M)	5767-3 (H)	5768 (M)	5764-2 (M)

b) Museo "Alfonso L. Herrera"

17583 (J)	5651 (H)	311 (M)	19126 (M)	19106 (M)
05651-2 ser (J)	887 (M)			

c) ENCB IPN

10913 (M)	6165 (M)	9282 (M)	5162 (J)	1616 (J)
CR5161 (J)	16733 (M)	14973 (J)	6991 (H)	16500 (J)
CB9281 (M)	16793 (H)	6168 (M)	6166 (H)	6796 (H)
11449 (H)	10887 (J)	5164 (H)	5163 (J)	6797 (H)
6167 (M)				

Ejemplares *C. angustatus* revisados

a) CNAR

04734-88 (M)	04734-81 (M)	04734-73 (M)	04734-94 (M)	04734-103 (H)
04734-82 (M)	04734-89 (M)	04734-74 (M)	04734-93 (M)	04734-119 (H)
04734-79 (M)	04734-87 (M)	04734-77 (H)	04734-84 (M)	04734-108 (M)
04734-83 (M)	04734-92 (M)	04734-85 (M)	04734-78 (M)	04734-99 (H)
04734-91 (M)	04734-75 (M)	04734-86 (M)		

b) Museo "Alfonso L. Herrera"

20853 (M)	20854 (H)
-----------	-----------

11. 2 Apéndice 2. Relación entre el largo recto y largo curvo del caparacho

Se calculó β para determinar la longitud recta mínima a la que se podía identificar el sexo de las tortugas a partir del valor del largo curvo propuesto por Brauer-Robleda (2009) de 12 centímetros.

	Largo recto	Largo curvo
Recuento	77	77
Promedio	129.688	146.494
Desviación Estándar	23.582	27.4056
Coefficiente de Variación	18.18%	18.71%
Mínimo	66	69
Máximo	175	203
Rango	109	134
Sesgo Estandarizado	-0.551039	-0.799569
Curtosis Estandarizada	-0.51455	-0.486686

Coefficiente de correlación = 0.982909

Coefficiente de determinación = 96.6109%

$$\text{Largo recto} = 5.78789 + 0.845774 * \text{largo curvo}$$

11.3 Apéndice 3. Predictibilidad de los modelos

	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₁₃	X ₁₄	X ₁₅	X ₁₆	X ₁₇	X ₁₈	X ₁₉	X ₂₀	X ₂₁	X ₂₂	X ₂₃	X ₂₄
media	117.749	78.107	45.9	28.213	40.8303	27.3087	25.945	13.758	14.108	108.543	61.547	31.675	31.111	57.264	37.549	50.1755	39.328	23.6407	36.073	13.754	12.129	14.913	7.855	0.718137
s/r	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23.6406	0	13.754	12.129	14.913	7.855	0
n2	117.748	0	0	0	0	0	25.945	0	0	0	0	0	0	0	37.549	0	0	0	0	13.754	12.129	14.913	7.855	0
n3	117.749	0	45.899	28.212	40.8302	27.3087	25.945	0	0	108.5424	61.547	0	31.111	57.264	37.549	50.1754	0	23.6406	0	13.754	12.129	14.913	7.855	0
n4	117.68	78.085	45.869	28.176	40.8047	27.41	26.026	13.777	14.117	108.4225	61.564	0	31.066	57.166	37.501	50.2413	39.317	23.6342	0	13.72	12.122	14.868	7.872	0
n6	117.626	78.0683	45.945	28.213	40.8541	0	25.898	13.747	14.102	108.5626	61.532	0	31.14	57.289	37.56	50.2247	39.325	23.6182	36.048	13.751	12.123	14.93	7.855	0
n10	117.853	78.0472	46.032	28.248	40.8632	27.2728	25.974	13.758	14.111	108.5222	61.472	0	31.096	57.186	37.518	50.1329	39.29	23.6699	0	13.744	12.129	14.938	7.858	0

	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₁₃	X ₁₄	X ₁₅	X ₁₆	X ₁₇	X ₁₈	X ₁₉	X ₂₀	X ₂₁	X ₂₂	X ₂₃	X ₂₄
mínimo	24.82	19.54	10.97	5.81	7.59	8.09	4.39	2.52	3.12	21.55	16.49	7.78	5.04	13.59	8.05	11.09	7.95	7.97	11.55	4.98	4.32	5.49	2.57	0.14
s/r	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.86418	0	5.9062	4.9861	6.5356	2.938	0
n2	38.2618	0	0	0	0	6.5536	0	0	0	0	0	0	0	0	12.882	0	0	0	0	5.756	4.5964	6.1328	2.938	0
n3	48.1289	0	15.896	10.631	12.5896	13.3526	8.6415	0	0	35.49731	27.861	0	7.8492	21.757	12.925	21.2607	0	8.69394	0	6.4909	5.6628	6.9774	2.697	0
n4	44.6749	38.3434	19.087	11.506	13.3618	13.9434	8.5936	5.6106	7.1662	41.57347	30.296	0	9.9225	27.214	15.623	23.866	13.391	8.74909	0	6.9293	5.5598	6.4566	2.923	0
n6	55.3793	42.8115	24.998	16.098	20.3694	0	12.078	6.2386	8.0577	51.80556	33.559	0	12.818	30.929	18.526	27.8799	18.116	10.9713	9.7137	7.6455	5.9176	7.7828	2.211	0
n10	42.9611	37.0984	16.487	10.212	9.89734	14.2745	10.063	6.2011	7.467	41.45483	33.164	0	8.1916	26.842	17.274	24.5991	15.106	6.86472	0	6.3395	4.7668	6.3837	2.24	0

	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₁₃	X ₁₄	X ₁₅	X ₁₆	X ₁₇	X ₁₈	X ₁₉	X ₂₀	X ₂₁	X ₂₂	X ₂₃	X ₂₄
máximo	186.9	108.96	69.82	42.99	62.13	43.26	40.7	19.55	20.42	162.38	87.79	72.32	47.12	84.5	54.21	71.06	59.41	47.57	61.21	22.21	19.42	23.43	13.53	1.9
s/r	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37.8822	0	21.317	19.013	22.988	12.59	0
n2	194.357	0	0	0	0	44.634	0	0	0	0	0	0	0	61.323	0	0	0	0	0	21.462	19.389	23.376	12.59	0
n3	184.848	0	74.817	45.158	68.0486	40.7596	42.621	0	0	178.9434	94.014	0	53.531	91.486	61.281	78.0435	0	38.0463	0	20.754	18.361	22.562	12.83	0
n4	188.043	116.388	71.682	44.243	67.2543	40.3892	42.828	21.648	20.816	172.8518	91.7	0	51.443	86.034	58.586	75.6618	64.304	37.9806	0	20.265	18.447	22.975	12.64	0
n6	177.62	112.049	66.132	39.889	60.5973	0	39.218	20.983	19.928	163.2651	88.492	0	48.798	82.696	55.905	71.7606	59.765	35.8073	61.429	19.635	18.104	21.819	13.29	0
n10	190.033	117.514	74.508	45.631	70.7081	39.8006	41.31	21.042	20.515	173.1617	88.755	0	53.172	86.431	57.03	74.7423	62.597	39.8667	0	20.88	19.225	23.182	13.27	0

Cuadro 19. Media de todos los valores obtenidos a través de los Modelos generados para K. *integrum* sustituyendo la media, el mínimo y el máximo.

11.4 Apéndice 4. Predictibilidad y capacidad de asignación de los modelos

	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₁₃
Ejemplar por asignar	106.65	70.89	72.25	25.01	37.52	25.22	20.48	12.65	13.19	94.47	49.15	25.41	28.94
Media regresiones M ₁	107.68	71.357	--	25.044	39.525	26.695	22.63	12.822	14.255	96.261	52.677	25.5	--
Diferencia valor conocido-valor calculado	-1.026	-0.467	--	-0.034	-2.005	-1.475	-2.15	-0.172	-1.065	-1.791	-3.527	-0.09	--
Media regresiones M ₂	107.42	70.924	40.607	25.429	35.325	25.031	23.176	12.415	--	97.321	55.754	--	27.328
Diferencia valor conocido-valor calculado	-0.767	-0.034	31.642	-0.419	2.194	0.188	-2.696	0.234	--	-2.851	-6.604	--	1.611

	X ₁₄	X ₁₅	X ₁₆	X ₁₇	X ₁₈	X ₁₉	X ₂₀	X ₂₁	X ₂₂	X ₂₃	X ₂₄	σ	Σ
Ejemplar por asignar	46.3	27.9	41.67	38.19	18.5	31.78	10.8	10.27	12.62	6.22	0.5		
Media regresiones M ₁	49.576	34.039	42.476	37.59	21.822	35.377	13.154	11.162	14.341	10	--		
Diferencia valor conocido-valor calculado	-3.276	-6.139	-0.806	0.599	-3.322	-3.597	-2.354	-0.892	-1.721	-3.78	--	5.996	125.94
Media regresiones M ₂	51.205	34.046	45.186	35.311	21.899	32.974	15.395	11.187	13.613	7.114	--		
Diferencia valor conocido-valor calculado	-4.905	-6.146	-3.516	2.878	-3.399	-1.194	-4.595	-0.917	-0.993	-0.894	--	56.561	1187.8

Cuadro 20. Valores de desviación estándar y suma de cuadrados obtenidos al emplear todas las regresiones del modelo morfométricos de *K. leucostomum* (M₁) y *K. integrum* (M₂). El valor menor de asignación corresponde al modelo de *K. leucostomum* por lo que el ejemplar fue clasificado (correctamente) como perteneciente a dicha especie.

11.5 Apéndice 5. Coeficientes (β) obtenidos para las correlaciones comunes entre los modelos con pendiente igual. En la parte superior se señala la función y en la parte inferior la β calculada. En la columna de la izquierda aparecen señalados los modelos que comparten dicho valor. T: modelo Trachemys; F: modelo familia; G: modelo género; I: modelo *K. integrum*; L: modelo *K. leucostomum*; C: modelo *C. angustatus*.

F-G-I-L	X ₂ = f(X ₄) 2.2424	X ₁₀ = f(X ₁₅) 2.8219	X ₁₀ = f(X ₁₆) 2.4258		
G-I-L	X ₁ =f(X ₇) 3.9686	X ₁ = f(X ₁₀) 1.0444	X ₁ = f(X ₁₅) 2.9828	X ₁ = f(X ₁₇) 2.9421	X ₂ = f(X ₈) 4.9679
	X ₂ = f(X ₁₀) 0.6114	X ₂ = f(X ₁₄) 1.1986	X ₂ = f(X ₁₅) 1.7324	X ₂ = f(X ₁₇) 1.7157	X ₄ = f(X ₁₀) 0.2599
	X ₇ = f(X ₁₀) 0.2478	X ₈ = f(X ₁₀) 0.1180	X ₈ = f(X ₁₇) 0.3324	X ₁₀ = f(X ₁₁) 2.0026	X ₁₀ = f(X ₁₄) 1.9521
	X ₁₀ = f(X ₁₇) 2.8052	X ₁₁ = f(X ₁₄) 0.9418	X ₁₄ = f(X ₁₅) 1.4240	X ₁₄ = f(X ₁₇) 1.3834	X ₁₅ = f(X ₁₇) 0.9593
I-L	X ₁ = f(X ₁₄) 2.0693	X ₄ = f(X ₈) 2.1241	X ₄ = f(X ₁₁) 0.5556	X ₄ = f(X ₁₃) 0.9677	X ₄ = f(X ₁₄) 0.5263
	X ₄ = f(X ₁₅) 0.7261	X ₈ = f(X ₁₁) 0.2547	X ₈ = f(X ₁₄) 0.2405	X ₈ = f(X ₁₅) 0.3347	X ₈ = f(X ₁₆) 0.3171
	X ₁₅ = f(X ₁₆) 0.9125	X ₂₀ = f(X ₂₃) 1.6583	X ₂₁ = f(X ₂₃) 1.3651		
G-I	X ₂ = f(X ₁₁) 1.2061	X ₁₄ = f(X ₁₆) 1.2045			
	G-L-C X ₁₂ = f(X ₁₄) 0.4609	G-L X ₁₂ = f(X ₁₆) 0.5929	L-C X ₁₈ = f(X ₁₉) 0.5425	T-F-G-I-L X ₂₀ = f(X ₂₁) 1.1519	