



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación morfológica del carapacho de las poblaciones de la tortuga *Kinosternon integrum* (Reptilia: Testudines: Kinosternidae) a través de su área de distribución

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

FELIPE GARCÍA ALVARADO



DIRECTOR DE TESIS:
DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA
2015

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

**A mi madre, por enseñarme a sentir;
A mi padre, por enseñarme a pensar.**

AGRADECIMIENTOS

A la UNAM, por permitirme ser alumno de la mejor universidad de habla hispana y una de las mejores del mundo.

A la Facultad de Ciencias, por brindarme un segundo hogar en el que experimenté el salto intelectual más importante de mi vida.

A Oscar Flores Villela, por dirigir mi tesis.

Al Dr. James Berry, por brindarme los datos de su tesis doctoral. Sin su ayuda, este trabajo no tendría la calidad que tiene.

Agradecimientos a título personal:

A mi madre y a mi padre: Patricia y Felipe, por darme vida, preocuparse por mi educación y enseñarme el camino del bien. A mis hermanas y hermano: Cristina, Elena, Fernanda y León, por ser un apoyo incondicional en todos mis planes. A mis abuelas y abuelo: mi abuelita Maxi, mi mamá Reina, mi Ted y mi Geito: por maleducarme y quererme. A mis sobrinos: Carlos, Andrea y Lev, por ser la nueva inspiración familiar.

A mis mejores amigos del equipo varonil de Basquetbol de Liga Mayor: Almejo, Charly, Torito, Chapa y Tona, por compartir conmigo el honor de poner en alto el nombre de la UNAM y por estar a mi lado en una de las mejores aventuras de mi vida. A mis entrenadores: Daniel Gómez “Quick” y Manuel Rentería, por su tiempo y paciencia, pero sobre todo, por creer en mí.

A mis amigos de la carrera: Pacheco, Javi, Manzur, Gabo, Sando y Vecino, por marcar tan buena etapa universitaria y por brindarme su amistad.

Al Laboratorio de Herpetología, con especial mención a mi amigo Gonzalo y Yolo, por tantos momentos de chistes, risa y salsa, y a Gustavo, por su asesoría a lo largo de mi tesis.

A las colecciones científicas y sus respectivos curadores: Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias (MZFC), a la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología (CNAR) y la Colección Herpetológica de la Escuela de Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP), por permitirme la revisión de sus ejemplares. Al personal del MZFC: por sus asesorías y apoyos, con especial mención a Alejandro Gordillo, a Erick García Trejo y a Edmundo Pérez.

A la profesora Ana Isabel Bieler Antolin del Laboratorio de Microcine de la Facultad, por ayudarme a realizar mis esquemas. A Jaime Zuñiga, por su asesoría en cuanto a la metodología estadística. A Germán Forero Medina, por ayudarme en el modelado de nicho ecológico. A mi mejor amigo de la secundaria: Carlos, por brindarme la amistad más vieja que conservo. A mi entrenador Juan Zavala, por enseñarme a jugar basquetbol y por tratarme como a un hijo. A mi amigo Alonso, por tantos momentos de risa.

RESUMEN

Históricamente ha existido un fuerte problema en la identificación y distribución de la tortuga *Kinosternon integrum*, lo que ha sido motivo de confusión taxonómica con respecto a otras especies del género como *K. alamosae*, *K. hirtipes*, *K. oaxacae* y *K. chilmahuaca*. Existen estudios que sugieren que las poblaciones de *K. integrum* son sub específicamente diferentes, lo que ha llevado a pensar a algunos autores que las poblaciones de estas especie representan taxones diferentes. Aunado a lo anterior, se ha argumentado de manera informal que los cuerpos de agua en los que habitan algunas especies de tortugas dulceacuícolas influyen en la forma y tamaño de su carapacho, sin embargo, no hay estudios de dicho fenómeno y menos para *K. integrum*.

Se pudo constatar mediante el estudio morfométrico del carapacho de *K. integrum* el hallazgo de variación geográfica entre las poblaciones correspondientes a cuencas hidrográficas diferentes. Esta variación corresponde al largo, ancho y altura del carapacho. Con respecto a la distribución, se generó un mapa de nicho ecológico basado en seis variables ambientales, altitud y distancia euclidiana a cuerpos de agua intermitentes y perennes. También se pudo constatar la influencia del tipo de cuerpo de agua sobre la morfología del carapacho, lo cual había sido inferido por algunos autores, pero no se había comprobado formalmente en *K. integrum*.

CONTENIDO

I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	2
2.1 Variación geográfica.....	2
2.2 Cuencas hidrográficas.....	3
2.3 Familia Kinosternidae	4
2.4 Género <i>Kinosternon</i>	5
2.5 <i>Kinosternon integrum</i>	6
2.51 Estudios previos	7
2.52 Etimología de la especie e historia taxonómica	9
2.53 Distribución.....	10
2.54 Hábitat, alimentación y estatus de protección	11
III OBJETIVOS	11
3.1 General	11
3.2 Particulares	11
IV HIPÓTESIS	12
V METODOLOGÍA.....	12
5.1 COLECCIONES CIENTÍFICAS	12
5.2 DETERMINACIÓN DE POBLACIONES	13
5.3 DISEÑO EXPERIMENTAL	13
5.4 CARACTERES MORFOLÓGICOS.....	17
5.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	22
5.51 Variables numéricas continuas.....	22
5.52 Variables Numéricas Categóricas	23
5.6 MODELOS DE DISTRIBUCIÓN	23
VI RESULTADOS	25
6.1 Análisis estadístico de la morfología.....	25
6.11 Variables numéricas continuas.....	25
6.12 Variables numéricas categóricas.....	38
6.2 Modelo de distribución	41

VII. DISCUSIÓN	43
VIII. CONCLUSIONES	47
IX LITERATURA CITADA	48

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa de distribución de *Kinosternon integrum*.
- Figura 2.** Mapa de las 18 cuencas correspondientes al análisis de las hembras.
- Figura 3.** Mapa de las 5 cuencas correspondientes a los machos.
- Figura 4.** Medidas ventrales del carapacho de *K. integrum*.
- Figura 5.** Medidas ventrales del plastrón de *K. integrum*.
- Figura 6.** Medidas dorsales del carapacho de *K. integrum*.
- Figura 7.** Vista lateral del carapacho de *K. integrum*.
- Figura 8.** Gráficas de caja y bigotes para ver el dimorfismo sexual en CL.
- Figura 9.** Gráficas de caja y bigotes para ver el dimorfismo sexual en ANL.
- Figura 10.** Dendrograma de las distancias euclidianas entre las 18 poblaciones de hembras.
- Figura 11.** Dendrograma de las distancias euclidianas entre las 5 poblaciones de machos.
- Figura 12.** Gráficas de caja y bigotes para las 16 poblaciones de hembras y las 6 variables con los valores del ANOVA y/o Kruskal Wallis
- Figura 13.** Gráficas de caja y bigotes para las 5 poblaciones de machos y las 6 variables con los valores del ANOVA y/o Kruskal Wallis
- Figura 14.** Gráfica de caja y bigotes de hembras para ver si existe diferencia significativa entre CL, CWN y SHT con respecto a las corrientes intermitentes y perennes.
- Figura 15.** Gráfica de caja y bigotes de machos para ver si existe diferencia significativa entre CL, CWN y SHT con respecto a las corrientes intermitentes y perennes.
- Figura 16.** Histograma de AIC (escudos axilares e inguinales en contacto) para hembras correspondientes a las 18 cuencas.
- Figura 17.** Histograma de SIM (presencia de varios escudos inframarginales) para hembras correspondientes a las 18 cuencas.
- Figura 18.** Histograma de AIC (escudos axilares e inguinales en contacto) para machos correspondientes a las 5 cuencas.
- Figura 19.** Histograma de SIM (presencia de varios escudos inframarginales) para machos correspondientes a las 5 cuencas.
- Figura 20.** Mapa del nicho ecológico para *K. integrum*.

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Tabla de los valores del análisis de componentes principales de: A) Todos los organismos (447, de 21 cuencas; B) Hembras (390, de 18 cuencas); C) Machos (46, de 5 cuencas).

Cuadro 2. Tabla de los valores del análisis de discriminantes correspondientes a las 27 variables cuantitativas de todos los organismos.

Cuadro 3. Valores de la prueba de *t de student* para la prueba de dimorfismo sexual correspondiente a CL y ANL para las 390 hembras y los 46 machos.

Cuadro 4. Valores del MANOVA para la prueba de dimorfismo sexual (CL, CWN, CWA, CWP, ANL y SHT) para las 390 hembras y los 57 machos.

Cuadro 5. Prueba de normalidad Shapiro-Wilk para conocer el tipo de distribución de las variables por sexo

Cuadro 6. Prueba de Kruskal-Wallis para las medidas con distribución no normal para determinar si existen diferencias significativas entre cuencas.

Cuadro 7. ANOVA para las medidas con distribución normal para determinar si existen diferencias significativas de las variables seleccionadas por cuenca.

Cuadro 8. Valores del MANOVA para determinar si existe diferencia entre cuencas contra las 6 medidas seleccionadas de forma multivariada.

Cuadro 9. Valores del ANOVA para ver si existe diferencia entre ciertas variables con respecto a las corrientes de agua perennes e intermitentes.

Cuadro 10. Valores del MANOVA para ver si existe diferencia entre CL, CWN y SHT con respecto a las corrientes de agua perennes e intermitentes.

Cuadro 11. Prueba de Chi² para los caracteres cualitativos AIC (escudos axilares e inguinales en contacto) y SIM (presencia de varios escudos inframarginales).

I. INTRODUCCIÓN

México cuenta con aproximadamente 864 especies de reptiles, situándose como el segundo país más diverso del mundo con respecto a esta clase de vertebrados terrestres después de Australia (Flores-Villela y García-Vázquez, 2013). El orden Testudines está representado por trece familias de tortugas terrestres, de las cuales, el país alberga a siete de ellas: Chelydridae, Dermatemydidae, Emydidae, Geoemydidae, Kinosternidae, Testudinidae y Tryonichidae (Van-Dijk *et al.* 2014), que a su vez incluyen aproximadamente 38 especies dulceacuícolas (Flores-Villela y García-Vázquez, 2013).

La familia Kinosternidae comprende tortugas de tallas medianas y pequeñas (Ernst y Barbour, 1989), con una longitud total del carapacho que va de los 83 mm en *Sternotherus odoratus* a los 500 mm en *Staurotypus triporcatus* (Legler y Vogt, 2013). La distribución de esta familia se limita únicamente al continente americano, de Canadá hasta Argentina (Iverson *et al.* 2013). En México, la familia que presenta el mayor número de especies es la familia es la Kinosternidae con 25 en total, por lo que se le ha considerado como centro de radiación de de la familia Kinosternidae (Ernst y Barbour, 1989). Sin embargo, en el país existen pocos estudios de ésta familia, en particular para las especies distribuidas en el centro y occidente del mismo (Berry *et al.*, 1997).

El género *Kinosternon* está representada por 15 especies, de las que 12 se encuentran en México, el género *Stautotypus* poseen dos especies y los géneros *Claudius* y *Sternotherus* una especie cada uno. Dichos géneros habitan ambientes lénticos y lóticos (Legler y Vogt, 2013). La especie *Kinosternon integrum* es la que cuenta con la mayor distribución de todas las tortugas de México (Iverson, 1992): se distribuye en Colima, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas y Zacatecas (Van-Dijk *et al.* 2014).

Kinosternon integrum ha presentado problemas en su taxonomía: en el pasado fue confundida con *K. alamosae* y *K. hirtipes* debido a la simpatría de algunas de sus poblaciones, situación que fue aclarada por Iverson (1981) gracias a su estudio morfológico, ecológico y de distribución de dichas especies. Debido a su similitud morfológica, algunas poblaciones anteriormente asignadas a *K. integrum* han sido descritas como nuevas especies; como: *K. oaxacae* en Oaxaca (Iverson, 1986) y *K. chilmahuaca* en Jalisco, además de ser simpátricas con algunas poblaciones de *K. integrum* (Berry y Legler, 1980). Webb (1984) en un estudio herpeto-geográfico de la Sierra Madre Occidental, sugirió que las poblaciones de *K. integrum* de la Meseta Mexicana y la Llanura Costera del Pacífico son sub-específicamente distintas, pero no se ha realizado la descripción de estas poblaciones.

Existe una tesis no publicada de Berry (1978) en la que analizó a los complejos *K. scorpioides* y *K. leucostomum*, en los que se incluye a *K. integrum* y se demuestra que existe variación geográfica en esta especie, por lo que el presente estudio pretende validar si existe dicha variación morfométrica entre cuencas hidrográficas diferentes con una base de datos más actualizada.

II. ANTECEDENTES

2.1 Variación geográfica

La variación geográfica es un fenómeno que ocurre cuando una barrera geográfica aísla a una o varias poblaciones de una especie, dicho aislamiento va diferenciando genética y morfológicamente a las poblaciones (Lomolino *et al.*, 2010).

La variación genética de una especie generalmente presenta un componente geográfico, el que facilita la selección natural y la deriva génica entre poblaciones mientras retrasa el flujo génico a causa del aislamiento

geográfico (Lomolino *et al.*, 2010). Esto es debido a que los acervos genéticos de la especie y de las poblaciones varían debido a su separación (Campbell y Reece, 2007).

Cuando una población nueva lleva únicamente un subconjunto de alelos de la población principal, se le conoce como “efecto fundador”, estas poblaciones periféricas están sujetas a presiones de selección a causa de las condiciones locales, lo que conduce a divergencia de la población original. Este fenómeno es considerado como uno de los pasos iniciales para que se lleve a cabo el proceso de especiación (Lomolino *et al.*, 2010).

Dicho esto, se pretende resaltar la importancia del estudio de las diferencias fenotípicas entre poblaciones debido a la variación genética de cada organismo y a la presencia de barreras geográficas que dividan a las poblaciones. Dichas diferencias fenotípicas pueden cambiar el rumbo de la evolución según Pérez (2009), por lo se tiene que destacar la evaluación constante de las diferencias dentro y entre poblaciones de los animales, un ejemplo de lo anterior es el trabajo de Morales (2009) el cual concluyó que los estudios de variación geográfica aplicados a quelonios han ayudado a caracterizar y a describir mejor las diferencias morfológicas entre poblaciones de una especie, debido a que encontró diferencias morfológicas atribuidas a las barreras geográficas entre las poblaciones de *Dermatemys mawii*.

2.2 Cuencas hidrográficas

Se puede definir a una cuenca hidrográfica como un espacio de terreno limitado por montañas, laderas o colinas en el que se desarrolla un sistema de drenaje superficial que concentra sus aguas para posteriormente unirse a otro cuerpo de agua de mayor volumen (Faustino y Jiménez, 2000).

Las cuencas hidrográficas poseen una gran importancia, ya que además de funcionar como sistemas biológicos complejos, forman una unidad geográfica natural que constituye un ámbito biofísico ideal para caracterizar,

diagnosticar, evaluar y planificar el manejo adecuado de los recursos naturales (Faustino y Jiménez, 2000).

2.3 Familia Kinosternidae

México es considerado como el centro de diversificación de la familia Kinosternidae (Ernst y Lovich, 2008). Esta familia alberga a las tortugas popularmente conocidas como “casquitos, tortugas almizcleras o de fango”, el segundo término se les dio debido a las glándulas de almizcle que poseen, las que exudan una secreción con mal olor como mecanismo de defensa cuando las tortugas son perturbadas, y el tercer nombre fue por el tipo de sustrato con el que generalmente se les asocia (Ernst y Lovich, 2008). Ésta familia incluye especies que habitan cuerpos de agua y que frecuentan la tierra, la longitud del carapacho de los adultos varía entre los 100 a los 380 mm, y presentan dimorfismo sexual (Iverson *et al.* 2013).

Dicha familia incluye 25 especies de tortugas, que suman un total de 38 taxones, si se incluyen sus respectivas subespecies, se les agrupa en dos subfamilias: Staurotypinae, que incluye el género *Staurotypus* y *Claudius*, y Kinosterninae, que incluye al género *Kinosternon* y *Sternotherus* respectivamente (Iverson *et al.*, 2013).

Hutchison (1991) sugirió que la familia Kinosternidae se originó a principios de Eoceno (33 a 53 millones de años). Este argumento lo corrobora Iverson *et al.* (2013) en un trabajo basado en un análisis molecular de dicha familia. Los fósiles más viejos de la familia Kinosternidae familia en México se ubican en Hidalgo y corresponden al Neógeno (5 a 23 millones de años) (Reynoso, 2005) y en Estados Unidos los fósiles más antiguos corresponden a sitios que se encuentran desde Florida a Arkansas, de Texas a Nuevo México y de Wyoming hasta el norte de Canadá (Iverson *et al.* 2013).

2.4 Género *Kinosternon*

El nombre del género *Kinosternon* es derivado de las palabras griegas *kinetos* que significa movable y *sternon* que significa pecho, lo cual hace referencia al plastrón con bisagras que poseen estas tortugas (Smith y Smith, 1979).

Iverson *et al.* (2013) mencionan con respecto a la filogenia de la familia Kinosternidae que existen tres géneros que corresponden a la sub-familia Kinosterninae: *Kinosternon* y *Sternotherus*; el tercer clado aún no tiene un nombre asignado. Se piensa que el ancestro que dio origen al género *Kinosternon* se originó al este de Norte-américa entre 17 y 22 millones de años atrás (Iverson *et al.* 2013). Un carácter diagnóstico que distingue a las tortugas pertenecientes al género *Kinosternon* es una estructura denominada “escudo craneal”, que es una porción de piel gruesa y parcialmente cornificada que abarca el área que va desde la punta del hocico, extendiéndose hacia la parte posterior hasta la región supraocular o temporal y que puede ser redondeada o indentada (Smith y Smith, 1979).

Las tortugas de este género presentan un carapacho ovalado y alargado; poseen un escudo cervical y once escudos marginales en cada lado. Presentan únicamente de cinco a siete huesos neurales; 10 huesos periféricos están presentes en cada lado del carapacho. El plastrón varía relativamente en su largo y ancho, puede contener dos bisagras transversales movibles que bordean los escudos abdominales, que permiten cerrarlo; los escudos plastrales pueden estar completamente o casi completamente cornificados en las costuras, o la piel puede ser muy evidente entre los escudos; el puente del plastrón contiene generalmente un escudo inguinal y el escudo axilar generalmente está ausente. La cabeza es larga; el hocico es prominente, y por lo general presentan una mandíbula y maxila ganchuda; la región temporal es moderadamente emarginada y la maxila tiene contacto con el cuadrato yugal (Ernst y Barbour, 1989). El género *Kinosternon* posee un marcado dimorfismo

sexual, reflejado fuertemente en la cola. La cola de los machos es más larga y prensil para facilitar la penetración; si se mide la cola desde la base hasta la punta debe de ser mayor a la mitad de la longitud total del lóbulo posterior del plastrón, mientras que la cola de las hembras es menor a la mitad del mismo lóbulo plastral (Berry, 1978).

2.5 *Kinosternon integrum*

Los machos y las hembras de *K. integrum* presentan un pico córneo en forma de gancho, más desarrollado en los machos que en las hembras o especímenes inmaduros; además las mandíbulas de los machos tienen rayas verticales de color marrón o negro, las de las hembras son ligeramente rayadas o immaculadas. Otras partes blandas (las extremidades, cuello y cola) son de color gris oscuro o marrón arriba, gris pálido, crema, o por debajo de color amarillo (Berry, 1978).

Presentan un carapacho en forma oval, con pendientes graduales posteriores y que está aplanado sobre las vértebras. Los organismos juveniles presentan un carapacho tricarinado, las quillas desaparecen generalmente en los organismos adultos. La cabeza es ancha; el cuello es estrecho y alargado. El primer escudo vertebral es más largo que ancho, generalmente toca los dos primeros escudos vertebrales marginales; los escudos vertebrales 2-4 son más largos que anchos; y el quinto es más ancho que largo, pero posteriormente más amplio que el anterior; los escudos marginales presentan una ligera curvatura hacia el exterior y los posteriores son acampanados; las dos bisagras del plastrón son largas y generalmente cierran completamente (Ernst y Barbour, 1989).

Presentan un tamaño pequeño cuya longitud máxima del carapacho en machos es de 202 mm y en hembras de 188 mm (Smith y Smith, 1979). Estas medidas comparadas con la especie más pequeña de la familia Kinosternidae: *Kinosternon flavescens*, que posee una longitud máxima de 110 mm y

Staurotypus salvinii cuya longitud máxima es de 380 mm (Halliday y Adler, 2007). Los adultos de la especie *K. integrum* se pueden distinguir de otras especies del género *Kinosternon* por la siguiente combinación de caracteres: ausencia de órganos de sujeción para la monta en los machos; carapacho tricarinado, con las quillas ausentes en los individuos más viejos y de mayor tamaño; el plastrón puede o no ocluir completamente la abertura ventral del carapacho; la longitud de la costura inter-anal es más grande al 67% de la longitud del lóbulo posterior del plastrón; el lóbulo plastral posterior presenta una muesca , más notables en los machos que en las hembras (Berry, 1978; Ernst y Barbour, 1989).

2.51 Estudios previos

La descripción de *K. integrum* ha traído muchas confusiones debido a su gran similitud con *K. hirtipes* y *K. scorpioides*, de hecho, *K. integrum* fue considerada una subespecie de *K. scorpioides*, situación aclarada por Iverson (1981). Algunas de las que se consideraban poblaciones de *K. integrum* fueron confundidas como nuevas especies que ahora conforman el complejo de *K. integrum*: *K. alamosae* (Berry y Legler, 1980), *K. oaxacae* (Berry y Iverson, 1980), y *K. chilmahuaca* (Berry et al. 1997). Además, *K. integrum* presenta simpatria con otras especies, principalmente con *K. scorpioides* (Legler y Vogt, 2013), lo que ha conducido a problemas de identificación.

Webb (1984), en un estudio herpeto-geográfico de la Sierra Madre Occidental (correspondiente a la región de Mazatlán-Durango), sugirió que existen subespecies de *K. integrum* diferentes en cada lado de la Sierra: una que corresponde a la región de Mazatlán, donde abunda el bosque tropical deciduo y la otra que corresponde a la región de Durango, donde abunda el bosque de pino-encino.

Con respecto a los estudios de morfometría de *K. integrum*, cabe señalar que existe un trabajo de Berry (1978), quien realizó un estudio morfológico del

género *Kinosternon*, en el que analizó dos complejos de las especies *K. scordioides* y *K. leucostomum*. En dicho estudio incluyó un análisis de variación geográfica y relaciones filogenéticas que se basan en las mediciones morfológicas de 31 caracteres cualitativos del carapacho de 3,062 ejemplares adultos. Gracias a este estudio pudo observar la estrecha relación que tienen los dos complejos con *K. integrum* (principalmente *K. scordioides*), por lo que Berry propuso que uno de sus ancestros fue el que dio lugar a *K. integrum* que posteriormente se difundió del sur de la costa del Pacífico a la planicie mexicana y posteriormente al norte de la costa del Pacífico. Con los resultados de dicho estudios pudo afirmar que la estacionalidad acuática influye en la forma y tamaño del carapacho.

En México, no existen estudios recientes que evalúen el cómo el ambiente contribuye en la morfología de *K. integrum*, por lo que existe un vacío de información en el tema. En los estudios antes mencionados se sugiere que existe la posibilidad de que el tipo de ambiente en el que habita *K. integrum* intervenga en la morfología de su carapacho, lo que sugiere que diferentes poblaciones pueden constituir taxones distintos. Berry (1977) propuso el fenómeno del “Box turtle syndrome”; el cual consiste en que los caparazones aplanados y plastrones reducidos están relacionados con los cuerpos de agua permanentes los cuales mejoran la movilidad de las tortugas, mientras que en los cuerpos de agua estacionales predominan los caparazones abovedados con plastrones extensos para disminuir la superficie expuesta a los depredadores y a la pérdida de agua. (Berry, 2015 comunicación personal) insiste, en que con datos no publicados que él posee de *K. integrum* se ve reflejado el fenómeno este fenómeno.

Iverson (1999) realizó un estudio para correlacionar la puesta de huevos con el tamaño del carapacho. En dicho estudio pudo observar que las tortugas presentaban rasgos que variaban geográficamente, y que las que tenían mayores dimensiones en cuanto a su tamaño corporal y al de sus huevos

correspondían a un basurero en el estado de Morelos, lo que podría relacionar el tamaño del carapacho con el tipo y a la abundancia del alimento en ese lugar, en dicho estudio también concluye que la alta abundancia y amplia distribución de *K. integrum* se puede atribuir a su gran capacidad para habitar sistemas acuáticos permanentes y temporales. Recientemente Macip-Ríos *et al.* (2012) realizó un estudio en el que también correlacionó el tamaño del carapacho con la puesta de los huevos, encontrando que en las hembras grandes, el tamaño cloacal está directamente relacionado con el tamaño del huevo, mientras que en las hembras pequeñas el factor principal que interviene en el tamaño del huevo es la apertura pélvica y el sistema endócrino.

2.52 Etimología de la especie e historia taxonómica

La palabra *integrum* proviene del latín que significa “completo”, dicha palabra fue aplicada a esta especie ya que hace referencia al gran tamaño de su plastrón, el cual presenta la característica de cerrar casi por completo las aberturas que lo unen con el carapacho (Smith y Smith, 1979).

Esta especie fue descrita por Le Conte (1854) y es importante mencionar que hay estudios que mencionan la posibilidad de que algunas poblaciones sean taxones diferentes (Ernst y Barbour, 1989), por lo cual se debe poner énfasis en la taxonomía de la especie.

2.53 Distribución

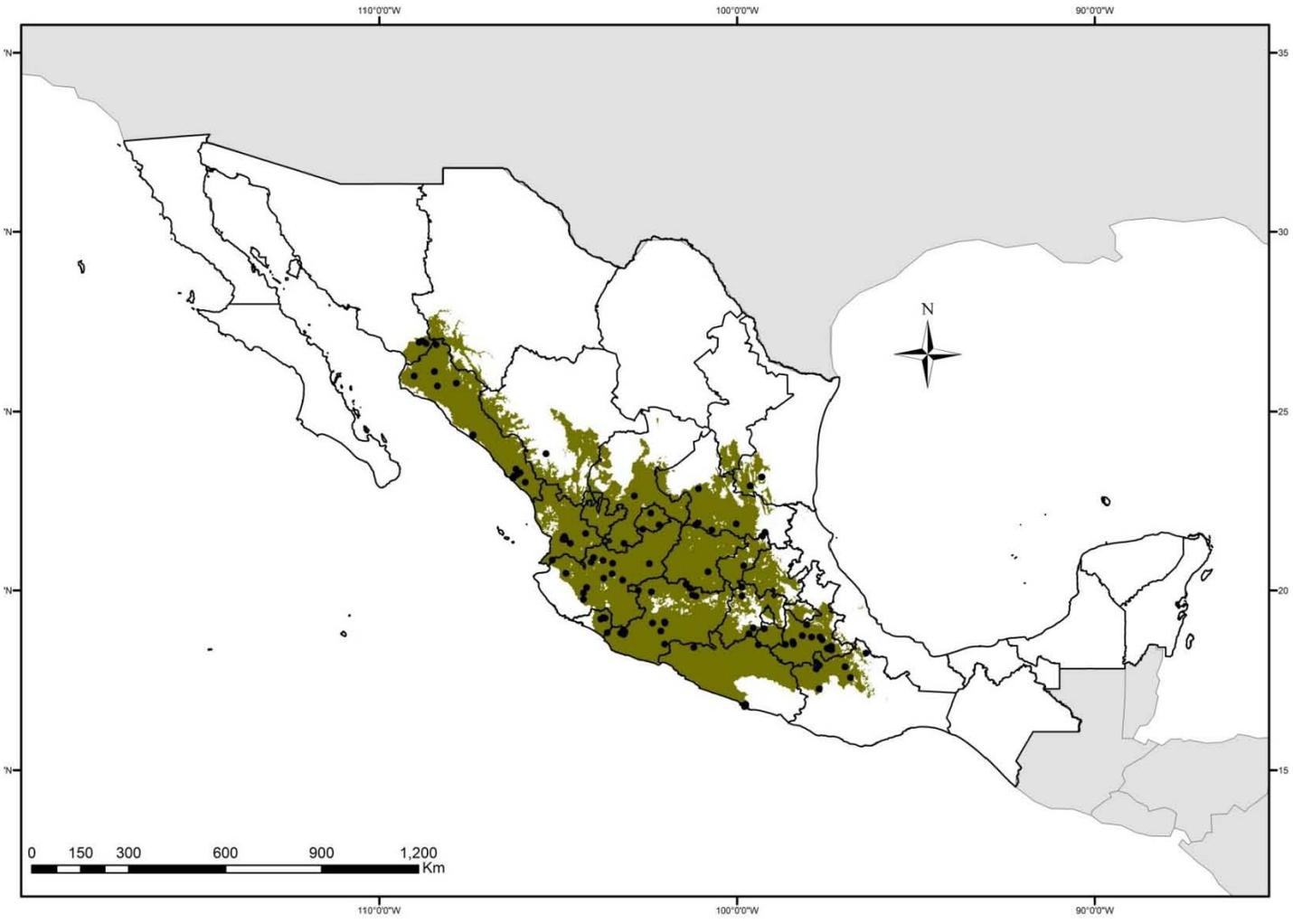


Figura 1. Mapa de distribución de *K. integrum*. Los puntos negros representan a las localidades donde se recolectaron a las tortugas analizadas en el presente trabajo.

2.54 Hábitat, alimentación y estatus de protección

Esta especie prefiere cuerpos de agua lénticos y profundos, tal es el caso de arroyos y pozas que en su mayoría son permanentes (Lemos y Smith, 2009). Berry (1978) menciona que las poblaciones de *K. integrum* generalmente se encuentran restringidas a un solo sistema hidrológico. Con respecto a su alimentación se puede decir que generalmente es carnívora, se alimenta principalmente de invertebrados como langostinos, caracoles, insectos y gusanos, así como de algunos vertebrados pequeños como peces y ranas (Iverson, 1999).

Es una especie protegida bajo la NOM-059-ECOL-2010 que la considera como “Sujeta a protección especial” (Pr) debido a que es una especie endémica de México.

III OBJETIVOS

3.1 General

- Describir la morfología de *K. integrum* a lo largo de su área de distribución e identificar si existen diferencias en la forma y tamaño de su carapacho en las diferentes cuencas hidrográficas.

3.2 Particulares

- Identificar las variables que explican la variación en el carapacho entre diferentes poblaciones de *K. integrum*.
- Determinar la existencia de dimorfismo sexual a través de la identificación de variables que discriminen entre.
- Determinar si existen variación geográfica entre cuencas de forma univariada y multivariada.

- Caracterizar las cuencas con la morfología más discordante.
- Determinar si la estacionalidad acuática influye en la forma y tamaño del carapacho.
- Poner a prueba la hipótesis del “Box turtle syndrome”.
- Hacer un modelo de distribución a través del modelado de nicho ecológico.

IV HIPÓTESIS

Si las condiciones a las que se encuentra sujeta *K. integrum* es un factor que influye en gran medida en la morfología de su carapacho, entonces se puede predecir que habrá variación geográfica entre las poblaciones de esta especie a lo largo de su distribución en cuencas diferentes.

V METODOLOGÍA

5.1 COLECCIONES CIENTÍFICAS

Se visitaron las siguientes colecciones científicas para medir los ejemplares de *K. integrum*: el Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias (MZFC), la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología (CNAR), y la Colección Herpetológica de la Escuela de Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP). En total se midieron 106 ejemplares con un calibrador vernier digital marca Mitutoyo Mod. CD-6”C+-0.01 mm.

El resto de los organismos medidos (330) corresponden a los datos crudos del trabajo doctoral de Berry (1978), los cuales fueron facilitados por el autor.

5.2 DETERMINACIÓN DE POBLACIONES

Se utilizó el software Arc Map 10.2 (ESRI, 2014) para elaborar el mapa del área de distribución con los datos georreferidos de los ejemplares de *K. integrum* que fueron utilizados en el análisis morfológico. El mapa se subdividió en poblaciones determinadas mediante cuencas hidrográficas, se superpusieron los datos de recolecta sobre un mapa de cuencas hidrográficas obtenido de la Comisión Nacional del Agua (Priego *et al.*, 2007), en el cual se seleccionaron únicamente las cuencas que cuentan con al menos 3 registros por cada sexo para preservar el mínimo de muestra que requieren algunas pruebas estadísticas (Hammer, 2014).

Si se toma en cuenta el argumento de Berry (1978) con respecto a la restricción acuática a un solo sistema hídrico de las poblaciones de *K. integrum* se puede esperar que las poblaciones correspondientes a las cuencas hidrográficas sean homogéneas y geográficamente diferentes.

5.3 DISEÑO EXPERIMENTAL

Se midieron 29 variables morfo-métricas, de las cuales 27 son cuantitativas y 2 son cualitativas, las cuales son descritas en el siguiente apartado y corresponden a 433 organismos (promedios y desviaciones estándar de las medidas en el Anexo1) pertenecientes a colecciones científicas, 387 de los organismos son hembras y 46 son machos.

Las hembras corresponden a 18 cuencas (Fig. 2):

- 1.- Cuenca Interior de Matehuala (**MAT**): 9 organismos;
- 2.- Lago Atotonilco (**ATO**): 5;
- 3.- L. de Cuitzeo (**CUI**): 7;
- 4.- Lerma Chapala (**LER**): 27;
- 5.- Rio Ameca (**AME**): 4;
- 6.- R. Armería (**ARM**): 49;
- 7.- R. Balsas (**BAL**): 28;
- 8.- R. Baluarte (**BALU**): 6;
- 9.- R. Coahuayana (**CHY**): 20;
- 10.- R. Coalcomán (**COA**): 41;
- 11.- R. Fuerte (**FUE**): 16;
- 12.- R. La Sabana (**SAB**): 25;
- 13.- R. Pánuco (**PAN**): 22;
- 14.- R. Papaloapan (**PAP**): 27;
- 15.- R. Presidio (**PRE**): 19;
- 16.- R. San Lorenzo (**SLZ**): 53;
- 17.- R. Santiago (**SAN**): 16;
- 18.- R. Sinaloa (**SIN**): 13

Los machos corresponden a 5 cuencas (Fig. 3):

- 1.- Lerma Chapala (**LER**): 6 organismos;
- 2.- Río Balsas (**BAL**): 6;
- 3.- R. Coalcomán (**COA**): 15;
- 4.- R. Pánuco (**PAN**): 5;
- 5.- R. San Lorenzo (**SLZ**): 14.

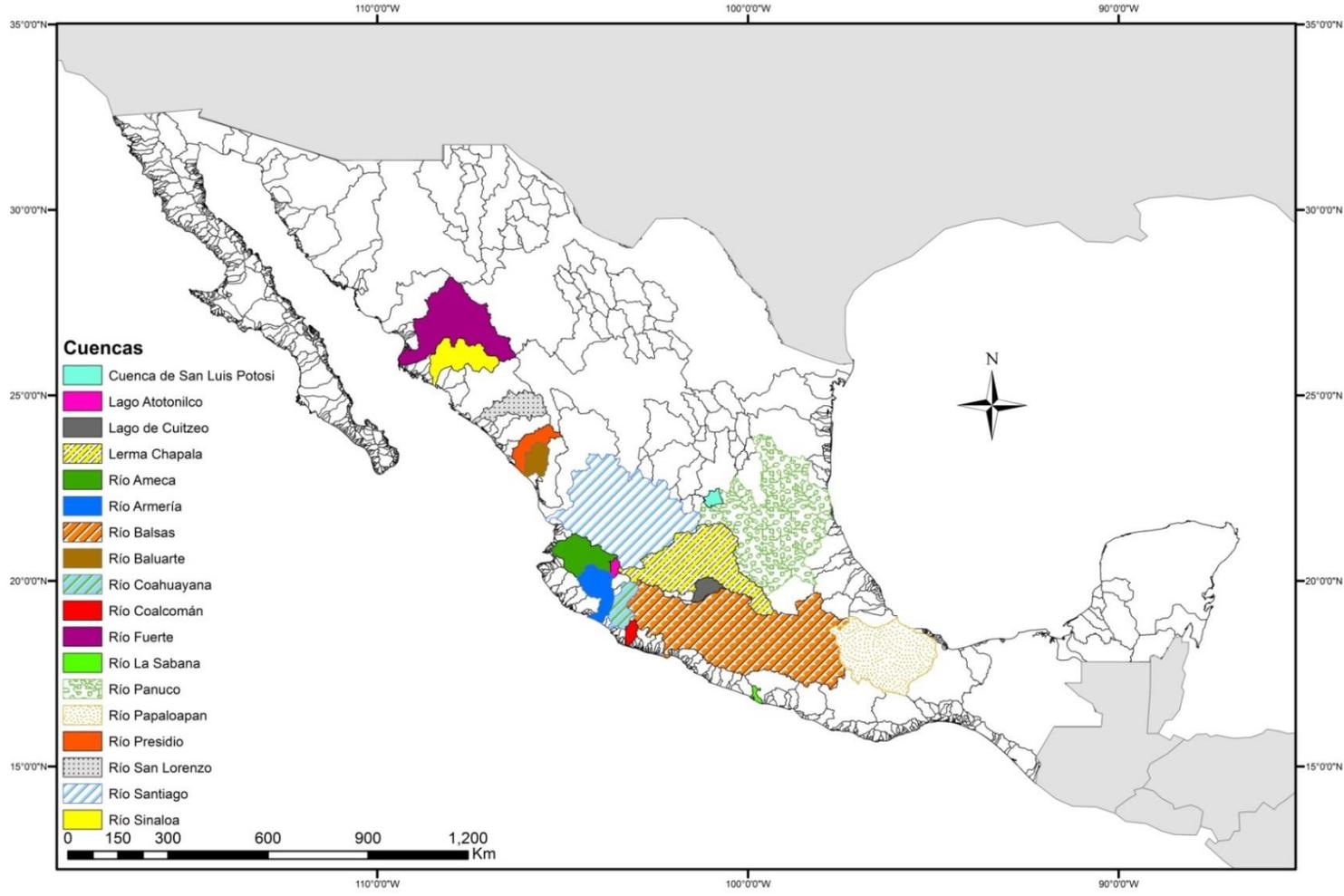


Figura 2. Mapa de las 18 cuencas correspondientes al análisis de las hembras.

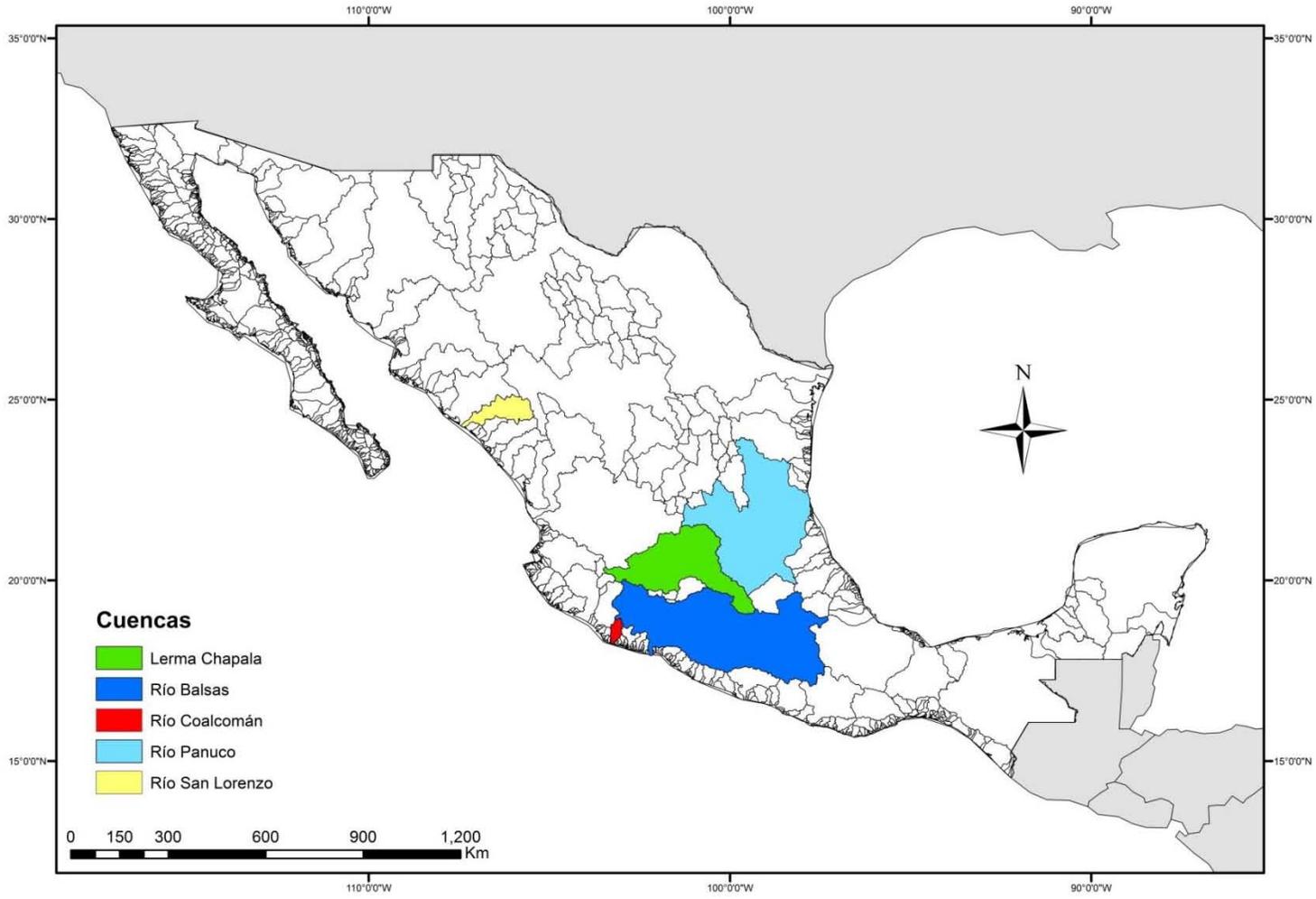


Figura 3. Mapa de las 5 cuencas correspondientes a los machos.

5.4 CARACTERES MORFOLÓGICOS

Se descartaron los ejemplares juveniles y patológicamente deformados. Con base en el estudio de Berry (1978), se tomaron las siguientes mediciones en milímetros:

1. Longitud total del carapacho (**CL**). Medida lineal que va desde la parte anterior hasta la más posterior intersectando los márgenes anterior y posterior del carapacho buscando que la medida sea perpendicular al margen medio sagital (Fig. 4).
2. Mayor anchura del carapacho (**CWN**). Esta es expresada con el escudo marginal más amplio (usualmente a la altura del M7). Los escudos marginales fueron numerados consecutivamente del número 1 al 11 de anterior a posterior, cabe mencionar que en esta especie se presentan generalmente 11 escudos marginales, en raras ocasiones hay 12 (Fig. 4).
3. Anchura anterior del carapacho (**CWA**). Medida que abarca del borde posterior al anterior del lóbulo plastral anterior (usualmente a la altura del M5) (Fig.4).
4. Anchura posterior del carapacho (**CWP**). Medida que va a la altura del escudo medio femoral (Fig. 4)
- 5-10. Longitudes de las suturas interlaminares de la línea media del carapacho; (5) Longitud de la sutura gular (**GUL**), (6) Longitud de la sutura húmeral (**HUL**), (7) Longitud de la sutura pectoral (**PEL**), (8) Longitud de la sutura abdominal (**ABL**) (Eliminado por falta de datos), (9) Longitud de la sutura femoral (**FEL**) y (10) Longitud de la sutura anal (**ANL**), (Fig. 5A)
11. Profundidad de la muesca anal (**NOT**) (Eliminado por falta de datos). Es la longitud mayor del lóbulo plastral posterior que es medido desde el punto de la costura la cual se une con la bisagra interfemoral posterior. La profundidad de la muesca anal se puede calcular al obtener la diferencia entre la longitud máxima del lóbulo posterior y la suma de la longitud femoral (FEL) y la longitud anal (ANL).

12. Anchura del escudo gular (**GUW**). Se mide la máxima anchura de la intersección de la costura gular-humeral y el borde libre del lóbulo plastral anterior (Fig.5A).
13. Anchura de la costura humeral-pectoral (**HPW**). Es la anchura plastral de la intersección de la costura humeral-pectoral y el borde libre del lóbulo plastral anterior (Fig.5B).
14. Anchura de la bisagra anterior (**AHW**). Es la anchura plastral del borde posterior del escudo pectoral (Fig. 5B).
15. Anchura de la bisagra posterior (**PHW**). Ancho del lóbulo plastral posterior y el borde anterior del lóbulo posterior (Fig. 5B).
16. Anchura del transfemoral (**TFW**). Medida por los puntos más anchos del escudo femoral (Fig. 5B).
17. Anchura de la costura femoral anal (**FAW**). Es la longitud plastral de la intersección de la costura femoral-anal y el borde libre del lóbulo plastral posterior (Fig. 5B).
18. Longitud del escudo central 1 (**C1L**). Medido en la línea media (Fig. 6A).
19. Longitud del escudo central 3 (**C3L**). Medido en la línea media (Fig. 6A).
20. Longitud del escudo central 5 (**C5L**). Medido en la línea media (Fig. 6A).
21. Anchura anterior del primer escudo central (**C1A**). Medido en los puntos comunes a C1, primeros pleurales y marginales (también M1 y M2) (Fig. 6B).
22. Anchura posterior del primer escudo central (**C1P**). Medido en los puntos comunes a C1, C2 Y P1 (Fig. 6B).
23. Anchura del tercer escudo central (**C3W**). Medido en los puntos comunes a C3, P2 y P3 (Fig. 6B).
24. Anchura del quinto escudo central (**C5W**). Medido en los puntos más laterales de contacto entre C5, P4 y marginales (m10 o m11) (Fig. 6B).
25. Longitud del escudo axilar (**AXL**). Medida lineal máxima de los puntos más laterales a los puntos de la izquierda más posteriores (Fig. 5A).

- 26. Longitud del escudo inguinal (INL).** Medida lineal máxima de los puntos más laterales a los puntos de la izquierda más posteriores (Fig. 5A).
- 27. Altura del carapacho (SHT).** Altura lineal máxima (profundidad) del caparazón, medido del centro a los escudos abdominales (o entre los puntos a la mitad del puente en los lados izquierda y derecha si los escudos abdominales fueran cóncavos) del punto más alto sobre el carapacho al anterior primero-tercero de C3 (Fig. 7).
- 28. Longitud del puente (BRL).** Menor longitud lineal del puente óseo, medido mediante la inserción de las regiones axilares e inguinales. Medido sólo en el lado izquierdo. (Fig. 5B)
- 29. Anchura de la cabeza (HW).** Medido en el borde posterior del tímpano (no necesariamente la parte más ancha).
- 30. Presencia de varios escudos inframarginales (SIM).** Por lo general escudos inguinales adicionales, mostrados como: **A:** ausente en ambos lados; **B:** presente en un solo lado y **C:** presente en ambos lados.
- 31. Escudos axilares e inguinales en contacto (AIC).** Anotados como: **A:** sin contacto en ambos lados; **B:** contacto en un solo lado y **C:** sin contacto en ambos lados

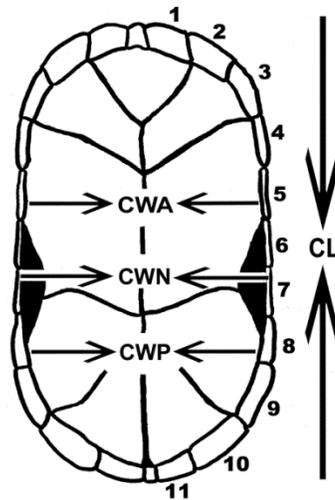


Figura 4. Medidas ventrales del carapacho de *K. integrum*. **CL**: Longitud total del carapacho; **CWN**: Mayor anchura del carapacho; **CWA**: Anchura anterior del carapacho; **CWP**: Anchura posterior del carapacho.

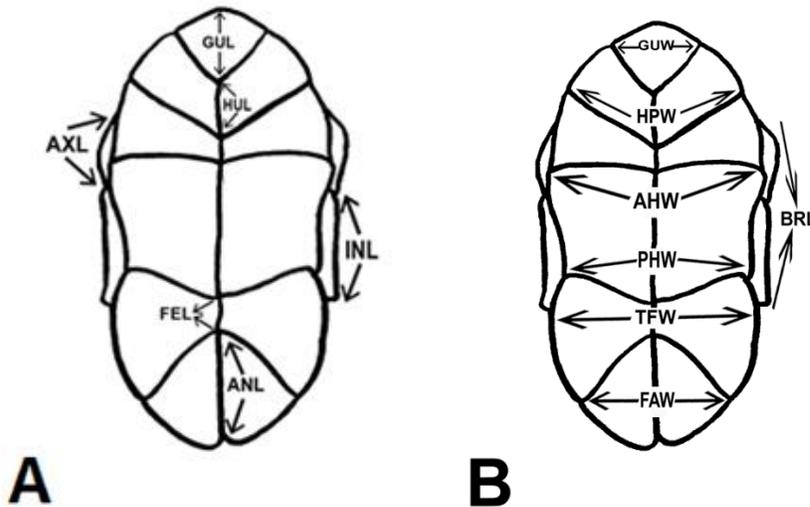


Figura 5. Medidas ventrales del plastrón de *K. integrum*. **Imagen A:** **GUL**: Longitud de la sutura gular; **HUL**: Longitud de la sutura humeral; **PEL**: Longitud de la sutura pectoral; **FEL**: Longitud de la sutura femoral; **ANL**: Longitud de la sutura anal; **INL**: Longitud del escudo inguinal; **AXL**: Longitud del escudo axilar. **Imagen B:** **GUW**: Anchura del escudo gular; **HPW**: Anchura de la costura humeral-pectoral; **AHW**: Anchura de la visagra anterior; **PHW**: Anchura de la bisagra posterior; **TFW**: Anchura del transfemoral; **FAW**: Anchura de la costura femoral anal; **BRL**: Longitud del puente

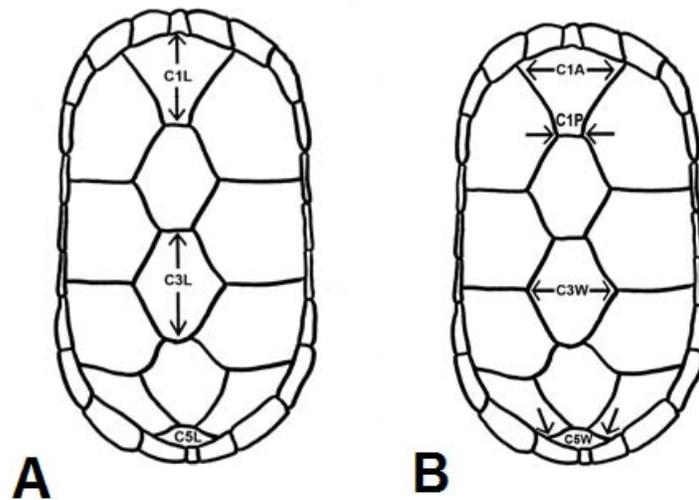


Figura 6. Medidas dorsales del carapacho de *K. integrum*. **Imagen A:** **C1L:** Longitud del escudo central 1; **C3L:** Longitud del escudo central 3; **C5L:** Longitud del escudo central 5. **Imagen B:** **C1A:** Anchura anterior del primer escudo central; **C1P:** Anchura del tercer escudo central; **C3W:** Anchura del tercer escudo central; **C5W:** Anchura del quinto escudo central.

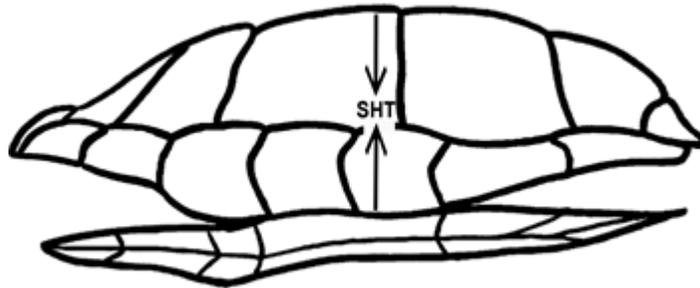


Figura 7. Vista lateral del carapacho de *K. integrum*. **SHT:** Altura del caparazón

5.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

5.51 Variables numéricas continuas

Se realizaron análisis de componentes principales (PCA) para ambos sexos y por sexo, para identificar las variables que explicaran la mayor variación y que se analizarían posteriormente. Se seleccionaron las variables con mayor peso en los componentes 1 y 2, aunada a la importancia biológica de dichas variables.

Para determinar qué variables discriminan entre sexos se realizó un análisis de discriminantes, posteriormente se seleccionaron las variables con los valores más altos (positivo y negativo) y se les aplicó una prueba de “*t de student*” que en los resultados se ilustra con gráficas de caja y bigotes.

Para determinar qué variables presentaban una distribución normal, se utilizó la prueba de Shapiro-Wilks (Hammer, 2014).

Para determinar si de manera univariada existen diferencias significativas en las variables seleccionadas por las cuencas, se realizaron las pruebas de análisis de varianza (ANOVA) y de Kruskal-Wallis dependiendo la normalidad de los datos (Hammer, 2014).

Al identificarse diferencias significativas por cuenca, se realizaron análisis por pares, en el caso de las variables con distribución normal, se utilizó la prueba de Tukey, y en el caso de las variables con distribución no normal, se utilizó el estadístico de Mann-Whitney (Hammer, 2014). En ambos casos se reporta el valor de “*p*” corregido con el estadístico de Bonferroni (Hammer, 2014) (Anexo 2 y 3).

Para conocer de manera multivariada si existen diferencias significativas de las variables contra las cuencas, se hizo un MANOVA, se reporta el valor de “*Pillai trace*”. Además, se realizó una comparación por pares, expresando el valor de “*p*” corregido por Bonferroni (Anexo 4).

Se crearon dendrogramas basados en el promedio de las seis variables utilizadas (CL, CWN, CWA, CWP, ANL y SHT), utilizando el índice de similitud de distancia euclidiana con el método de ligamiento simple.

Para ver gráficamente cómo variaban las poblaciones de acuerdo a las variables morfométricas seleccionadas, se realizaron gráficas de caja y bigotes.

Se realizó un análisis para determinar si la estacionalidad de los cuerpos de agua influye en CL, CWN y SHT. Se utilizaron únicamente éstas tres variables debido a que después del análisis de componentes principales (Cuadro 1), la prueba de Krustal-Wallis (Cuadro 6) y el ANOVA (Cuadro 7) se puede observar que son las variables que explican la variación poblacional. Se realizaron ANOVAS y MANOVAS (Anexo 6 y 7). Posteriormente, se cartografiaron los puntos correspondientes a los registros de las tortugas analizadas sobreponiéndolos en mapas de lagos y ríos: tanto intermitentes como perennes. A los puntos que estaban más cercanos a algún cuerpo o corriente de agua se le asignó la clasificación del mismo. Lo anterior, bajo el argumento antes mencionado con respecto a la restricción acuática y poca vagilidad de las tortugas dulceacuícolas.

En el caso de los organismos que quedaban en medio de dos cuerpos o corrientes diferentes, se omitió su clasificación y se les dejó fuera del análisis.

5.52 Variables Numéricas Categóricas

Se realizaron tablas de contingencia y pruebas de Chi² (Hammer, 2014) para los 2 caracteres cualitativos correspondientes a AIC y SIM en hembras y machos (Anexo 5).

5.6 MODELOS DE DISTRIBUCIÓN

Se analizaron las 19 variables bioclimáticas de Cuervo-Robayo *et al.* (2013), para determinar las variables que se utilizarían en los modelos de distribución. Se tomaron en cuenta tres aspectos principales para reducir el

número de variables y evitar sobreparametrizar los modelos: 1) que las variables tuvieran una baja correlación entre sí; 2) el valor de Jackknife, el cual ayuda a conocer la importancia de las variables para identificar las que tienen los efectos individuales más sobresalientes en el modelo (Elith *et al.* 2011) ; 3) la importancia biológica de las variables para la especie con base en lo que registra McDiarmid *et al.* (2012) y Forero-Medina *et al.* (2014).

Con lo anterior se optó por utilizar únicamente 6 de las 19 variables, las cuales fueron:

Bio06: Temperatura mínima del mes más frío;

Bio11: Temperatura media del trimestre más frío;

Bio12: Precipitación total anual;

Bio15: Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación); Bio16: Precipitación del trimestre más húmedo;

Bio17: Precipitación del trimestre más seco.

Además de las variables bioclimáticas, se añadieron: elevación (m), y la distancia euclidiana a cuerpos de agua perennes e intermitentes para realizar los modelos de distribución.

Para la creación de los modelos, se utilizó el software Maxent (Phillips y Dudík, 2008). Para determinar el área accesible para la especie (M) (Barve *et al.* 2011), se utilizaron las regiones hidrológicas de Priego *et al.* (2007).

Se realizaron 1000 iteraciones con el 25% de los datos del test para la creación de 30 modelos. Para obtener los modelos de distribución binarios, se utilizó el umbral 0.129 debido a que los umbrales recomendados por el programa no recopilaban puntos de recolecta altamente confiables. En la creación del primer mapa de distribución se utilizó el promedio del valor de la salida logística correspondiente a los 30 modelos creados (0.829) con una desviación estándar de 0.022.

VI RESULTADOS

6.1 Análisis estadístico de la morfología

6.11 Variables numéricas continuas

Al realizarse el análisis de componente principales (Cuadro 1), correspondiente a todos los organismos, se obtuvo como resultado que en los dos primeros componentes resumen el 85.67% de varianza (82.35% en el primero y 3.32% en el segundo). El PCA para hembras mostró que los dos primeros componentes resumen el 86.97% de varianza (84.05% y 2.92%), y para machos: se resume el 88.04 en los dos primeros componentes (83.42% y 3.62%). Las variables seleccionadas debido a su alto valor en los PCA fueron: CL, CWN, CWA, CWP, ANL y SHT.

En el análisis de discriminantes se determinó que las dos variables que representan mayores valores son: CL y ANL (Cuadro 2), estas variables registraron una p significativa en la prueba de *t de student*: CL ($p= 0.0039562$) y ANL ($p= 0.013239$) (Cuadro 3). En la gráfica de caja y bigotes correspondiente a CL se puede observar que los machos presentan un promedio mayor al de las hembras (Fig. 8), mientras que en ANL las hembras presentan un promedio mayor (Fig. 9). En el MANOVA para constatar de manera multivariada si existe dimorfismo sexual se constató que tanto hembras ($p= 1.646E-63$) como machos ($p= 3.343E-06$) difieren significativamente en las seis variables elegidas en el análisis de componentes principales (Cuadro 4).

Después de realizar la prueba de Shapiro-Wilk para conocer la normalidad de los datos (Cuadro 5), se determinó mediante pruebas de ANOVAS y de Kruskal-Wallis si existían diferencias significativas entre las variables y las cuencas. En el caso de las hembras, se observó que existen diferencias significativas en todas las variables (Cuadro 6 y 7), mientras que en los machos, sólo existen diferencias significativas en 3 de las 6 variables (SHT, CWP y ANL) (Cuadro 6 y 7).

Se determinó de forma multivariada que existen diferencias significativas entre las cuencas con las seis variables seleccionadas (CL, CWN, CWA, CWP, ANL y SHT) tanto en hembras ($p=1.646E-63$) como en machos ($p=3.343E-06$) (Cuadro 8).

Cuadro 1. Tabla de los valores del análisis de componentes principales correspondientes a las 27 variables cuantitativas de: Todos los organismos (447, de 21 cuencas); Hembras (390, de 18 cuencas); Machos (46, de 5 cuencas).

Variable	Todos		Hembras (390)		Machos (46)	
	PC 1	PC 2	PC1	PC2	PC1	PC2
*CL	0.5294	-0.4656	0.5129	-0.4394	0.5875	-0.4218
*CWN	0.3003	0.0031	0.3081	-0.0972	0.2676	-0.0006
*CWA	0.2905	-0.0694	0.2907	-0.1092	0.2827	0.0479
*CWP	0.2923	-0.0767	0.2946	-0.1321	0.2767	-0.0585
AHW	0.2556	0.2926	0.2596	0.3526	0.2337	0.3523
PHW	0.2143	0.2957	0.2223	0.2975	0.1860	0.1437
TFW	0.2460	0.3019	0.2523	0.3459	0.2228	0.1329
GUL	0.0833	0.0244	0.0792	0.0700	0.1043	0.0403
HUL	0.0458	0.0101	0.0465	0.0123	0.0386	0.1133
PEL	0.0300	0.0333	0.0328	0.0302	0.0158	-0.0600
FEL	0.0190	-0.3978	0.0234	-0.3127	0.0276	0.0017
*ANL	0.1301	0.3381	0.1381	0.3404	0.1081	0.1115
*SHT	0.2251	0.2011	0.2322	0.1316	0.2030	0.3324
BRL	0.1454	0.1067	0.1539	0.0512	0.1130	-0.0521
HW	0.1032	-0.1415	0.0963	-0.1059	0.1277	-0.1583
C1L	0.0875	-0.0649	0.0864	-0.0471	0.0866	-0.0457
C1A	0.0983	-0.0025	0.0944	0.0469	0.1080	-0.0228
C1P	0.0353	0.0594	0.0363	0.0662	0.0273	0.1417
C3L	0.1348	-0.0275	0.1355	-0.0759	0.1330	0.0719
C3W	0.1190	0.0594	0.1186	0.0602	0.1201	0.1869
C5L	0.0981	-0.2243	0.0895	-0.1606	0.1273	-0.2172
C5W	0.1111	-0.1449	0.1061	-0.1333	0.1286	-0.0339
AXL	0.0637	-0.2097	0.0656	-0.2804	0.0577	-0.4704
ING_INL	0.1499	0.1103	0.1543	0.0468	0.1431	0.1039
HPW	0.2078	0.1412	0.2061	0.2008	0.2091	0.3702
FAW	0.1701	-0.0006	0.1669	0.0384	0.1803	-0.0701
GUW	0.0826	-0.0517	0.0798	-0.0214	0.0884	0.0097
Varianza	82.35%	3.32%	84.05%	2.92%	83.42%	3.62%

Cuadro 2. Tabla de los valores del análisis de discriminantes correspondientes a las 27 variables cuantitativas de todos los organismos.

Variable	Axis 1
*CL	-3.4368
CWN	-0.43386
CWA	-1.3175
CWP	-0.93603
AHW	-0.9404
PHW	0.25624
TFW	-0.15168
GUL	-0.27434
HUL	-0.36657
PEL	-0.084326
FEL	-0.51289
*ANL	0.91605
SHT	0.19024
BRL	0.46857
HW	-1.0926
C1L	-0.66333
C1A	-0.97685
C1P	-0.23992
C3L	-0.29228
C3W	-0.52217
C5L	-1.4178
C5W	-0.94827
AXL	-0.078985
ING_INL	0.70386
HPW	-1.2188
FAW	-1.055
GUW	-0.85252

Cuadro 3. Valores de la prueba de *t de student* para la prueba de dimorfismo sexual correspondiente a CL y ANL para las 390 hembras y los 46 machos

Variable	<i>t</i>	<i>p</i>
CL	-2.8972	0.0039562
ANL	2.4875	0.013239

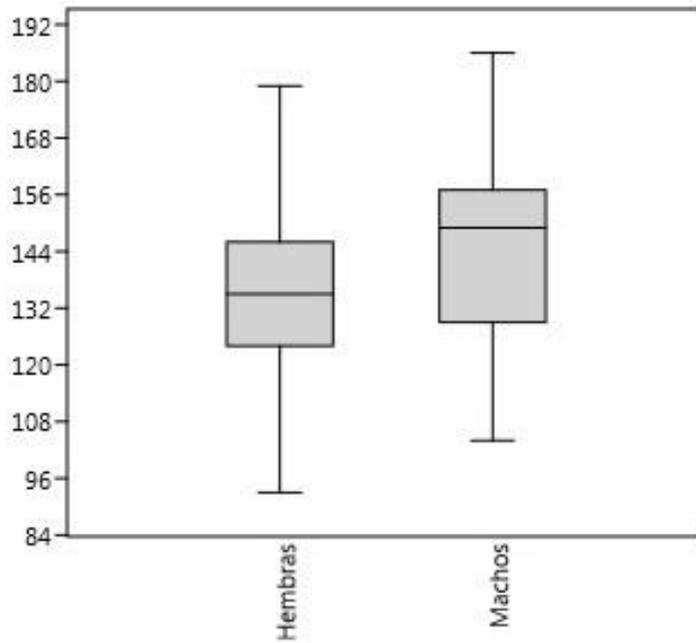


Figura 8. Gráficas de caja y bigotes para ver el dimorfismo sexual en **CL**: Longitud total del carapacho ($p=0.0039562$).

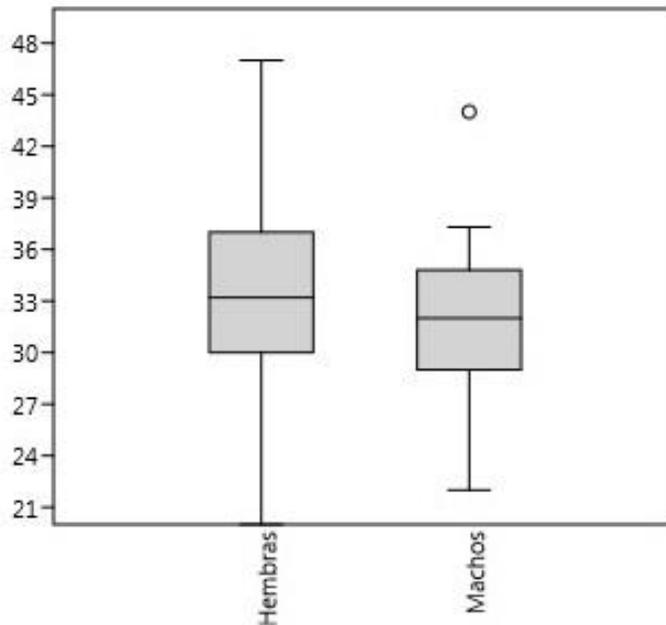


Figura 9. Gráficas de caja y bigotes para ver el dimorfismo sexual en **ANL**: Longitud de la sutura anal ($p=0.013239$)

Cuadro 4. Valores del MANOVA para la prueba de dimorfismo sexual (CL, CWN, CWA, CWP, ANL y SHT) para las 390 hembras y los 46 machos.

Pillai trace	df1	df2	F	p
0.2712	6	440	27.28	1.108E-27

Cuadro 5. Prueba de normalidad Shapiro-Wilk para conocer el tipo de distribución de las variables por sexo. Distribución no normal ($p < 0.05$) y distribución normal ($p \geq 0.05$).

Sexo	Variable	Shapiro-Wilk	p	Distribución
Hembras (390)				
	CL	0.9925	0.04689	No normal
	CWN	0.9958	0.381	Normal
	CWA	0.9915	0.02395	No normal
	CWP	0.995	0.2348	Normal
	ANL	0.9947	0.1992	Normal
	SHT	0.9887	0.004039	Normal
Machos (46)				
	CL	0.9488	0.01728	No normal
	CWN	0.9526	0.02595	No normal
	CWA	0.9619	0.0699	Normal
	CWP	0.9675	0.1285	Normal
	ANL	0.9893	0.8956	Normal
	SHT	0.945	0.01168	No normal

Cuadro 6. Prueba de Kruskal-Wallis para las medidas con distribución no normal para determinar si existen diferencias significativas entre cuencas.

Sexo	Variable		H (chi2)	p
Hembras (390):				
	CL		90.92	4.077E-12
		96.08	4.527E-13	CWA
Machos (46):				
	CL		5.87	0.20083
	CWN		4.687	0.3183
	SHT		15.94	0.003075

Cuadro 7. ANOVA para las medidas con distribución normal para determinar si existen diferencias significativas de las variables seleccionadas por cuenca.

Sexo/Variable	SS	df	MS	F	p
Hembras (390):					
CWN	8248.56	17	485.209	6.51	1.4623
CWP	8563.59	17	503.741	7.57	3.647E-16
ANL	2499.74	17	147.042	6.89	1.685E-14
SHT	5911.24	17	347.72	7.22	2.633E-15
Machos (46):					
CWA	614.195	4	153.549	1.67	0.1743
CWP	863.313	4	215.828	2.72	0.04189
ANL	245.547	4	61.3866	4.04	0.007268

Cuadro 8. Valores del MANOVA para determinar si existe diferencia entre cuencas contra las 6 medidas seleccionadas de forma multivariada.

Sexo	Pillai trace	df1	df2	F	p
Hembras (390)	1.296	102	2232	6.03	1.646E-63
Machos (46)	1.327	24	160	3.30	3.343E-06

En el dendrograma correspondiente a las hembras se forman 4 grupos que son congruentes morfológicamente pero que tienen poca correlación geográfica. En el primer grupo se encuentran las cuencas R. Coahuayana, Lago

Atotonilco, R. Papaloapan, R. Santiago, R. La Sabana, R. Fuerte, R. San Lorenzo, R. Sinaloa, R. Presidio, de las cuales las últimas cuatro tienen cercanía geográfica correspondiente a la costa del Pacífico, en el segundo grupo se encuentran la Cuenca Interior de Matehuala, R. Balsas, Lerma Chapala y R. Armería, de las que las últimas tres tienen cercanía geográfica correspondiente al eje neo-volcánico, en el tercer grupo se encuentra la cuenca del R. Pánuco y R. Ameca, el cuarto grupo se compone por la cuenca del L. de Cuitzeo, R. Baluarte y R. Coacomán, de las cuales las últimas dos tienen proximidad geográfica que también corresponde a la costa del Pacífico (Fig. 10).

En el dendrograma correspondiente a los machos se optó por tomar cada cuenca como un grupo diferente debido a que la distancia euclidiana no tiene correlación geográfica entre las poblaciones (Fig. 11).

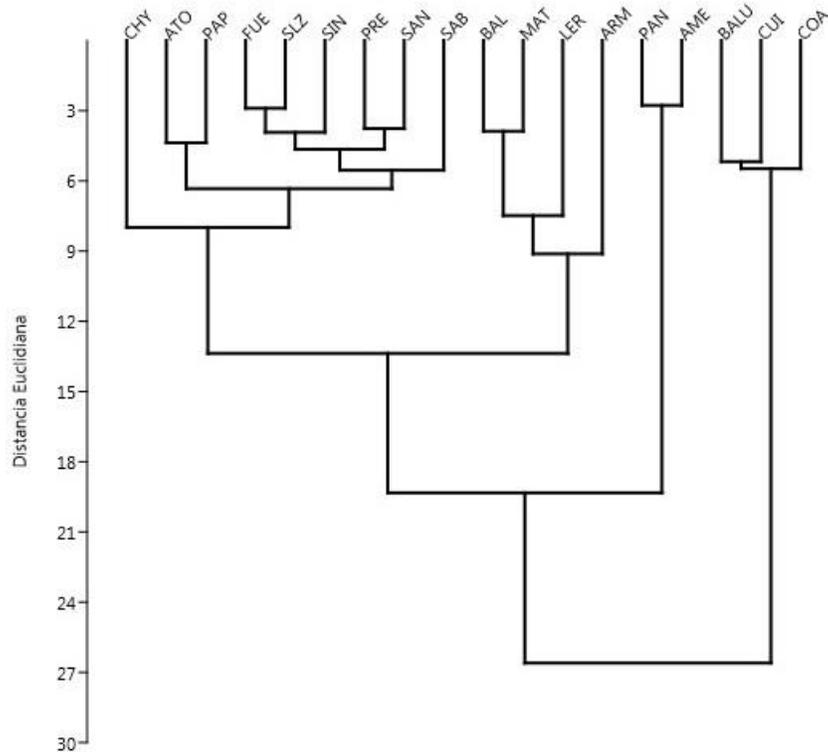


Figura 10. Dendrograma de las distancias euclidianas entre las 18 poblaciones de hembras.

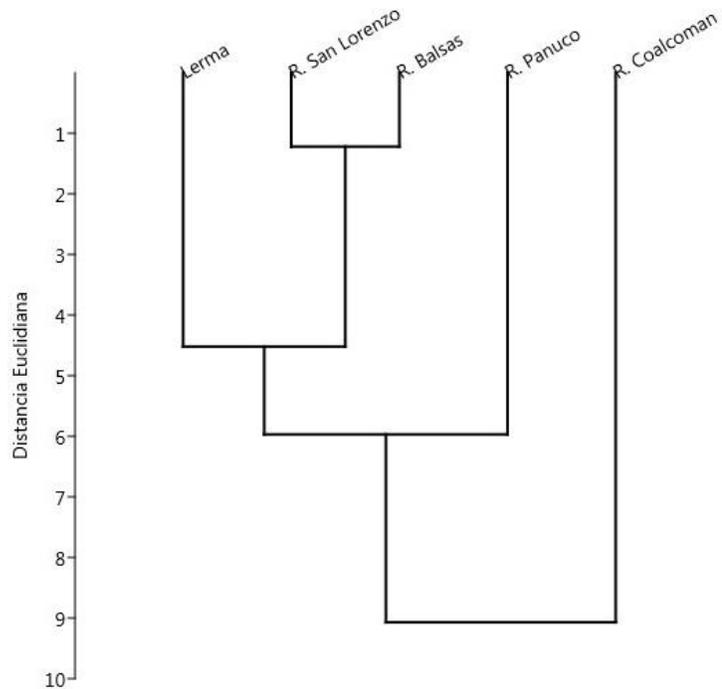


Figura 11. Dendrograma de las distancias euclidianas entre las 5 poblaciones de machos.

La gráfica de caja y bigotes correspondiente a las hembras (Fig. 12) permite observar que respecto a las variables: CL, CWA, CWN, CWP, la población del R. Pánuco (22 organismos) presenta a los organismos más grandes, mientras que las más pequeñas con respecto a las mismas medidas son las del L. Cuitzeo (7 organismos). Respecto a ANL, la cuenca del R. Ameca (4) y R. Pánuco (22) presentan las mayores medidas, mientras que las tortugas del R. Baluarte (6) presentan las menores medidas. Con respecto a SHT, los organismos que tienen las mayores alturas corresponden a la cuenca del R. Balsas (28) y R. Baluarte (6).

La gráfica de caja y bigotes que corresponde a los machos (Fig. 13) muestra que las poblaciones que presentan los promedios más altos en todas las medidas son las del Lerma Chapala (6) y el R. Balsas (6).

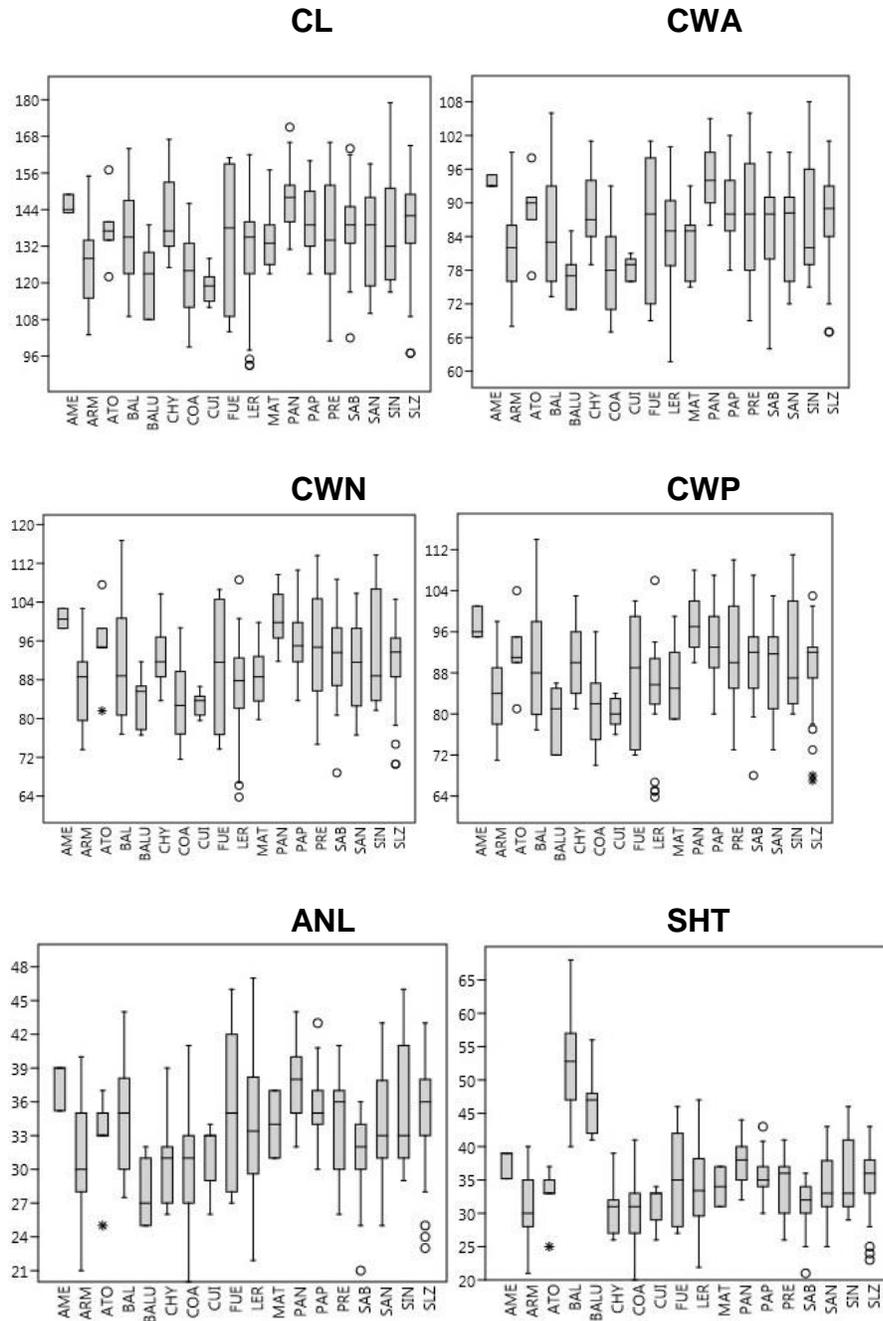


Figura 12. Gráficas de caja y bigotes para las 16 poblaciones de hembras y las 6 variables con los valores del ANOVA y/o Kruskal Wallis: **CL:** Longitud total del carapacho ($p=4.077E-12$); **CWA:** Anchura anterior del carapacho ($p=4.527E-13$); **CWN:** Mayor anchura del carapacho ($p=1.462E-13$); **CWP:** Anchura posterior del carapacho ($p=3.647E-16$); **ANL:** Longitud de la sutura anal ($p=1.685E-14$); **SHT:** Altura del carapacho ($p=2.633E-15$).

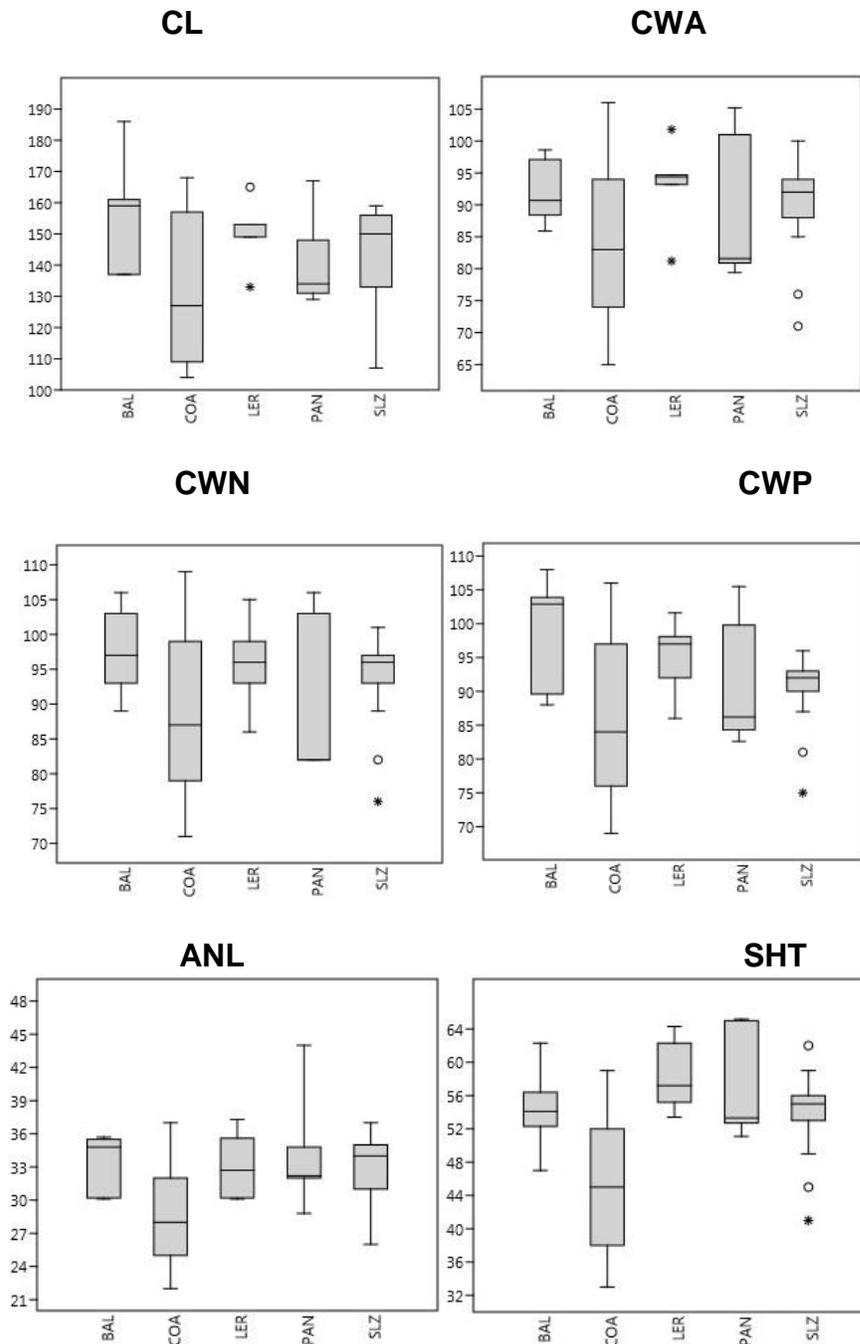


Figura 13. Gráficas de caja y bigotes para las 5 poblaciones de machos y las 6 variables con los valores del ANOVA y/o Kruskal Wallis: **CL:** Longitud total del carapacho ($p=0.20083$); **CWA:** Anchura anterior del carapacho ($p=0.1743$); **CWN:** Mayor anchura del carapacho ($p=0.3183$); **CWP:** Anchura posterior del carapacho ($p=0.04189$); **ANL:** Longitud de la sutura anal ($p=0.007268$); **SHT:** Altura del carapacho ($p=0.003075$).

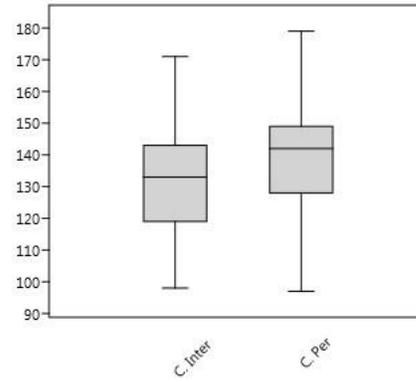
Los ANOVAS que corresponden para ver si existe relación de las tres variables escogidas: CL, CWN y SHT (después de comprobar con análisis anteriores que son las tres variables que explican mejor la variación poblacional) con respecto a la estacionalidad de las corrientes de agua indican que hay diferencias significativas en las tres variables correspondientes a las hembras: CL ($p=0.0006528$), CWN ($p=0.003939$) y SHT ($p=7.642E-05$) y el MANOVA correspondiente a las tres medidas antes mencionadas se encontraron diferencias significativas ($p=0.0001982$). Con respecto a los machos, se puede apreciar en los ANOVAS de CL ($p=0.2077$) y CWN ($p=0.4282$) que no presentan diferencias significativas a excepción de SHT ($p=0.005655$) y en el MANOVA correspondiente a las tres medidas antes mencionadas se presenta una significancia ($p=0.0006$) (Cuadro 9).

Cuadro 9. Valores del ANOVA para ver si existe diferencia entre ciertas variables con respecto a las corrientes de agua perennes e intermitentes.

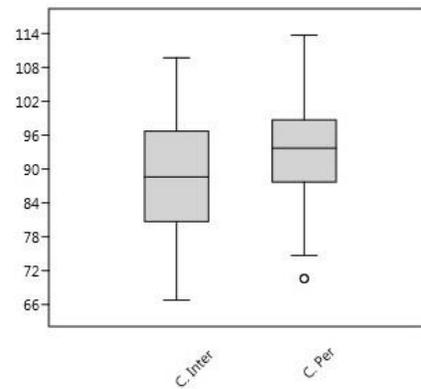
Sexo/Variable	SS	df	MS	F	p
Hembras (202):					
CL	3147.63	1	3147.63	12	0.0006528
CWN	776.131	1	776.131	8.51	0.003939
SHT	980.986	1	980.986	16.32	7.642E-05
Machos (39):					
CL	701.578	1	701.578	1.64	0.2077
CWN	65.7202	1	65.7202	0.64	0.4282
SHT	478.375	1	478.375	8.63	0.005655

Las gráficas de bigotes correspondientes a las hembras y los machos muestran que las tortugas con mayores dimensiones en CL, CWN y SHT están asociadas a corrientes perennes (Figuras 14 y 15).

CL



CWN



SHT

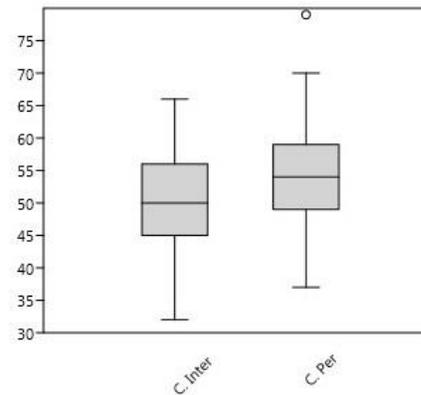


Figura 14. Gráfica de caja y bigotes de hembras para ver si existe diferencia significativa entre **CL** ($p= 0.0006528$), **CWN** ($p= 0.003939$) y **SHT** ($p= 7.642E-05$) con respecto a las corrientes intermitentes y perennes.

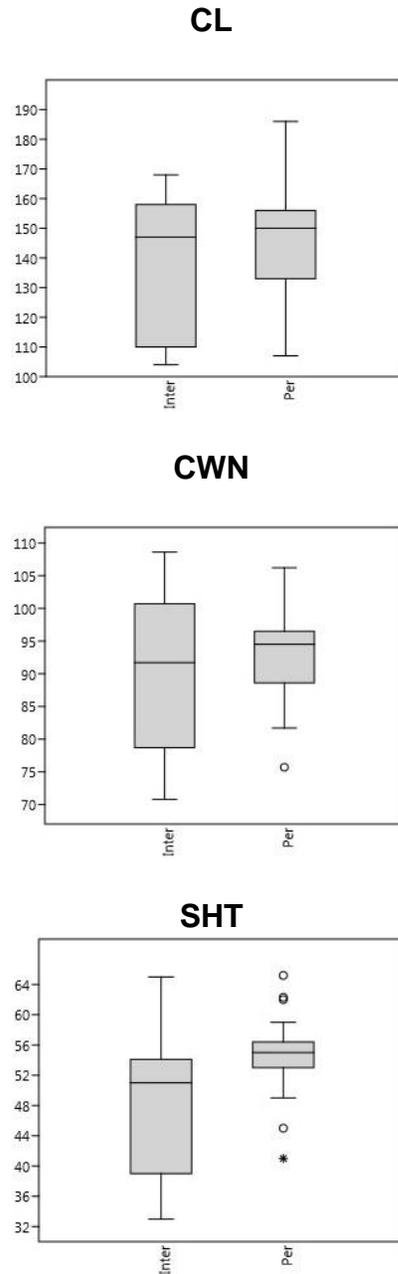


Figura 15. Gráfica de caja y bigotes de machos para ver si existe diferencia significativa entre **CL** ($p=0.2077$), **CWN** ($p= 0.4282$) y **SHT** ($p= 0.005655$) con respecto a las corrientes intermitentes y perennes

6.12 Variables numéricas categóricas

La prueba de Chi2 para ver si existe diferencia significativa entre AIC (escudos axilares e inguinales en contacto) y SIM (presencia de varios escudos inframarginales) entre los sexos, reveló que únicamente existen diferencias significativas para las hembras: AIC ($p= 1.2237E-09$) y SIM ($p=2.9055E-05$), mientras que para los machos, no: AIC ($p=0.41455$) y SIM ($p=0.91916$) (Cuadro 11).

Cuadro 11. Prueba de Chi2 para los caracteres cualitativos AIC (escudos axilares e inguinales en contacto) y SIM (presencia de varios escudos inframarginales).

Sexo	Carácter	Chi2	df	<i>p</i>
Hembras (390)				
	AIC	108.04	34	1.2237E-09
	SIM	77.647	34	2.9055E-05
Machos (47)				
	AIC	8.19	8	0.41455
	SIM	3.2293	8	0.91916

Los histogramas correspondientes a las hembras, muestran que el estado A (sin contacto en ambos lados) del carácter AIC está presente en todas las poblaciones, y predomina en las cuencas del Lerma Chapala y R. Pánuco. El carácter B (contacto en un solo lado) está ausente en las cuencas R. La Sabana; R. Ameca; R. Baluarte; R. Coahuayana, y R. Sinaloa. El estado C (sin contacto en ambos lados) del carácter AIC (escudos axilares e inguinales en contacto), es el que más predomina en todas las cuencas, a excepción de las cuencas de la Laguna Interior de Matehuala; Lerma Chapala y R. Ameca (Fig. 16).

Con respecto al carácter SIM (presencia de varios escudos inframarginales), se puede observar que el estado A (ausente en ambos lados), es el que predomina en las 18 cuencas. En el caso del estado B (presente en un solo lado), se encuentra presente en todas las cuencas en una pequeña cantidad a excepción de la cuenca de L. de Cuitzeo, que no presenta dicho estado. En el caso del estado C (presente en ambos lados), es importante

mencionar que se encuentra ausente en las cuencas: R. La Sabana; R. Ameca; L. Atotonilco; R. Baluarte; R. Coahuayana; R. Coalcomán; L. de Cuitzeo; Cuenca Interior de Matehuala; R. Pánuco y R. Sinaloa (Fig. 17).

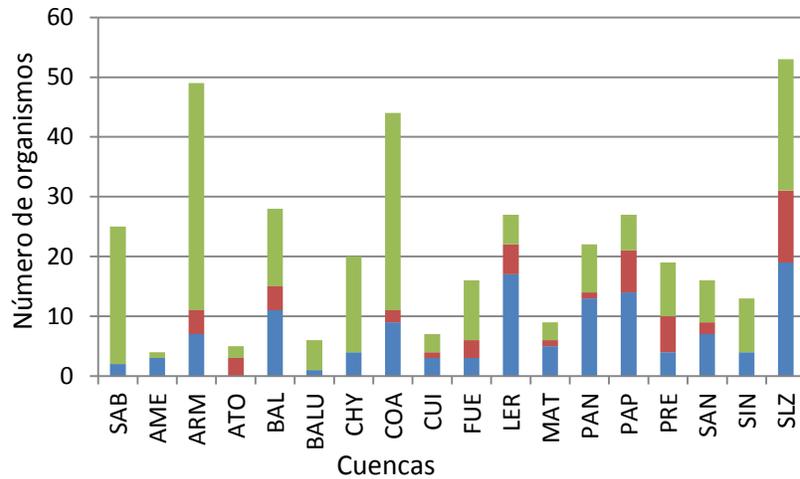


Figura 16. Histograma de **AIC** (escudos axilares e inguinales en contacto) para hembras correspondientes a las 18 cuencas. Estado del carácter: **A:** Azul (sin contacto en ambos lados); **B:** Rojo (contacto en un solo lado); **C:** Verde (sin contacto en ambos lados).

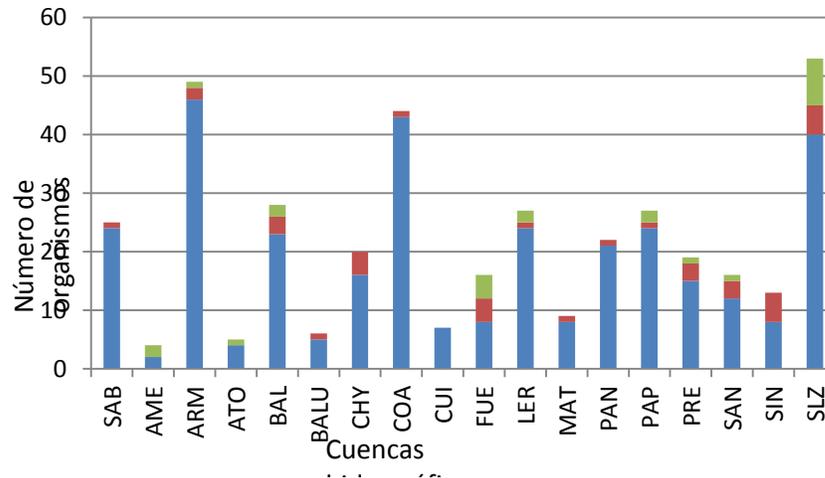


Figura 17. Histograma de **SIM** (presencia de varios escudos inframarginales) para hembras correspondientes a las 18 cuencas. Estado del carácter: **A:** Azul (ausente en ambos lados); **B:** Rojo (presente en un solo lado); **C:** Verde (presente en ambos lados).

Los histogramas correspondientes a los machos demuestran que en el carácter AIC, el estado A (sin contacto en ambos lados) es el que predomina en las cuencas, excepto en la del R. Coalcomán, en la que el estado C es el que predomina, con respecto al estado B, cabe mencionar que está ausente en las cuencas: R. Coalcomán; Lerma y R. Pánuco (Fig. 18). Con respecto al carácter SIM, el estado A, es el que predomina en todas las poblaciones, el estado B, está ausente en la cuenca del Lerma y del R. Pánuco, por último, el estado C, está ausente en la cuenca del Balsas; Lerma y R. Pánuco (Fig. 19).

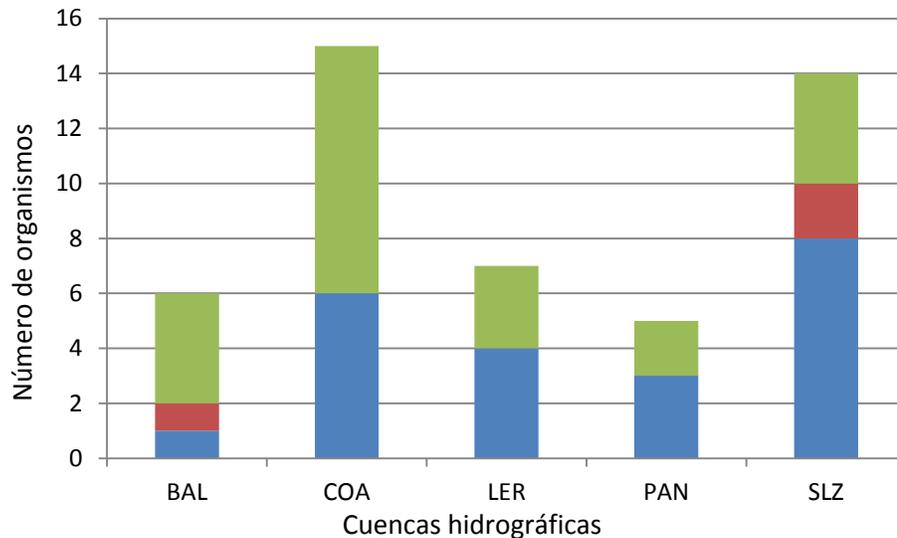


Figura 18.

Histograma de **AIC** (escudos axilares e inguinales en contacto) para machos correspondientes a las 5 cuencas. Estado del carácter: **A**: Azul (sin contacto en ambos lados); **B**: Rojo (contacto en un solo lado); **C**: Verde (sin contacto en ambos lados).

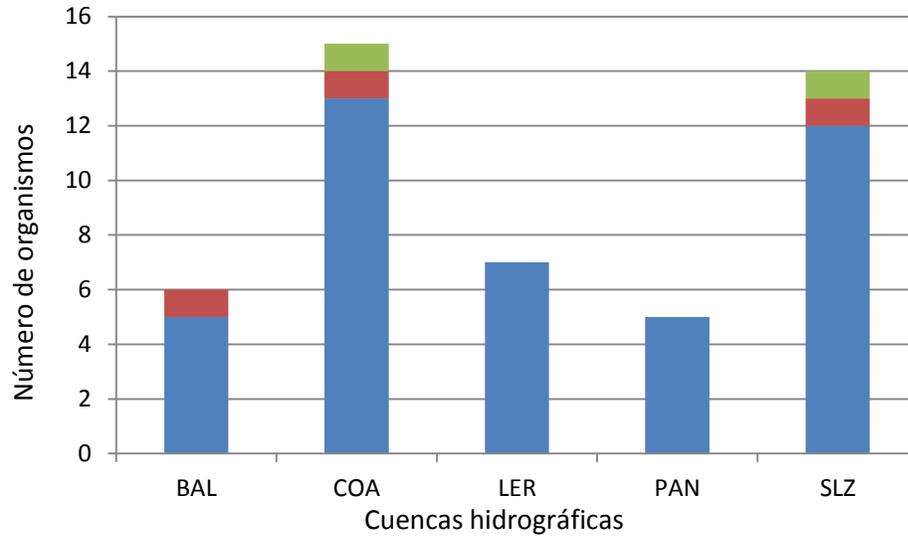


Figura 19. Histograma de **SIM** (presencia de varios escudos inframarginales) para machos correspondientes a las 5 cuencas. Estado del carácter: **A**: azul (ausente en ambos lados); **B**: rojo (presente en un solo lado); **C**: verde (presente en ambos lados).

6.2 Modelo de distribución

Se observa que la distribución de *K. integrum* con base en el mapa de nicho ecológico (Fig. 20) concentra a la mayoría de los puntos de registro en las áreas de mayor idoneidad, también es importante mencionar que la mayoría de los registros tienen una distribución hacia la costa del pacífico.

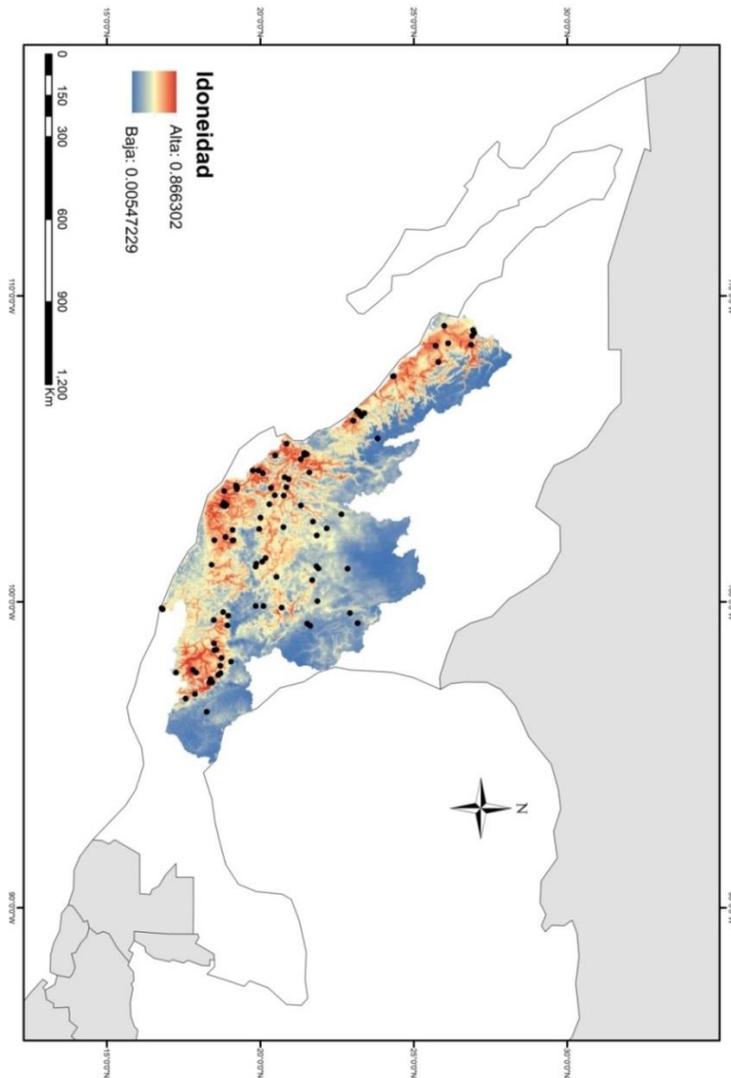


Figura 20. Mapa de la distribución de *Kinosternon integrum* resultado del modelado de nicho ecológico para para esta especie con los datos de recolecta de los organismos utilizados en la morfología. El polígono que está conformado por las regiones hidrológicas que a su vez incluyen a las cuencas hidrográficas con las que se trabajó. Los puntos negros representan los registros individuales de cada organismo usado en el modelado. La idoneidad, representa a los promedios más altos por pixel en el mapa con respecto a las variables utilizadas para el modelado, se puede interpretar que en las áreas rojas existen las mejores condiciones para que las tortugas habiten mientras que en las áreas azules dichas variables presentan los promedios más bajos, por lo que, se puede esperar que existan condiciones menos favorables para la especie.

VII. DISCUSIÓN

Los resultados de esta investigación muestran una diferencia significativa en la variación de ciertas medidas de los carapachos (CL, CWA, CWN, CWP, ANL y SHT) entre organismos de las diferentes cuencas estudiadas. Si se acepta que las poblaciones se restringen principalmente a la cuenca en la que habitan lo cual muy probablemente limita el flujo génico entre poblaciones de diferentes cuencas, da como resultado la variación morfológica entre los organismos que las habitan. Trabajos del género *Kinosternon* como el de Berry (1978) con el complejo *Kinosternon scorpioides* y *Kinosternon leucostomum*, Houseal *et al.* (1982) con *Kinosternon flavescens* y Berry y Iverson (2011) con *Kinosternon scorpioides*, apoyan los resultados de la presente investigación, ya que demuestran que existe variación geográfica en las especies que estudiaron. Berry (1978) comenta que los miembros del género *Kinosternon* tienen una distribución que tiende a limitarse por cuencas hidrográficas, por lo que la composición morfológica discordante de las poblaciones correspondientes a las cuencas del R. Ameca; R. Pánuco; R. Balsas; R. Baluarte y R. Coalcomán (en hembras), y R. Balsas; Lerma Chapala y R. Coalcomán (en machos), puede deberse a que su aislamiento ha tenido una escala temporal mayor y ha dado como resultado un impedimento en el flujo génico, que a su vez se ha visto reflejado en la morfología. Con lo anterior, no debe descartarse la posibilidad de que estas poblaciones se estén diferenciando de otras identificadas como coespecíficas.

Con respecto a las variables cualitativas, los escudos axilares e inguinales en contacto (AIC) y presencia de varios escudos inframarginales (SIM), el presente trabajo pretende únicamente abordarlas de una forma descriptiva e informativa, debido a que no existe información a la cual se le pueda atribuir una razón biológica, geográfica o ambiental en cuanto a la variación de los mismos, sin embargo, cabe resaltar que dichos caracteres también muestran diferir significativamente entre cuencas (únicamente en las hembras).

En el caso de la variación morfológica con relación a los cuerpos de agua, se pudo constatar que la mayoría de las tortugas recolectadas corresponden a corrientes de agua (ríos), y que las que presentan las mayores dimensiones están asociadas a corrientes de agua perennes. No se encontró literatura que relacione a las corrientes de agua perennes e intermitentes con respecto a la forma y tamaño del carapacho de tortugas. Existe un estudio de Germano y Bury (2009) en el cual encontraron que la tortuga *Pseudemys concinna* con

mayores dimensiones corporales y mayores tasas de crecimiento, habitan cuerpos de agua lénticos (lagos), debido a que son más cálidos y tienen una mayor productividad a lo largo del año. Aunque en la presente investigación habían muy pocos registros en cuerpos de agua lénticos lo cual impidió poder hacer análisis más extensos de los mismos, se piensa que las corrientes de agua perennes se asemejan en cierta medida a los cuerpos de agua lénticos en cuanto a estabilidad térmica y productiva. Del Rosario y Resh (2000) compararon la densidad y diversidad de los invertebrados en ríos intermitentes y perennes del norte de California, y encontraron que las corrientes perennes poseen más densidad y diversidad que los intermitentes, debido a que la fauna de las corrientes de agua perennes no tienen que enfrentarse a las condiciones de sequía como las que habitan en los cuerpos de agua intermitentes. Iverson (1999) mencionó que la dieta de *K. integrum* es generalmente carnívora y se compone de insectos, langostinos, caracoles, gusanos, peces y ranas, los cuales por lo general habitan los cuerpos de agua que no se secan, y que se espera estén presentes y en abundancia a lo largo del año comparados con los cuerpos de agua de corrientes intermitentes. Es fácil imaginar que las poblaciones de *K. integrum* que habitan cuerpos de agua perennes tengan mayor posibilidad de alimentarse a lo largo del año y por lo tanto sean de mayor tamaño corporal.

Se pudo encontrar que las dimensiones del carapacho de tortugas correspondientes a cuerpos de agua permanentes son significativamente más grandes incluyendo la altura del carapacho lo anterior apoya a Berry (1978) con respecto a que los caracteres morfológicos del carapacho están asociados a la estacionalidad acuática del ambiente, sin embargo, se contradice el “Box turtle syndrome” mencionado por el mismo autor (1977), ya que en esta investigación, las tortugas que tienen las mayores dimensiones (incluyendo la altura) corresponden a cuerpos permanentes.

En el presente trabajo se pudo corroborar mediante el análisis de discriminantes que el carácter del carapacho que discrimina más entre sexos son dos medidas no correlacionadas: la longitud total (CL) que es mayor en machos que en hembras, y la longitud de la sutura anal (ANL), que es mayor las hembras. La longitud de la sutura anal concuerda con lo propuesto por Berry (1978) ya que él registró que algunos de los caracteres que varían más entre los sexos en *K. integrum* es la mayor anchura del carapacho (CWN); que es mayor en los machos, y otras tres medidas que tienen mayores dimensiones en las hembras: la anchura de la bisagra posterior (PHW), la longitud de la sutura anal (ANL) y la

altura del caparazón (SHT). A pesar de que dicho autor no registra a CL como un carácter que discrimina entre los sexos en *K. integrum* se puede apreciar en trabajos como el de Iverson (1977, 1985) con *Sternotherus minor* y *Kinosternon hirtipes*, Gibbons (1983) con *Kinosternon subrubrum* y Ceballos *et al.* (2013) con 138 especies de 9 familias, registran que la longitud del carapacho es importante para discriminar entre sexos en otras especies del género *Kinosternon* basadas en la variación de la longitud total del carapacho.

A partir de los dendrogramas, se pudo corroborar que en el caso de las hembras, existe una correlación morfológica (parecido morfológico) entre cuencas, sin embargo, la correlación geográfica (cercanía geográfica) es muy baja, dado que en cuencas que se parecen mucho geográficamente su ubicación es muy lejana. En el caso de los machos, se puede observar que no hay correlación geográfica lo que se puede deber al tipo de muestreo y al tamaño de muestra. Dicha correlación morfológica tanto en las hembras como en los machos puede deberse a que a pesar de que la mayoría de las cuencas se encuentran lejos unas de las otras, éstas podría ser que tengan condiciones ambientales similares que favorecen un morfo-tipo parecido en los carapachos.

En la presente investigación se realizó un mapa de nicho que abarca puntos de recolecta que son altamente confiables en cuanto a la identificación y el lugar, y que los especímenes correspondientes a dichos puntos fueron revisados por el Dr. J. Berry y por el autor de la presente tesis. Si comparamos dicho mapa con otros elaborados por autores como Smith y Smith (1979), Iverson (1992) y Legler y Vogt (2013) de la distribución de *K. integrum* se puede ver la gran congruencia en cuanto a la distribución de los organismos entre los cuatro mapas, el de este trabajo y los tres publicados previamente, sin embargo, los tres mapas de estos autores no utilizan herramientas como el modelado de nicho. Una diferencia entre los mapas antes mencionados y el presente es que no abarcan puntos de recolecta en la planicie que corresponde a Oaxaca, pero el presente sí, estos puntos de recolecta corresponden a especímenes resguardados en el MZFC que fueron revisados para el presente estudio y se puede corroborar la confiabilidad de dicha presencia gracias al trabajo de Casas-Andreu (1996) en el que se registra a *K. integrum* en la zona. El presente trabajo representa la última y más compleja actualización de la posible distribución de la especie gracias a la confianza, al número considerable y a la amplia distribución geográfica de los datos de recolecta.

Con respecto al uso de las distancias euclidianas a cuerpos de agua en el modelado de nicho, cabe recalcar que dicha herramienta contribuya en gran medida a que el modelo muestre con mayor precisión la distribución de *K. integrum* debido a la naturaleza acuática de la especie. A diferencia del primer modelo (Fig. 1) creado en este trabajo para ilustrar la distribución de *K. integrum*, el mapa de modelado de nicho ecológico (Fig. 9) muestra mejor las condiciones ambientales más favorables, en las que puede vivir la especie, con respecto a los cuerpos de agua. Trabajos de modelado que incluyen distancias euclidianas a cuerpos de agua como el de Forero-Medina *et al* (2014) que a pesar de tener la ausencia de algunos registros y datos de campo, han logrado aumentar el conocimiento con respecto a la distribución geográfica de las tortugas, por lo que el presente trabajo es pionero en incluir a las distancias euclidianas como herramienta para el modelado de nicho en tortugas del país.

Con relación a lo que señala Webb (1984) en que es posible la existencia de sub-especies a cada lado de la sierra madre occidental (Mazatlán-Durango), en este trabajo no se puede corroborar lo antes dicho, debido a que se carece de información ya que no se trabajó con poblaciones correspondientes a Durango, únicamente se pudo observar que las poblaciones de hembras de Sinaloa (cuencas de Río San Lorenzo y del Río Presidio) presentaron similitud morfológica (Fig. 10) mientras que con los machos se carece de información.

Los resultados de la presente investigación pueden ser el primer paso para la reevaluación del estado taxonómico de algunas de las poblaciones con morfología diferente de *K. integrum*, debido a que el presente trabajo aclara en mayor medida la descripción morfométrica más actual de la especie y puede ayudar a aclarar la problemática que menciona Iverson *et al*. (2013) con respecto a la ausencia de muestreos exhaustivos que pueden colaborar en resolver la filogenia de los 38 taxones que componen a la familia Kinosternidae.

VIII. CONCLUSIONES

-Las variables que explicaran la variación en la morfología del carapacho son: CL, CWN, CWA, CWP, ANL y SHT.

-Las variables que discriminan entre sexos son CL (mayor en machos) y ANL (mayor en hembras) y existe dimorfismo sexual morfológico de manera multivariada (CL, CWN, CWA, CWP, ANL y SHT).

-De forma multivariada existen diferencias morfológicas significativas (CL, CWN, CWA, CWP, ANL y SHT) con respecto a las cuencas tanto en hembras como en machos. De forma univariada, en las hembras, existen diferencias significativas en todas las variables, mientras que en los machos, únicamente en SHT, CWP y ANL.

-Las poblaciones correspondientes a las cuencas del Río Ameca; R. Pánuco; R. Balsas; R. Baluarte y R. Coalcomán (en hembras), y R. Balsas; Lerma Chapala y R. Coalcomán (en machos) son las que presentan la morfología más discordante.

-La estacionalidad acuática influye en las hembras en las tres variables seleccionadas para este análisis (CL, CWN, SHT), mientras que en los machos solo influye en una variable (SHT).

-El "Box turtle syndrome" tal y como lo propone Berry (1977) no se observó en las poblaciones estudiadas.

-Se obtuvo un mapa de distribución que abarca 424,084 km cuadrados de la República Mexicana y que se asemeja a otros mapas anteriormente publicados, sin embargo, el presente mapa cuenta con mayor detalle debido a que proviene a una metodología de modelado de distribución de especies.

IX LITERATURA CITADA

Barve N. V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S. P. Maher, A. Townsend Peterson, J. Soberón & F. Villalobos, 2011. The Crucial Role of Accessible Area in Ecological Niche Modelling and Species Niche Modelling. *Ecological Modelling*, 222(11): 1810-1819.

Berry. J. F. 1977. A Model for Plastral Reduction in Kinosternid Turtles. Abstracts American Society of Ichthyology and Herpetology. Annual Meeting, Gainesville, FL.

Berry J. F. 1978. Variation and Systematics in the *Kinosternon scorpioides* and *K. leucostomum* Complexes (Reptilia: Testudines: Kinosternidae) of México and Central America. Dissertation (Ph. D). Department of Biology. The University of Utah, USA, pp 1-23, 103, 117-124.

Berry J. F. & J. B. Iverson 1980. A New Species of Mud Turtle (Genus *Kinosternon*) from Oaxaca, Mexico. *Journal of Herpetology*, 14(4): 313-320.

Berry J. F. & J. M. Legler 1980. A New Turtle (Genus *Kinosternon*) from Northwestern Mexico. *Contributions in Science Natural History. Museum of Los Angeles County*. 325: 1-12.

Berry, J.F., M. E. Seidel & J.B. Iverson. 1997. A New Species of Mud Turtle (Genus *Kinosternon*) from Jalisco and Colima, México, with notes on its natural history. *Chelonian Conservation and Biology*. 2(3): 329-337.

Berry J. F. & J. B. Iverson 2011. *Kinosternon scorpioides* (Linnaeus 1766) Scorpion Mud Turtle. *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises*, 5: 063.1-063.15.

Campbell N. A. & J. B. Reece 2007. *Biología. Médica panamericana*, Madrid, pp 463 y 464.

Casas-Andreu G., F.Méndez-De la Cruz & J. L.Camarillo.1996. Anfibios y reptiles de Oaxaca Lista Distribución y conservación. *Acta Zoológica Mexicana*, 69:1-35.

Ceballos C. P., D. C. Adams, J. B. Iverson & N. Valenzuela 2013. Phylogenetic Patterns of Sexual Size Dimorphism in Turtles and Their Implications for Rensch's Rule. *Evolutionary Biology*, 40: 194-208

Cuervo-Robayo, A. P., O. Téllez-Valdés, M. A. Gómez-Albores, C. S. Venegas-Barrera, J. Manjarrez, & E. Martínez-Meyer. 2013. An Update of High-Resolution Monthly Climate Surfaces of Mexico. *International Journal of Climatology*. 10.1002/joc. 3848.

Del Rosario R. B. & V. H. Resh Invertebrates in Intermittent and Perennial Streams: is the Hyporheic Zone a Refuge from Drying?. 2000. *Journal of the North American Benthological Society*. 19(4) 680-696.

Elith J., Steven J. Phillips, Trevor Hastie, Miroslav Dudík, Yung En Chee and Colin J. Yates. 2011. A statistical Explanation of MaxEnt for Ecologists. *Diversity and Distribution*, 17(1): 43-57.

Ernst, C. H. & R. W. Barbour. 1989. *Turtles of the World*. Smithsonian Institution. Press, Washington, pp. 68-92.

Ernst, C. H. & J. E Lovich. 2008. *Turtles of the United States and Canada*, Hardback, pp. 471 y 472.

Faustino J. & F. Jiménez. 2000. Manejo de Cuencas Hidrográficas. Centro agronómico tropical de investigación y enseñanza de cuencas y sistemas agroforestales, Costa Rica, pp. 1 y 2.

Flores-Villela O. & U. García-Vázquez. 2013. Biodiversidad de Reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1): 467-475.

Forero-Medina, G., A. Yusti-Muñoz & O. Castaño-Mora. 2014. Distribución Geográfica de las Tortugas Continentales de Colombia y su Representación en Áreas Protegidas. *Acta Biológica Colombiana*. 19(3): 415-426.

Environmental Systems Research Institute. 2013. ArcMap 10.2. Redlands, CA.

Germano D. J. & R. B. Bury 2009. Variation in Body Size, Growth, and Population Structure of *Actinemys marmorata* from Lentic and Lotic Habitats in Southern Oregon *Journal of Herpetology*, 43(3): 510-520.

Gibbons J. W. 1983. Reproductive Characteristics and Ecology of the Mud Turtle, *Kinosternon subrubrum* (Lacepede). *Herpetologica*, 39(3): 254-271

Guisan, A. & N.E. Zimmermann. 2000. Predictive Habitat Distribution Models in Ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3), 147–186.

Hammer O. 2014. PAST Reference Manual. Natural Museum of History. University of Oslo, pp. 28, 39-58, 68-73, 78-82, 93, 94.

- Halliday T. & K. Adler. 2007. La Gran Enciclopedia de los Anfibios y Reptiles. LIBSA. Madrid, pp. 131.
- Houseal, T. W., J. W. Bickham & M. D. Springer. 1982. Geographic Variation in the Yellow Mud Turtle, *Kinosternon flavescens*. *Copeia* 1982 (3): 567-580.
- Hutchison, J. H. 1991. Early Kinosterninae (Reptilia: Testudines) and their Phylogenetic Significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11(2): 145-167.
- Iverson J. B. 1977. Geographic Variation in the Musk Turtle *Sternotherus minor*. *Copeia*, 1977(3): 502-517.
- Iverson J. B. 1981. Biosystematics of the Kinosternon hirtipes Species Group (Testudines: Kinosternidae). *Tulane Studies in Zoology and Botany*. 23 (1):1-74.
- Iverson J. B. 1985. Geographic Variation in Sexual Dimorphism in the Mud Turtle *Kinosternon hirtipes*. *Copeia* 1975(2): 388-393.
- Iverson J. B. 1986. Notes on the Natural History of the Oaxaca Mud Turtle, *Kinosternon oaxacae*. *Journal of Herpetology*, 20(1): 119-125.
- Iverson J. B. 1991. Phylogenetic Hypotheses for the Evolution of Modern Kinosternine Turtles. *Herpetological Monographs*. 5:1-27.
- Iverson J. B. 1992. A Revised Checklist With Distribution Maps of the Turtles of the World. *Earlham College*. Richmond, Indiana, pp. 213-240.
- Iverson J.B. 1999. Reproduction in the Mexican Mud Turtle *Kinosternon integrum*. *Journal of Herpetology*. 33(1): 144-148.
- Iverson J. B., L. Mihn & C. Ingram. 2013. Molecular Phylogenetics of the Kinosternidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 69(2013): 929-939.
- Legler J. M. & R. C. Vogt. 2013. The Turtles of México: Land and Freshwater Forms. *University of California Press*, Berkeley, pp. 89, 96, 103, 143, 146 y 181.
- Lemos-Espinal J. & H.M. Smith. 2009. México. Informe final del Proyecto AE003: Anfibios y reptiles del Eestado de Chihuahua, CONABIO, pp. 78.
- Le Conte, J. 1854. Description of Four New Species of Kinosternon. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. Philadelphia, 7: 180-190.

- Liner, E. 2007. A checklist of the Amphibians and Reptiles of México. Occasional Papers of the Museum of Natural Science. Louisiana State University 80:1-60.
- Lomolino M., B. Riddle, R. Whittaker & J. Brown. 2010. Biogeography. Sinauer Associates Publishers, Massachusetts, USA, pp. 194-196.
- McDiarmid R. W., Mercedes S. Foster, Craig Guyer, J. Whitfield Gibbons and Nel Chernoff. 2012. Reptile Biodiversity. University of California Press. USA, pp.52 y 53.
- Morales J. 2009. Estimación de Diferencias Morfométricas de la Tortuga Blanca (*Dermatemys mawii*) a lo Largo de su Distribución. Informe final. Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología, Guatemala, pp. 1-53.
- NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de Especies en Riesgo.
- Pérez, J., A. 2009. Evaluación Morfométrica y Dimorfismo Sexual Intra-Poblacional de *Rhinoclemmys nasuta* (Boulenger, 1902) en una Zona Insular Continental de Pacífico Colombiano. Revista Colombiana de Ciencia Animal. 1(2):143-156.
- Phillips S. J & M. Dudik. 2008. Modeling of Species Distributions with Maxent: New Extensions and a Comprehensive Evaluation. Ecography, 31(2): 161-175.
- Priego A.G., E. Isunza, N. Luna y J.L. Pérez. 2007. Mapa de Cuencas Hidrográficas de México, 2007'. Escala 1:250000. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI), Instituto Nacional de Ecología (INE), Comisión Nacional de Agua (CONAGUA). México, D. F. consultado en: http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/cue250k_07gw.xml? xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl& indent=no el día 18 de junio de 2014.
- Reynoso R. V.H. 2005. Research on Fossil Amphibians and Reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (Including Marine Forms but Excluding Pterosaurs, Dinosaurs, and obviously, Birds), pp: 209-231. en F. J. Vega, T. G. Nyborg, M. del C. Perrilliat, M. Montellano-Ballesteros, S. R.S Cevallos-Ferriz & S. A. Quiroz-Barroso. Studies on Mexican Paleontology. Springer, Netherlands.

Smith H. M. & R. B. Smith. 1979. Synopsis of the Herpetofauna of Mexico. Guide to Mexican turtles, bibliographic addendum III. John Johnson, North Bennington. Vermont, pp. 68, 69, 121 y 133.

Van-Dijk P., J. B. Iverson, A. G. J. Rhodin, H. B. Shaffer & R. Bour. 2014. Turtles of the World, 7th Edition: Annotated Checklist of Taxonomy, Synonymy, Distribution with Maps, and Conservation Status. Chelonian Research Monographs. Number 5. Published by Chelonian Research Foundation, pp. 329-379

Webb R. G. 1984. Herpetogeography in the Mazatlan-Durango Region of the Sierra Madre Occidental, México, pp: 217-241. In R. A. Seigel, L. E. Hunt, J. L. Knight, L. Malaret & N. L. Zuschlag (Eds). Vertebrate Ecology and Systematics, a tribute to Henry S. Fitch. University of Kansas, Museum of Natural History Special Publicacion 10: 1-278.

X. ANEXOS

Anexo 1. Promedios y desviaciones estándar de todas las medidas en hembras y machos

	Promedios		Desviación Estándar	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
CL	134.748718	142.173913	16.0160086	19.7296217
CWN	90.9974359	91.673913	9.61462273	9.59503193
CWA	85.5123077	88.3586957	9.13260226	9.93126547
CWP	88.3364103	90.3586957	9.25213002	9.59633208
AHW	65.6987179	67.7304348	8.34166446	8.68093363
PHW	58.2623077	57.7086957	7.2020591	6.58479144
TFW	61.8723077	62.2	8.14946509	7.71636069
GUL	21.4551282	22.0478261	3.23975337	4.51362082
HUL	16.1928205	16.9847826	3.29599738	3.42149853
PEL	6.16564103	6.34782609	2.35238739	2.27368904
FEL	10.4897436	11.5978261	2.90649436	2.76200323
ANL	33.435641	31.4565217	5.17892074	4.39917427
SHT	52.5066667	52.0956522	7.82491287	8.00755078
BRL	34.4253846	33.4130435	5.14207871	4.4650051
HW	26.6871795	29.0478261	3.77359106	4.62499197
C1L	28.1038462	29.5369565	3.42917478	3.8183393
C1A	30.4569231	32.5673913	3.92976785	4.9031987
C1P	8.57512821	9.09347826	1.89925486	2.23799535
C3L	30.6489744	31.2804348	4.54069137	4.80803122
C3W	29.9979487	31.126087	4.24569898	4.8164272
C5L	24.2520513	27.3152174	3.75858686	4.9552651
C5W	29.0012821	31.05	4.21217764	5.28918183
AXL	20.5271795	20.6978261	3.93083908	4.33402503
ING_INL	36.2358974	34.7152174	5.68305953	5.42815571
HPW	52.1058974	54.7391304	6.76311949	8.15214977
FAW	44.4794872	46.7586957	5.69812035	6.44534547
GUW	24.0320513	25.873913	3.23080026	3.88463839

Anexo 2. Pairwise ANOVAS (Hembras)

Hembras	CL	FUE	SIN	SLZ	PRE	MAT	PAN	BALU	SAN	LER	AME	ATO	ARM	CUI	BAL	CHY	PAP	COA	SAB				
FUE		1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.977	1			
SIN		1	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
SLZ		1	1	1		1	1	1	0.6726	1	0.5414	1	1.00E+00	1	0.0004912	0.1225	1	1.00E+00	2.62E-05	1			
PRE		1	1	1	1		1	1	0.4965	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
MAT		1	1	1	1	1		1	0.4965	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
PAN		1	1	1	1	1	1		0.08563	1	0.01076	1	1	1	1.22E-05	0.01444	0.641	1	1.00E+00	2.50E-06	1		
BALU		1	1	0.6726	1	1	1	1	0.08563	1	1	1	1	1	1	1	1	0.8275	1	0.8258			
SAN		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.00E+00	1	1	0.6123	1			
LER		1	1	0.5414	1	1	1	1	0.01076	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
AME		1	1	1.00E+00	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.00E+00	1	1	0.3713	1			
ATO		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
ARM		1	1	0.0004912	1	1	1	1	1.22E-05	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.00905	0.00287	1		
CUI		1	1	0.1225	1	1	1	1	0.01444	1	1	1	1	1	1	0.3259	0.03187	0.01744	1	0.1026			
BAL		1	1	1	1	1	1	1	0.641	1	1.00E+00	1	1.00E+00	1	1	0.3259	1	1	1	0.1366	1		
CHY		1	1	1	1	1	1	1	0.8552	1	1	1	1	1	0.00905	0.03187	1	1	1	0.001947	1		
PAP		1	1	1.00E+00	1	1	1	1	0.8275	1	1	1	1	1	0.00287	0.01744	1	1	1	0.0004181	1		
COA		0.977	1	2.62E-05	1	1	1	1	2.50E-06	1	0.6123	1	0.3713	1	1	0.1366	0.001947	0.0004181	1	0.001434			
SAB		1	1	1	1	1	1	1	0.8258	1	1	1	1	1	0.00893	0.1026	1	1	1	0.001434	1		
CWA																							
FUE		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
SIN		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
SLZ		1	1	1	1	1	1	1	0.1482	0.2274	1	1	1.00E+00	1	4.80E-03	0.1182	1	1	1.00E+00	1.41E-05	1		
PRE		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.5977	1		
MAT		1	1	1	1	1	1	1	0.02065	0.02065	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
PAN		1	1	1	1	1	1	1	0.02065	0.02065	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.0284		
BALU		1	1	0.1482	1	1	1	1	0.03627	0.03627	0.4882	3.69E-03	1	1	3.61E-06	1.44E-02	0.1016	0.781	7.15E-01	2.30E-07	1		
SAN		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.9049	1	
LER		1	1	1	1	1	1	1	3.69E-03	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
AME		1	1	1.00E+00	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.9574	1.00E+00	1	1	1	0.3889	1	
ATO		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
ARM		1	1	4.80E-03	1	1	1	1	3.61E-06	1	1	1	0.9574	1	1	1	1	0.09781	8.55E-03	1	1	1	
CUI		1	1	0.1182	1	1	1	1	1.44E-02	1	1	1	1.00E+00	1	1	1	1	0.09781	0.04402	1	0.9434	1	
BAL		1	1	1	1	1	1	1	0.1016	1	1	1	1.00E+00	1	1	1	1	1	1	1	0.6375	1	
CHY		1	1	1	1	1	1	1	0.781	1	1	1	1	1	0.09781	0.03883	1	1	1	1.00E+00	1.60E-03	1	
PAP		1	1	1.00E+00	1	1	1	1	7.15E-01	0.1005	1	1	1	1	0.04402	1	1	1	1	1.00E+00	1.18E-04	1	
COA		1	1	1.41E-05	0.5977	1	1	1	2.30E-07	1	1	1	0.9049	1	1	0.3889	1	1	1	0.6375	1.66E-03	1.18E-04	0.05032
SAB		1	1	1	1	1	1	1	0.0284	1	1	1	1	1	1	0.9434	1	1	1	1	0.0532	1	
CWN																							
FUE		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
SIN		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
SLZ		1	1	1	1	1	1	1	0.003173	0.3891	1	0.4934	1	1	0.01693	0.166	1	1	1	1	0.000167	1	
PRE		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	6.77E-01	0.9926	1	1	1	1.00E+00	0.08941	1	
MAT		1	1	1	1	1	1	1	0.05349	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.8324	1
PAN		1	1	0.003173	1	0.05349	1	0.03641	0.03641	0.8191	9.77E-05	1	1	1	1.06E-06	0.01438	6.79E-01	0.2931	1	1.58E-07	0.507	1	
BALU		1	1	0.3891	1	1	1	0.03641	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.6569	1	
SAN		1	1	1	1	1	1	0.8191	1	1	1	1	1	1	1.00E+00	1.00E+00	1	1	1	1	0.1587	1	
LER		1	1	0.4934	1	1	1	9.77E-05	1	1	1	0.54	1	1	1	1	1	1	1	0.01171	1	0.9666	
AME		1	1	1	1	1	1	1.00E+00	1	1	0.54	1	0.6377	1	1	1	1	1	1	1	0.213	1	
ATO		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.00E+00	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
ARM		1	1	0.01693	0.677	1	1	1.06E-06	1	1.00E+00	1	6.38E-01	1	1	1	1	0.7893	0.2787	0.000174	1	0.1281		
CUI		1	1	0.166	0.9926	1	1	0.01438	1	1	1	1	1	1	1	1	0.1005	1.91E-02	1	1	0.1817	1	
BAL		1	1	1	1	1	1	6.79E-01	1	1	1	1	1	0.7893	1	1	1.00E+00	1	1	1	0.02948	1	
CHY		1	1	1	1	1	1	0.2931	0.6405	1	1	1	1	0.2787	0.1005	1	1	1	1	1	0.01299	1	
PAP		1	1	1	1	0.8324	1	0.07014	1	0.01171	1	1	0.000174	0.0191	1	1	1	1	1	1	5.38E-06	1	
COA		1	1	0.000167	0.08941	1	1	1.58E-07	0.1587	1	0.213	1	1	1	1	0.02948	0.01299	5.38E-06	1	0.003941	0.003941	1	
SAB		1	1	1	1	1	1	0.507	0.6569	1	0.9666	1	1	0.1281	0.1817	1	1	1	1	1	0.003941	1	
CWP																							
FUE		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
SIN		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
SLZ		1	1	1	1	1	1	1	0.003173	0.3891	1	0.4934	1	1	0.01693	0.166	1	1	1	1	0.00105	1	
PRE		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	6.77E-01	0.9926	1	1	1	1	0.2085	1	
MAT		1	1	1	1	1	1	1	0.05349	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.8324	1	
PAN		1	1	0.003173	1	0.05349	1	0.03641	0.03641	0.8191	9.77E-05	1	1	1	1.06E-06	0.01438	1	0.2931	1	1	2.71E-07	0.507	
BALU		1	1	0.3891	1	1	1	0.03641	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.6569	1	
SAN		1	1	1	1	1	1	0.8191	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.3866	1	
LER		1	1	0.4934	1	1	1	9.77E-05	1	1	0.54	1	0.6377	1	1	1	1	1	1	1	0.01171	0.9666	
AME		1	1	1	1	1	1	1.00E+00	1	1	0.54	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.2012	1	
ATO		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
ARM		1	1	0.01693	0.677	1	1	1.06E-06	1	1	1	0.6377	1	1	1	1	0.7893	0.000174	1	1	0.1281	1	
CUI		1	1	0.166	0.9926	1	1	0.01438	1	1	1	1	1	1	1	1	0.1005	0.0191	1	1	0.1817	1	
BAL		1	1	1	1	1	1	6.79E-01	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.3089	1	
CHY		1	1	1	1	1	1	0.2931	0.6405	1	1	1	1	1	0.2787	0.1005	1	1	1	1	0.04549	1	
PAP		1	1	1	1	0.8324	1	0.07014	1	0.01171	1	1	0.000174	0.0191	1	1	1	1	1	1	2.17E-05	1	
COA		1	1	0.00105	0.2085	1	1	2.71E-07	0.1587	0.3866	0.213	1	0.2012	1	1	0.02948	0.04549	2.17E-05	1	1	0.01235	1	
SAB		1	1	1	1	1	1	0.507	0.6569	1	0.9666	1	1	0.1281	0.1817	1	1	1	1	1	0.01235	1	
ANL																							
FUE		1	1	1	1	1	1	1	0.6682	1	1	1	1	0.4231	1	1	0.3695	1	1	0.1338	0.7716	1	
SIN		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.00E+00	1	1	1.00E+00	1	1	1	1	1	1	1	1	
SLZ		1	1	1	1	1	1	1	0.2313	1	1	1	1	0.00									

SHT	SIN	SLZ	PRE	MAT	PAN	BALU	SAN	LER	AME	ATO	ARM	CUI	BAL	CHY	PAP	COA	SAB	
FUE	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
SIN	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
SLZ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
PRE	1	1	1.00E+00	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
MAT	1	1	1	1	1	0.1633	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.6896	1	
PAN	1	1	1	1	1	0.1633	0.1746	1	1	1	1	0.0001573	0.0438	0.5174	0.00169	1	2.56E-07	
BALU	1	1	1	1	1	1	0.1746	1	1	1	1	1	1	1	1	0.2419	1	
SAN	1	1	1	1	1	1.00E+00	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.02009	
LER	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.2647	1	1	1	1	0.001378	
AME	1	1	1.00E+00	1	1	1.00E+00	1	1	1	1	1	0.964	1	1	0.7712	1	0.1982	
ATO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.6767	
ARM	1	1	0.01082	1	1	0.0001573	1	1	0.2647	0.964	1	1	1	1	1	0.0005898	1	0.02604
CUI	1	1	1	1	1	0.0438	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.1205	1	0.6059
BAL	1	1	1	1	1	0.5174	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.005637	1
CHY	1	1	0.5825	1	1	0.00169	1	1	1	0.7712	1	1	1	1	1	0.01939	0.4429	0.2057
PAP	1	1	1	1	1	0.6896	1	0.2419	1	1	1.00E+00	1	5.90E-04	0.1205	1	0.01939	3.11E-07	1
COA	1	0.5044	1.86E-06	0.3928	1	2.56E-07	1	0.02009	0.001378	0.1982	0.6767	1	1	0.005637	0.4429	3.11E-07	2.14E-05	
SAB	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.02604	0.6059	1	0.2057	1	2.14E-05	

Anexo 3. Pairwise ANOVAS (Machos)

	CL				
	SLZ	LER	COA	BAL	PAN
SLZ			1	1	1
LER		1		1	1
COA		1	1		0.9396
BAL		1	1	0.9396	1
PAN		1	1	1	1
	SHT				
	SLZ	LER	COA	BAL	PAN
SLZ			0.3314	0.09842	1
LER		0.3314		0.02416	1
COA		0.09842	0.02416		0.3892
BAL		1	1	0.3892	1
PAN		1	1	0.2308	1
	CWN				
	SLZ	LER	COA	BAL	PAN
SLZ			1	1	1
LER		1		1	1
COA		1	1		1
BAL		1	1	1	1
PAN		1	1	1	1
	CWA				
	SLZ	LER	COA	BAL	PAN
SLZ			1	1	1
LER		1		1	1
COA		1	1		1
BAL		1	1	1	1
PAN		1	1	1	1

	CWP				
	SLZ	LER	COA	BAL	PAN
SLZ			0.4739	1	1
LER	0.4739			0.7185	1
COA		1	0.7185		0.4684
BAL		1	1	0.4684	
PAN		1	1	1	
	ANL				
	SLZ	LER	COA	BAL	PAN
SLZ			1	0.08028	1
LER	1			0.1969	1
COA	0.08028		0.1969		0.3854
BAL		1	1	0.3854	
PAN		1	1	0.3912	1

Anexo 4.

Pairwise MANOVA (Hembras)

MANOVA		SIN	SLZ	PRE	MAT	PAN	BALU	SAN	LER	AME	ATO	ARM	CUI	BAL	CHY	PAP	COA	SAB
FUE	FUE	17.746	3.00E+00	0.81245	77.457	4.14E-01	1.7997	3.316	0.00071572	24.724	5.3947	5.25E-02	9.03E+00	3.00E-01	0.006894	0.016938	0.19226	0.00022715
SIN		17.746	4.544	51.179	38.758	32.104	5.9986	113.01	0.36398	136.07	87.533	2.6912	56.595	38.703	0.0042829	82.839	0.16161	0.2962
SLZ		2.9984	4.544	0.00040199	11.674	4.53E-03	0.0026674	4.2777	0.0010463	5.92E+00	1.2293	1.01E-06	2.4579	0.00057626	3.24E-07	0.0001508	1.00E-07	2.04E-07
PRE		0.81245	51.179	0.00040199	6.3709	5.7248	1.5156	43.667	2.09E-05	8.78E+01	66.35	0.11712	7.0749	20.361	0.0012392	20.406	0.10442	0.099311
MAT		77.457	38.758	11.674	6.3709	4.75E-01	23.008	39.573	0.30768	4.76E+01	30.973	1.1031	37.535	15.032	0.18661	0.93679	16.996	0.54733
PAN		0.41397	32.104	0.0045322	5.7248	0.47514	0.036889	5.5879	2.23E-05	126.75	28.294	6.15E-05	1.5811	0.2002	6.01E-05	7.15E+00	1.06E-06	0.00015298
BALU		1.7997	5.9986	2.67E-03	1.5156	23.008	3.69E-02	2.7291	2.35E-02	58.885	67.85	8.3737	40.053	0.029415	4.11E-01	0.049485	3.84E-00	0.86314
SAN		3.316	113.01	4.2777	43.667	39.573	5.5879	2.7291	0.21975	77.975	78.019	0.7341	36.99	81.114	0.0058672	7.25E+01	0.34331	3.1395
LER		0.00071572	0.36398	0.0010463	2.09E-05	0.30768	2.23E-05	0.02354	0.21975	4.0241	2.2599	8.87E-08	20.354	2.23E-05	4.08E-09	0.00034819	2.50E-09	4.18E-06
AME		24.724	136.07	5.9226	87.815	47.627	126.75	58.885	77.975	4.0241	144.25	6.8913	87.38	39.992	0.69002	130.19	0.86919	6.7458
ATO		5.3947	87.533	1.2293	66.35	30.973	28.294	67.85	78.019	2.2599	144.25	18.247	81.785	10.092	1.3352	80.608	1.2229	58.294
ARM		0.052542	2.6912	1.01E-06	0.11712	1.1031	6.15E-05	8.3737	0.7341	8.87E-08	6.8913	18.247	48.387	1.26E-05	2.47E-06	3.44E-05	0.23069	4.73E-06
CUI		9.0326	56.595	2.4579	7.0749	37.535	1.5811	49.053	3.70E+01	2.04E+01	8.74E+01	81.785	4.84E+01	3.46E+00	0.04826	4.55E+00	6.04E+00	0.38033
BAL		0.30039	38.703	0.00057626	20.361	15.032	0.2002	0.029415	81.114	2.23E-05	39.992	10.092	1.26E-05	3.4627	3.39E-07	13.044	0.00088422	0.0008665
CHY		0.006894	0.0042829	3.24E-07	0.0012392	0.18661	6.01E-05	0.0058672	4.08E-09	0.69002	1.3352	2.47E-06	0.04826	3.39E-07	5.14E-07	5.14E-07	2.05E-05	0.00048879
PAP		0.016938	82.839	0.0001508	20.406	0.93679	7.1457	0.049485	7.25E+01	3.48E-04	1.30E+02	80.608	3.44E-05	4.5476	1.30E+01	5.14E-07	1.94E-06	0.021336
COA		0.19226	0.16161	1.00E-07	0.10442	16.996	1.06E-06	3.8374	0.34331	2.50E-09	0.86919	1.2229	0.23069	6.044	8.84E-04	2.05E-05	1.94E-06	5.03E-06
SAB		0.00022715	0.2962	2.04E-07	0.099311	0.54733	1.53E-04	0.86314	3.1395	4.18E-06	6.7458	5.83E+01	4.73E-06	3.80E-01	0.0008665	0.00048879	0.021336	5.03E-06

Pairwise MANOVA (Machos)

	SLZ	LER	COA	BAL	PAN
SLZ			0.85699	0.073906	0.72154
LER	0.85699			0.006249	1.3316
COA	0.073906		0.006249		0.64635
BAL	0.72154		1.3316	0.64635	
PAN	0.053616		4.9045	0.0011014	0.92828

Anexo 5. Tablas de contingencia para los caracteres cualitativos para hembras y machos

HEMBRAS AIC			SIM			
	A	B	C	A	B	C
SAB	2	0	23	24	1	0
AME	3	0	1	2	0	2
ARM	7	4	38	46	2	1
ATO	0	3	2	4	0	1
BAL	11	4	13	23	3	2
BALU	1	0	5	5	1	0
CHY	4	0	16	16	4	0
COA	9	2	33	43	1	0
CUI	3	1	3	7	0	0
FUE	3	3	10	8	4	4
LER	17	5	5	24	1	2
MAT	5	1	3	8	1	0
PAN	13	1	8	21	1	0
PAP	14	7	6	24	1	2
PRE	4	6	9	15	3	1
SAN	7	2	7	12	3	1
SIN	4	0	9	8	5	0
SLZ	19	12	22	40	5	8

MACHOS AIC			SIM			
	A	B	C	A	B	C
OGU						
BAL	1	1	4	5	1	0
COA	6	0	9	13	1	1
LER	4	0	3	7	0	0
PAN	3	0	2	5	0	0
SLZ	8	2	4	12	1	1

Anexo 6. Pairwise ANOVAS y MANOVA de CL, CWN y SHT para corrientes de agua intermitentes y perennes (Hembras y Machos).

Hembras

CL		Corriente intermitente	Corriente perenne
	Corriente intermitente		0.0005797
	Corriente perenne	0.0005797	

CWN		Corriente intermitente	Corriente perenne
	Corriente intermitente		0.003682
	Corriente perenne	0.003682	

SHT		Corriente intermitente	Corriente perenne
	Corriente intermitente		0.0001635
	Corriente perenne	0.0001635	

MANOVA		Corriente intermitente	Corriente perenne
	Corriente intermitente		1.98E-04
	Corriente perenne	0.00019823	

Machos

CL		Corriente perenne	Corriente intermitente
	Corriente perenne		0.4466
	Corriente intermitente	0.4466	

CWN		Corriente perenne	Corriente intermitente
	Corriente perenne		0.6623
	Corriente intermitente	0.6623	

SHT		Corriente perenne	Corriente intermitente
	Corriente perenne		0.008725
	Corriente intermitente	0.008725	

MANOVA		Corriente perenne	Corriente intermitente
	Corriente perenne		0.00060001
	Corriente intermitente	0.00060001	