

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLOGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

Ecología poblacional e historia de vida de la
tortuga *Kinosternon integrum* en la localidad
de Tonatico, Estado de México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLOGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)

PRESENTA
Rodrigo Macip Ríos

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Director de Tesis: ~~Dr. Gustavo Casas Andreu~~

MEXICO, D. F.



OCTUBRE 2005

COORDINACIÓN

m. 349155



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.



Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Rodrigo Maciel Rios

FECHA: 6/8/05

FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de septiembre del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) MACIEL RIOS RODRIGO con número de cuenta 50408704 con la tesis titulada: **Ecología poblacional e historia de vida de la tortuga Kinosternon integrum en la localidad de Tonatico, Estado de México, bajo la dirección del(a) Dr. Gustavo Casas Andreu.**

Presidente: M. en C. Gustavo Aguirre León
Vocal: Dr. Fausto Méndez de la Cruz
Secretario: Dr. Gustavo Casas Andreu
Suplente: Dr. Fernando Álvarez Noguera
Suplente: Dr. Xavier Chiappa Carrara

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 27 de septiembre del 2005

[Firma]
Dr. Juan Néñez Farrán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

CONTENIDO

Agradecimientos	v
Índice de cuadros	vii
Índice de figuras	viii
Resumen	x
Abstract	xii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. OBJETIVOS	3
3.1. Objetivo general	3
3.2. Objetivos específicos	3
III. ANTECEDENTES	4
2.1. Ecología poblacional de tortugas	4
2.2. Patrones de historia de vida en tortugas	8
2.3. Hábitos alimentarios en tortugas	13
2.4. Descripción de la familia Kinosternidae y la especie <i>Kinosternon integrum</i>	15
2.5. Ecología de la familia Kinosternidae	17
2.6. Historia de vida de la familia Kinosternidae	19
<u>2.7. Hábitos alimentarios de la familia Kinosternidae</u>	20
IV. ÁREA DE ESTUDIO	23
4.1. Ubicación del área de estudio	23
4.2. Descripción del área de estudio	23
V. MÉTODOS	27
5.1. Trabajo de campo	27
5.2. Toma de datos	27
5.3. Análisis de datos	29
VI. RESULTADOS	32
6.1. Ecología poblacional	32
6.1.1. Proporción de sexos y estructura de la población	32
6.1.2. Abundancia por mes	33
6.1.3. Tamaño de la población y supervivencia	34
6.1.4. Talla y dimorfismo sexual	35
6.2. Historia de vida	37
6.2.1. Características generales y relaciones entre rasgos de historia de vida	37
6.2.2. Esfuerzo reproductor y fecundidad	40
6.3. Hábitos alimentarios	40
6.3.1. Composición y origen del alimento	40
6.3.2. Variación estacional en los hábitos alimentarios entre jóvenes, adultos y sexo	42

6.3.3. Diversidad y similitud de la dieta	46
VII. DISCUSIÓN	49
7.1. Ecología poblacional	49
7.1.1. Proporción de sexos y estructura de la población	49
7.1.2. Abundancia por mes	52
7.1.3. Tamaño de la población	53
7.1.4. Talla y dimorfismo sexual	55
7.2. Historia de vida	56
7.2.1. Características generales y relaciones entre rasgos de historia de vida	56
7.2.2. Esfuerzo reproductor y fecundidad	59
7.3. Hábitos alimentarios	64
7.3.1. Composición y origen del alimento	64
7.3.2. Variación estacional en los hábitos alimentarios entre jóvenes, adultos y sexo	67
7.3.3. Diversidad y similitud de la dieta	69
VIII. CONCLUSIONES	72
IX. LITERATURA CITADA	74

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), así como a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por el apoyo económico brindado para realizar la maestría.

De forma especial, al Dr. Gustavo Casas Andreu por haber dirigido este trabajo de tesis de maestría, así como por su amistad.

A mi comité tutorial, Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz y Dr. Xavier Chiappa Carrara, cuyos comentarios acertados durante la realización de esta tesis fueron de gran ayuda para su realización.

Al jurado, el M. en C. Gustavo Aguirre León y el Dr. Fernando Álvarez Noguera, quienes revisaron el manuscrito de forma crítica para generar un trabajo más completo.

Al Instituto de Biología de la UNAM, en especial al personal de la biblioteca y computo por los servicios prestados.

A las personas e instituciones que de alguna manera colaboraron en la realización de este trabajo: M. en C. Xochil Aguilar Miguel y Dr. Felipe Rodríguez Romero del Centro de Investigación en Recursos Bióticos de la UAEM, al Laboratorio de Radiología de la Facultad de Veterinaria y Zootecnia de la UNAM, así como al Dr. John B. Iverson por la literatura facilitada.

A mis compañeros y amigos de campo: Gabriel Barrios Quiroz, Víctor H. Sustaita Rodríguez, Cinthya Mendoza Almeraya y Ricardo Mariño. Este trabajo no hubiera sido posible sin su valiosa ayuda.

Al Sr. Apolonio y Sr. Aurelio por su estupenda hospitalidad. Ellos permitieron realizar este estudio en su propiedad en el Municipio de Tonicaco, Estado de México.

A mis amigos del posgrado: Saúl López Alcaide, Alberto Chávez, Agustín Román, José Navarro, Gabriel Barrios, Edna Gonzáles, Ruth Percino y Sara Bonilla; así como quienes fueron más que buenos profesores: Margarito Álvarez y Fausto R. Méndez.

De forma especial quiero agradecer a mi familia por el apoyo incondicional en todos mis proyectos personales: Ricardo Macip Bazán, María de los Ángeles Ríos Cassou, Ricardo F. Macip Ríos, Marigela J. Macip Ríos, Pedro Ríos Cassou, Maia R. Becerra Macip y Eric A. Becerra Rodríguez. En parte este trabajo les pertenece.

Por último quiero agradecer a Ruth E. Rodríguez Tejeda, cuyo apoyo y amor incondicional fueron fundamentales para la realización de este trabajo. Una vez más, el mérito de este trabajo también le pertenece.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Principales rasgos de historia de vida de la familia Kinosternidae. L. C.= Largo de Carapacho	22
Cuadro 2. Proporción de sexos de <i>Kinosternon integrum</i> en los meses con un mínimo de diez individuos. N=tamaño de la muestra, X^2 =valores de la prueba Chi cuadrada, P=valor de probabilidad.	32
Cuadro 3. Resumen del Modelo de Jolly-Seber para siete muestreos en donde se aprecia el tamaño poblacional y la sobrevivencia calculada de <i>Kinosternon integrum</i> , así como los límites de confianza para la población <i>K. integrum</i> en Tonatico, Estado de México. L.C.I= Límite de confianza inferior, L.C.S.= Límite de confianza superior.	35
Cuadro 4. Medidas de la talla y peso de los individuos capturados de <i>Kinosternon integrum</i> .	36
Cuadro 5. Valores de r^2 de las regresiones entre las características del huevo y el tamaño de la nidada en <i>Kinosternon integrum</i> . P=valor de probabilidad y N=tamaño de muestra.	39
Cuadro 6. Frecuencia del origen del alimento en los estómagos y excretas de <i>Kinosternon integrum</i> , en Tonatico, Estado de México. Entre paréntesis se presentan los valores porcentuales.	41
Cuadro 7. Composición de la dieta por sexos, edad y época del año de <i>Kinosternon integrum</i> . Frecuencia de ocurrencia (%) de categorías de alimento en hembras (H), machos (M) y jóvenes (J).	44
Cuadro 8. Composición de la dieta por sexos, edad y época del año de <i>Kinosternon integrum</i> . Frecuencia numérica (%) de categorías de alimento en hembras (H), machos (M) y jóvenes (J).	45
Cuadro 9. Composición de la dieta por sexos, edad y época del año de <i>Kinosternon integrum</i> . Porcentaje de peso de categorías de alimento en hembras (H), machos (M) y jóvenes (J).	46
Cuadro 10. Valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener de la dieta de <i>Kinosternon integrum</i> entre sexos, edades y épocas del año. También se presenta un valor de diversidad total por época del año.	47
Cuadro 11. Valores del índice de Morisita obtenidos de la frecuencia de ocurrencia de la dieta de <i>Kinosternon integrum</i> .	48
Cuadro 12. Valores del esfuerzo reproductor (M.R.N) de varias especies y poblaciones de tortugas de la familia Kinosternidae. L. C. = largo de carapacho, DS = desviación estándar.	61

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Área de distribución de *Kinosternon integrum* en la Republica Mexicana. 17
- Figura 2. Ubicación del área de estudio en el Estado de México. El polígono verde representa el municipio de Tonicato. 24
- Figura 3. Climograma de la región Ixtapan de la Sal-Tonicato. Basado en datos de 1963 a 1988 de la estación meteorológica de Ixtapan de la Sal. No se encontraron datos climatológicos posteriores a ese intervalo de años. Las barras indican la precipitación y los puntos la temperatura. 25
- Figura 4. Clave de marcado permanente en el carapacho por cortes en los escudos marginales. 28
- Figura 5. Estructura de la población de *Kinosternon integrum* por tallas (largo de plastrón) y la proporción de sexos por cada intervalo de clase, N=204. J= Jóvenes, M= Machos, H= Hembras. 33
- Figura 6. Abundancia de individuos por mes durante la temporada de colecta. 34
- Figura 7. Comparación entre la talla corporal de hembras y machos de *Kinosternon integrum* estimada con cuatro variables de la concha. Los círculos denotan las variables que determinan las diferencias. M= machos, H= hembras. 36
- Figura 8. Relación entre el tamaño de la nidada y el tamaño del cuerpo entendido como largo del plastrón de *Kinosternon integrum*. Los puntos grandes representan los datos que se excluyeron del análisis. 38
- Figura 9. Relación entre el tamaño de la nidada y el tamaño del cuerpo entendido como largo del carapacho de *Kinosternon integrum*. Los puntos grandes representan los datos que se excluyeron del análisis. 38
- Figura 10. Relación entre el tamaño de la nidada y el largo del huevo (mm) en *Kinosternon integrum*. Los puntos grandes representan los datos que se excluyeron del análisis. 39
- Figura 11. Variación de la biomasa de las categorías de alimento consumidas por *Kinosternon integrum* en función del origen del alimento con el sexo y la edad. Las líneas verdes denotan las medias. MV=Materia vegetal, MA=Materia Animal. Las letras minúsculas hacen referencia a diferencias estadísticas. Las diferencias se obtuvieron mediante la prueba de Dunn (Zar 1999). 42
- Figura 12. Variación en la frecuencia numérica de categorías de alimento de *Kinosternon integrum* entre los sexos y edades por épocas del año. Las líneas verdes indica la media. HLL=Hembras en Lluvias, HS=Hembras en Secas, JLL=Jóvenes en Lluvias, JS=Jóvenes en Secas, MLL=Machos en Lluvias,

MS=Machos en Secas. Las letras minúsculas hacen referencia a diferencias estadísticas. Las diferencias se obtuvieron por la prueba de Dunn (Zar 1999). 43

Figura 13. Diferencias entre de la diversidad de la dieta de *Kinosternon integrum* entre sexos, edad y época del año. H' se refiere al índice de diversidad de Shannon-Wiener. Las letras mayúsculas hacen referencia a diferencias estadísticas en una prueba de Kruskal-Wallis y las minúsculas en una prueba de Wilcoxon. 47

RESUMEN

La ecología e historia de vida de los kinostérnidos tropicales y subtropicales esta poco estudiada. México es el país más diverso en tortugas de este grupo, pues en su territorio ocurren 14 especies de esta familia, las cuales son el 43.58 % de todas las tortugas mexicanas. De los kinostérnidos mexicanos, *Kinosternon integrum* resalta por su extensa distribución y por sus relaciones filogenéticas con otras especies en el Pacífico mexicano, sin embargo, es muy poco lo que se sabe sobre su biología. En este trabajo se exploraron aspectos muy importantes de su biología como la ecología poblacional, historia de vida y hábitos alimentarios en una población silvestre en el Municipio de Tonatico, al sur del Estado de México. El trabajo se llevó a cabo de octubre del 2003 a noviembre del 2004 en un total de 14 salidas de campo. Los individuos se capturaron por medio de trampas de embudo y un chinchorro. Cada individuo colectado fue medido y pesado de la forma usual para las tortugas, así como marcado por medio de cortes en los escudos marginales del carapacho para su posterior identificación en el campo, esto con el fin de realizar un modelo de captura-recaptura y poder determinar el tamaño de la población. En la temporada de reproducción las hembras fueron llevadas al laboratorio para tomarles placas de rayos X y con ello determinar si estaban grávidas o no, de esta forma, se obtuvo el tamaño de la nidada y tamaño del huevo. Los huevos fueron extraídos de las hembras por medio de una inyección de oxitocina y de esa forma se calculó la masa del huevo. En cada salida de campo se realizaron lavados estomacales y colecta de excretas para poder determinar los hábitos alimentarios de la población. *Kinosternon integrum* en Tonatico presentó un periodo de actividad estacional en donde la mayor abundancia de individuos se encuentra en el verano y otoño (época de lluvias), mientras que en la época de secas la actividad es muy reducida. La abundancia tuvo una relación directa con la temperatura y la precipitación promedio mensual, lo que denota una dependencia muy importante con el clima. La población estuvo estructurada principalmente por organismos inmaduros, aunque se colectó solo una cría. Los machos fueron más grandes que las hembras en la talla y las hembras fueron más numerosas que los machos, pues la proporción de sexos encontrada fue de 1:1.7 significativamente. El tamaño promedio de la población en el periodo de octubre del 2003 a noviembre del 2004 fue de 196.86 individuos ($L.C.I=128.28$ y $L.C.S=415.94$), mientras que la supervivencia mensual promedio en el mismo periodo fue de 0.9574

(L.C.I=0.6214 y L. C. S.=1.5744). La población de *Kinosternon integrum* en Tonatico presentó una temporada reproductora de finales de junio a finales de octubre, un mes más a lo registrado con anterioridad para la especie. La hembra más pequeña con huevos presentó una talla de 12.2 cm de largo de carapacho, la cual es considerada en este trabajo como la talla a la primera reproducción. La nidada promedio fue de 4 huevos (± 1.77 , 1-8), y esta, presentó una relación directa con el tamaño del cuerpo. El huevo de *Kinosternon integrum* en Tonatico tuvo las siguientes características: largo del huevo 30.43 mm (± 2.24 , 23.92-35.96, N=78), ancho 16.35 mm (± 1.01 , 12.99-18.30, N=75) y peso 5.14 g (± 0.60 , 3.41-6.57, N=57). El largo promedio del huevo tuvo una relación inversa con el tamaño de la nidada. El esfuerzo reproductor promedio (MRN) fue de $0.043 \pm (0.017, 0.017 - 0.071$, N=16), es decir, un esfuerzo reproductor del 4.34 % del peso de la hembra. Este esfuerzo reproductor es el más pequeño para el género *Kinosternon*, pero coincide con la hipótesis de una disminución en el esfuerzo reproductor conforme aumenta la talla corporal en tortugas de esta familia. En los hábitos alimentarios, la población estudiada se consideró como omnívora-generalista, con un tipo de alimentación oportunista. La dieta estuvo compuesta de materia vegetal mixta, gramíneas (pasto), semillas, algas filamentosas, materia animal mixta, coleópteros, odonátos, dípteros, así como de otras presas como gasterópodos, hirudíneos y anfibios. Los jóvenes consumieron un mayor porcentaje de materia vegetal que los machos adultos. En los mismos jóvenes, en la época de secas, hubo un decremento en la cantidad y tipos de presas. La dieta fue diversa, aunque esta diversidad tiende a disminuir en la época de secas cuando los recursos son más limitados. Los hábitos alimentarios fueron similares entre jóvenes, adultos, hembras y machos durante la época de lluvias, sin embargo, en la época de secas fueron diferentes, lo cual sugiere una repartición de los recursos. *Kinosternon integrum* en Tonatico presentó una población numerosa para el área cubierta por cuerpos de agua en la zona.

ABSTRACT

Ecology and life history of tropical kinosternids turtles are poorly understood. Mexico, is the richest country in kinosternids. There are 14 species in the country, which is 43.58% of the Mexican turtles. *Kinosternon integrum* is the widely distributed turtle in the country and its biology is poorly known. In this paper I explored some aspects of its population ecology, as its life history and food habits close to Tonatico town in Estado de Mexico. Field work was conducted monthly from October 2003 to November 2004. Individuals were captured using funnel traps or by seining. Each turtle was measured and weighed in the usual way (shell metrics), and marked individually by shell notching. During reproductive season, females were transported to laboratory in order to get X-ray photographs, and determinate clutch and egg size. Clutches were obtained artificially by intramuscular oxytocin injections. I did stomach flushing to collect ingested food and also scats to determinate feeding habits. Turtle activity was higher in summer and autumn (rainy season), and abundance was correlated to average monthly temperature and precipitation, denoting a strong weather dependence. Immature individuals were the largest proportions of population and hatchlings were scarce. Male sizes were larger than females. Sex ratio was 1:1.7. Mean population size between October 2003 and November 2004 was 196.86 (Confidence limits 128.28-415.94), and mean monthly survivorship in the same period was 0.9574 (Confidence limits 0.6214-1.5744). Reproductive season of *K. integrum* took from late June to late October. The smallest female with oviductal egg had 12.2 cm in carapace length. Mean clutch size was 4 (± 1.77 , 1-8) and directly correlated to body size. Mean eggs number was 30.43 mm (± 2.24 , 23.92-35.96, N=78) in length, 16.35 mm (± 1.01 , 12.99-18.30, N=75) in width and 5.14 g (± 0.60 , 3.41-6.57, N=57) in weight. Mean egg length was inversely correlated to clutch size. Reproductive effort (RCM) was $0.043 \pm (0.017, 0.017 - 0.071, N=16)$, and is the smallest reported for the genus *Kinosternon*, and results agree with the lower reproductive effort when a larger body size hypothesis of this turtle family. *K. integrum* feeding habits resulted in an omnivorous, generalist and opportunistic feeder. Diet was composed by mixed vegetal matter such as grass, seeds, filamentous algae, and mixed animal mater as coleopterans, dragonflies, dipterans, snails, leeches and amphibians. Juveniles have a higher percentage of vegetal matter in stomach than adult

males and females. In dry season juveniles have less kind of preys, and in lower numbers than adult males and females. Overall diet was diverse, but this diversity fall down in dry season, when resources are limited. Feeding habits were similar in juveniles, adult males and females in rainy season, however there are data suggesting a resource partitioning between age and sex in dry season. Population of *Kinosternon integrum* was abundant in the few water bodies of the area.

I. INTRODUCCIÓN

En México existen alrededor de 39 especies de tortugas de agua dulce, de éstas, 18 especies (46.15%) pertenecen a la familia Kinosternidae y 15 (38.46%) al género *Kinosternon* (Flores-Villela 1993; Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004). Este género tiene en México su mejor representación y el país es considerado como su centro de radiación (Pritchard y Trebbau 1984). Las poblaciones de éstas especies habitan en ambientes tanto lóticos como lénticos, los cuales pueden ser desde pequeñas charcas estacionales y arroyos muy pequeños, hasta ríos muy caudalosos como el Río Papaloapan en el Golfo de México, o el Río Balsas en el Pacífico. Desafortunadamente, como sucede en otras especies de tortugas, la pérdida, degradación y fragmentación del hábitat, junto con las especies introducidas, depredadores subsidiados y el aprovechamiento indiscriminado de algunas especies, provoca la reducción e incluso la pérdida de poblaciones naturales (tal como sucede en general con la biodiversidad; Mitchell y Klemens 2000; Orians y Soule 2001; Primack 2002). Esto resulta más alarmante cuando de algunas especies se conoce muy poco sobre su biología.

La mayoría de las especies de la familia Kinosternidae han sido poco estudiadas, ya que la mayor parte de la investigación sobre este grupo de tortugas se ha enfocado en las especies de distribución nortea como *Kinosternon flavescens* (Iverson 1991b), *K. subrubrum* (Frazer 1991), *Sternotherus odoratus* (Edmons y Brooks 1996); o bien de distribución tropical como *K. leucostomum* (Vogt y Guzmán-Guzmán 1988; Morales-Verdeja y Vogt 1997), *K. herrerae* (Carr y Mast 1988; Aguirre-León y Aquino-Cruz 2004) y *Claudius angustatus* (Flores-Villela y Zug 1995; Espejel-González 2004); mientras que otras especies que se distribuyen en el centro y occidente de México, así como Centro y Sur de América han recibido poca atención por parte de los investigadores. Entre éstas se encuentra *Kinosternon integrum*, especie muy importante, pues es la tortuga más ampliamente distribuida en México (Iverson 1999) y con un papel muy importante en el proceso de especiación de *K. alamosae*, *K. chimalhuaca* y *K. oaxacae* en la costa del Océano Pacífico Mexicano (Berry *et al.* 1997; Iverson 1986; 1989; 1998).

Kinosternon integrum es endémica de México (Flores-Villela 1993). Se encuentra de forma regular y abundante en ambientes muy perturbados o generados por el hombre (Iverson 1999). Esta característica la hace un sujeto importante de estudio, ya que un mayor conocimiento sobre su historia de vida (tamaño de la nidada, talla a la que alcanza la madurez sexual y esfuerzo reproductor) y ecología poblacional son fundamentales para entender su abundancia en los ambientes donde habita. Estos datos permiten entender su capacidad de adecuación a nuevos sitios (Iverson 1991b; Dunham *et al.* 1994), pues la historia de vida y la demografía representan una respuesta coevolutiva hacia las condiciones ambientales locales ((Stearns 1992; Begon *et al.* 1996b; Pough *et al.* 2001).

El estudio conjunto de la ecología poblacional y la historia de vida genera un acercamiento al potencial reproductor de la población (fecundidad), así como una idea de la estabilidad de la población (Krebs 1985; Stearns 1992). Aunado a esto, el conocimiento de los hábitos alimentarios de una especie hace referencia de la calidad, disponibilidad y aprovechamiento de los recursos en su hábitat, así como de las especializaciones tróficas y el papel de una especie en la pirámide trófica (Pianka 1994). Esta parte de la biología de *K. integrum* es inexistente.

Este trabajo determinó el estatus poblacional de la tortuga *Kinosternon integrum* en la localidad de Tonicaco, Estado de México, así como aumentó el reducido conocimiento sobre esta (Iverson *et al.* 1998). Los datos obtenidos son de gran ayuda para entender la ecología e historia de vida de *Kinosternon integrum*, especie muy importante en el contexto evolutivo del grupo *scorpioides*. Además de contar con más información para su conservación y aprovechamiento.

II. OBJETIVOS

3.1. Objetivo General: Describir los aspectos básicos de la ecología poblacional e historia de vida de la tortuga *Kinosternon integrum* en la localidad de Tonatico, Estado de México.

3.2. Objetivos específicos:

- Determinar el tamaño poblacional, la estructura de la población y la proporción de sexos en la tortuga *Kinosternon integrum*.

- Explorar el tamaño promedio de la nidada, el número de nidadas al año, y el esfuerzo reproductor de la tortuga *Kinosternon integrum*.

- Determinar los hábitos alimentarios de la tortuga *Kinosternon integrum*, así como las diferencias entre hembras y machos, jóvenes y adultos y entre épocas del año (lluvias y secas).

III. ANTECEDENTES

2.1. Ecología poblacional de tortugas

Los principales objetivos de la ecología de poblaciones son determinar la densidad, la magnitud de las principales causas de la densidad (nacimientos, muertes, migración e inmigración), así como las probabilidades de transición de un estadio de vida a otro (supervivencia; Begon *et al.* 1996a). En el grupo de las tortugas, el cálculo de tablas de vida puede llegar a ser muy complicado debido que son los organismos más longevos dentro de los animales (Dunham *et al.* 1994). No obstante, pese a los pocas especies estudiadas a profundidad (Graham 1979; Gibbons 1990b; Frazer 1991; Iverson 1991b) se han detectado algunos patrones importantes sobre la ecología poblacional del grupo como la curva de supervivencia (Tipo III), la proporción de sexos y algunas tasas de crecimiento.

En lo referente al tamaño poblacional, se han registrado tamaños de diferentes magnitudes con fluctuaciones a través de los años y con tasas de crecimiento poblacional igualmente diversas (Bury 1979). En el caso de las tortugas terrestres, Hall *et al.* (1999) registraron un decremento en una población de *Terrapene carolina* en Maryland, con un tamaño poblacional en 1945 de 1002 individuos y en 1995 de 190. Hellgren *et al.* (2000) encontraron en el estado de Texas una población de *Gopherus berlandieri* que alcanzó un tamaño en 1994 de 1576 individuos, en 1995 de 1751 y en 1996 de 1654. Por su parte, Corti y Zuffi (2003) encontraron una densidad de 19.46 individuos por hectárea en una población de *Testudo h. hermanni* en una isla del Mediterráneo italiano. En lo referente a las especies acuáticas y semiacuáticas, MacCulloch y Secoy (1983) registraron tamaños poblacionales de 149, 186 y 167 en los años de 1978, 1979, 1981 respectivamente para una población de *Chrysemys picta bellii* en su límite norteño de distribución. Mitchell (1988) reportó tamaños poblacionales de 534 y 579 individuos para *Chrysemys picta* y *Sternotherus odoratus* en un lago urbano en Virginia. Moll (1990) reportó una población de *Trachemys scripta* de 1254 individuos, aunque también registró poblaciones de 82 y 40 individuos para *Kinosternon scorpioides* y *K. leucostomum*, respectivamente en Chan

Chen, Belice. Reese y Welsh (1998) registraron una población de 447 individuos para *Clemmys marmorata* en el Río Trinity en California. Finalmente, Ernst (2001) encontró un tamaño poblacional de 159 individuos para *Clemmys insculpta*, en el sureste de Pennsylvania, población muy pequeña para un muestreo de 23 años.

La importancia de presentar los tamaños poblacionales y/o densidades de especies de tortugas (incluidas las formas terrestres, acuáticas y semiacuáticas) radica en hacer referencia a lo propuesto por Iverson (1982), quien deduce que las tortugas son los vertebrados que presentan una mayor biomasa en el ambiente en donde habitan, ésta sólo comparada con los peces y algunos anfibios completamente acuáticos como *Ambystoma*. Iverson (1982) menciona que las especies herbívoras son aquellas con una mayor biomasa, aunque también existe una diferenciación entre el tipo de hábitat que ocupan. Las especies terrestres y acuáticas presentan los valores más altos de densidad, mientras que las semiacuáticas son aquellas con menor biomasa. Sin embargo, Congdon *et al.* (1986) encontraron que algunas especies semiacuáticas como *Chrysemys pica* pueden tener una densidad poblacional y biomasa alta, aunque las especies más grandes y acuáticas como *Chelydra serpentina* presentan los valores más altos de biomasa en las tortugas de Norte América.

La dinámica poblacional de los diferentes grupos de tortugas está escasamente estudiada. La longevidad del grupo implica estudios a largo plazo para poder determinar los parámetros poblacionales involucrados con la dinámica de poblaciones. Sin embargo, existen algunos estudios a largo plazo de algunas especies de Norte América, en los que se han podido estimar parámetros poblacionales importantes. Frazer y Gibbons (1990) encontraron una $R_0 = 0.137$ y una $r = 0.167$ para *Trachemys scripta* en Ellenton Bay, Carolina del Sur. Frazer (1991) obtuvieron una $R_0 = 0.601$ y una $r = -0.05$ en un estudio de 20 años para una población de *Kinosternon subrubrum* en Carolina del Sur, mientras que Iverson (1991b) encontró una $R_0 = 0.137$ en una población de *Kinosternon flavescens* en Nebraska. Hellgren *et al.* (2000) encontraron una $R_0 = 0.998$ para *Gopherus berlandieri* en Texas. Congdon *et al.* (1994) registraron valores de $R_0 = 0.958$ para una población de *Chelydra serpentina* en Michigan en un estudio a largo plazo.

Machos y hembras son por lo general producidos en igual número dentro de la mayoría de las especies con sexos distintos (Seger y Stubblefield 2002). Por lo general, es esperada una proporción sexual de 1:1, aunque en algunos casos no se encuentra esta relación. Sin embargo, no quiere decir que no exista una proporción 1:1 en los sexos, ya que, como lo puntualizó Fisher (1930, en Charnov 1993; y Seger y Stubblefield 2002), la igual proporción de sexos no necesariamente se expresa en términos aritméticos sino en el costo energético de producir los descendientes, es decir, si las hembras son doblemente costosas que los machos, entonces una relación 2:1, expresa una inversión igual en los sexos de las crías.

La proporción numérica 1:1 ha sido reportada en poblaciones de *Trachemys scripta* (Frazer y Gibbons 1990), *Chrysemys picta*, *Sternotherus odoratus* (Mitchell 1988), *Kinosternon flavescens* (Iverson 1991b) y *Clemmys insculpta* (Ernst 2001). También se han encontrado proporciones distintas de esta relación, pues como registraron Edmonds y Brooks (1996) para *Sternotherus odoratus* después de un estudio de cuatro años en Ontario, Canadá, existió un sesgo hacia más machos que hembras. Para la misma especie, Smith y Iverson (2002) en un estudio de más de 20 años en un lago de Indiana registraron un sesgo hacia los machos (64% más machos que hembras). La proporción de sexos puede ser sesgada por el tipo de muestreo (Dunham *et al.* 1994; Pough *et al.* 2001), ya que algunas técnicas de captura atraen más machos que hembras o viceversa. No obstante, en el caso de algunas especies de tortugas como *Chrysemys picta bellii*, la proporción de sexos esta determinada por las hembras reproductoras, pues las hembras eligen nidos con características térmicas para la producción de uno u otro sexo (Janzen 1994).

Las poblaciones pueden estar estructuradas de diferentes formas y son varios los factores que promueven los diferentes tipos de estructura poblacional. La natalidad, mortalidad y el ambiente (presiones selectivas) son los factores más importantes en la estructuración de las poblaciones. Existen otros factores como la explotación por el hombre que también tienen influencia en este aspecto. La estructura de una población

aporta información sobre el crecimiento o estasis de las poblaciones (Krebs 1985). En las tortugas se han encontrado poblaciones compuestas por individuos adultos. Puesto que, en este grupo, la mortalidad es alta en las primeras etapas de la vida (Wilbur y Morin 1994). En la ya mencionada población de *Clemmys marmorata* en el Río Trinity en California (Reese y Welsh 1998), la estructura de la población estuvo compuesta principalmente por adultos. Ernst (2001) encontró algo similar a lo anterior en una población de *Clemmys insculpta* en Pennsylvania; mientras que, en poblaciones de *Chrysemis picta* y *Sternotherus odoratus* Mitchell (1988) registró una estructura poblacional de muchos organismos jóvenes y pocos adultos en la primera especie, y de pocos organismos jóvenes, muchos de mediana edad y pocos organismos seniles en la segunda.

La estructura de la población tiene implicaciones muy importantes en la identificación de la problemática de las poblaciones. Algunos ejemplos importantes son aquellos como el de *Gopherus agassizii* (Longshore *et al.* 2003), en donde encontraron que las sequías son un factor importante en la mortalidad de los individuos más jóvenes. Por su parte, Epperson y Heise (2003) observaron una alta mortalidad en las crías de *Gopherus polyphemus* por acción de la hormiga *Solenopsis invicta*. Tinkle *et al.* (1981) mencionan que la mortalidad es alta en la etapa de huevo de la tortuga *Chrysemis pica*, pues los nidos son depredados por varias especies de mamíferos y aves. Evidencia similar a la anterior que utilizó Iverson (1991c) para determinar la causa de que las poblaciones de tortugas estén estructuradas por muchos adultos y pocos jóvenes. Con estos datos, Iverson (1991c) sugiere que las tortugas tienen una curva de supervivencia tipo III, es decir, existe una mayor mortalidad en las etapas tempranas del ciclo de vida (Begon *et al.* 1996a; Gotelli 1998). También se ha reportado una menor supervivencia con respecto a la talla, pues en *Pseudemys rubriventris* (Haskell *et al.* 1996), como en *Trachemys scripta* (Tucker y Janzen 1999) se ha encontrado una mayor mortalidad en individuos más pequeños de la misma clase de edad o condición reproductora. Del mismo modo, existen referencias en las diferencias de supervivencia en las tortugas con respecto al sexo, ya que, Hellgren *et al.* (2000) registraron que los machos presentan una mayor supervivencia

que las hembras, fenómeno que atribuyen a un mayor desgaste de las hembras por la reproducción (descalcificación y mayor riesgo de ser depredadas cuando anidan).

2.2. Patrones de historia de vida en tortugas

La historia de vida de un organismo se entiende como los patrones de crecimiento, diferenciación, almacenamiento y especialmente reproducción a lo largo de su vida (Begon *et al.* 1996b). De hecho, la investigación de historias de vida se basa en la búsqueda y evolución de patrones (que a su vez forman estrategias), los cuales están formados por rasgos cuantitativos y cualitativos. Los rasgos cuantitativos incluyen el tamaño de los neonatos, la nidada o prole, número de nidadas al año, tamaño o edad de la madurez sexual, edad o tamaño en la que la mortalidad es mas alta y longevidad. Los rasgos cualitativos incluyen el modo reproductor (oviparidad ó viviparidad), reproducción sexual o asexual y reproducción acuática ó terrestre (Stearns 1992; Pough *et al.* 2001).

La historia de vida y la demografía reflejan la respuesta de las poblaciones a las condiciones ambientales, pues son la respuesta a la selección natural y por lo tanto representan adaptación (Roff 2002). La evolución de los rasgos de la historia de vida de una especie (población) se puede explicar por modelos determinísticos o estocásticos. Los modelos llegan a la misma combinación de rasgos, aunque por diferentes causas (Stearns 1977). En el caso de las tortugas, la combinación de rasgos se puede explicar mediante un modelo estocástico, en el que las fluctuaciones del ambiente producen una mortalidad variable en los organismos jóvenes, por lo cual existe madurez sexual tardía, esfuerzo reproductor limitado y aumento en la longevidad (Congdon *et al.* 1994; Janzen *et al.* 2000). Esta estrategia de historia de vida se ha nombrado como “el mejor apostador” ó *bet-hedging* (Cunnington y Brooks 1996).

Dentro de esta gran estrategia de historia de vida (*bet-hedging*), las tortugas presentan variantes y algunos patrones comunes, los cuales se consideran conservadores (Charnov 1993; Shine y Iverson 1995). Algunos de estos patrones son el modo

reproductor y el tipo de anidación, pues todas las tortugas son ovíparas y depositan los huevos en la tierra. Otros rasgos conservadores son la madurez sexual tardía y la longevidad. Sin embargo, las diferentes variaciones de la historia de vida de las tortugas como el problema del tamaño del huevo-tamaño de la nidada se han resuelto en una gran variedad de formas (Wilbur y Morin 1994). Las tortugas son un grupo que se ha considerado como modelo para el estudio de la historia de vida, pues son de captura relativamente sencilla y sumamente abundantes en algunas poblaciones (Bury 1979; Gibbons 1990b). Esto ha originado el desarrollo de una gran cantidad de trabajos. Algunos de ellos se presentan a continuación como una breve ejemplificación de los rasgos e invariantes en la historia de vida de las tortugas.

En cuanto a la forma y tamaño del huevo, éste puede ser esférico o elipsoide, además, el tamaño varía de acuerdo a la especie. Las especies más grandes como *Dermochelys coriacea* y *Geochelone elephantopus* presentan los huevos más grandes (de 60 mm de diámetro aproximadamente), mientras que especies pequeñas producen huevos también pequeños. La forma del huevo está en relación con el tamaño de la nidada y con el mismo tamaño del huevo. En nidadas grandes y de huevos pequeños, los huevos son esféricos, mientras que en nidadas más reducidas y con huevos grandes, estos son por lo general elípticos (Wilbur y Morin 1994).

El tamaño del huevo puede ser sumamente variable dentro de una misma población de tortugas (Congdon y Gibbons 1985). Lo cual, unido a la hipótesis del balance entre el tamaño y el número de descendencia, ha sugerido que mientras mayor sea la energía invertida en descendencia individual (tamaño, peso o contenido calórico del huevo), mayor será la adecuación de éste (Smith y Fretwell 1974). Esta hipótesis de “más grande es mejor” ha sido probada en *Trachemys scripta* (Janzen *et al.* 2000), aunque existen críticas al respecto, pues no se ha probado en otras especies bien estudiadas como *Chelydra serpentina* (Congdon *et al.* 1999). Algunos autores como Iverson y Smith (1993) mencionan que el tamaño del huevo (por ende el tamaño de la cría al nacer) es poco relevante en la adecuación, pues la depredación en los nidos de

tortugas dulceacuícolas es alta, ya que, los depredadores consumen huevos pequeños y grandes sin distinción.

En lo referente al crecimiento y la madurez sexual, las tortugas presentan un crecimiento lento y una madurez sexual tardía. Esto se compensa con una larga vida reproductora y baja tasa de mortalidad en la edad adulta. En la mayoría de los casos, la madurez sexual está más relacionada con la talla que con la edad, puesto que la tasa de crecimiento tiene una relación más importante con la disponibilidad y aprovechamiento de los recursos que con el tiempo transcurrido (Wilbur y Morin 1994). Sin embargo, Kuchling, G (1999) menciona que en algunas poblaciones es la edad y no la talla la que determina la madurez sexual. Ejemplos del primer caso son los de: *Apalone ferox* (Iverson y Moler 1997) cuyas hembras maduran entre los 240 y 300 mm; *Chelydra serpentina* que madura entre los 280-290 mm (Iverson 1997); *Kinosternon alamosae* que madura entre 95-100mm (Iverson 1989). En cuanto al segundo caso, *Chrysemys picta* alcanza la madurez a los 5-6 años ó 160-165 mm (Iverson 1993).

El dimorfismo sexual es una característica importante en la historia de vida de las tortugas. Rasgo que está relacionado con el cortejo y el apareamiento. Se reconocen dos patrones de dimorfismo sexual: en el primero, los machos son más grandes que las hembras y es característico de las tortugas terrestres y semiterrestres (o semiacuáticas, *i.e.* Kinosternidae). El segundo, es inverso, con hembras más grandes que los machos. Es común en las especies completamente acuáticas como la mayoría de los emídidos (Wilbur y Morin 1994). Un ejemplo del primero es *Kinosternon hirtipes* (Iverson *et al.* 1991), en donde los machos son más grandes que las hembras, mientras que un ejemplo del segundo es *Trachemys scripta* (Ernst *et al.* 1994). Un aspecto muy importante del dimorfismo sexual es que está relacionado con la determinación del sexo por temperatura (Ewert y Nelson 1991). Si los machos se producen a temperaturas altas, entonces estos serán más grandes que las hembras pues su desarrollo es más rápido, eclosionan primero y tienen la oportunidad de crecer más y de forma más acelerada que las hembras. Por el lado contrario, si las hembras se producen a temperaturas altas, entonces éstas serán los individuos más grandes de la población (Ewert y Nelson 1991). Esta relación presenta su

excepción, pues en *Malacochersus tornieri* de África, a pesar de que los machos se incuban a mayor temperatura y crecen más rápido en las etapas iniciales, terminan siendo las hembras en la edad adulta más grandes que los machos (Ewert et al. 2004). En los kinostérnidos, los machos se producen a temperaturas intermedias y las a hembras temperaturas extremas, sin embargo son los machos los individuos más grandes en la adultez (Ewert y Nelson 1991; Pough et al. 2001).

Con respecto al tamaño de nidada y número de nidadas, la cantidad de huevos que puede producir una tortuga está en relación con el espacio disponible en la cavidad corporal, es decir, hay una relación positiva entre el tamaño de la nidada y el tamaño del cuerpo de la madre (Iverson 1993; Wilbur y Morin 1994; Iverson y Moler 1997; Iverson et al. 1997). En muchos casos, la talla de la madre no explica por completo el tamaño de la nidada. Los factores que también se relacionan con ésta son: la frecuencia de la nidada, la secuencia de esta, las condiciones ambientales, la alimentación y la reproducción en el año previo (Gibbons et al. 1978; Gibbons et al. 1982). También existe una relación positiva entre el tamaño del cuerpo y el tamaño de los huevos (Iverson 1993; Pedrono et al. 2001; Iverson 2002), aunque existe una restricción en el tamaño del huevo por la apertura pélvica (Congdon y Gibbons 1985). En algunas especies, el tamaño del huevo varía muy poco en relación con el tamaño de la madre, esto sucede por ejemplo en *Apalone ferox* (Iverson y Moler 1997), en donde se considera que el tamaño del huevo está fijado por selección natural en una talla única. El número de nidadas puede ser muy variable, pues esta característica varía de acuerdo a las condiciones ambientales, latitud, edad y talla de la tortuga (Pedrono et al. 2001). Algunas especies como *Kinosternon flavescens* ponen una sola nidada, (Iverson 1991b), mientras que otras como *Trachemys scripta elegans* (Gibbons 1990a; Gibbons y Greene 1990; Tucker 2001) y *Kinosternon subrubrum* (Frazer 1991) ponen entre 2 y 3 nidadas con una diferencia de 15 a 18 días entre nidadas.

La anidación siempre es en la tierra y por lo general los nidos son galerías de poca profundidad. Algunos kinostérnidos como *Claudius angustatus* no escarban los nidos, pues depositan los huevos entre la vegetación y la hojarasca (Flores-Villela y Zug 1995).

Otras especies (principalmente las marinas) viajan miles de kilómetros de sus territorios de alimentación a los de reproducción y anidación (Wilbur y Morin 1994). Algunas otras desovan muy cerca de sus sitios de alimentación. El éxito de los nidos es variable, aunque por lo general es reducido (Iverson 1991c; Wilbur y Morin 1994), ya que, son muchos los depredadores que se alimentan de los huevos, o bien, están expuestos a las inundaciones y las sequías prolongadas. Sin embargo, Tinkle *et al.* (1981) mencionan que *Chrysemys picta* en el sureste de Michigan tuvo una tasa alta de éxito de eclosión ($lx=0.6700$), lo cual afecta de forma importante la demografía de la especie.

El esfuerzo reproductor es la cantidad de biomasa que utiliza la madre en la producción de la nidada o la prole (Pough *et al.* 2001). Este es un rasgo muy importante de la historia de vida (Rodríguez-Romero 2002), pues refleja una estrategia reproductora hacia las condiciones ambientales en las que se desarrolla una especie y determina aspectos como la supervivencia en las primeras etapas de vida (Janzen y Morjan 2002). El esfuerzo reproductor en tortugas según la teoría de historia de vida se espera limitado (Congdon *et al.* 1994; Janzen *et al.* 2000). Por ejemplo, *Pseudemys concinna* en Arkansas, invierte alrededor de un 9% de la masa corporal de la hembra en la nidada (Iverson 2001). Dentro del esfuerzo reproductor se pueden encontrar disyuntivas (*Trade-offs*); pues como lo describe Booth (1998) para *Chelodina expansa* en Australia, las nidadas grandes presentan un menor contenido calórico (estimado como el esfuerzo reproductor) que las nidadas pequeñas.

Algunos aspectos de la historia de vida como la inversión en las crías (esfuerzo reproductor y tamaño de la nidada) están regulados más por la disponibilidad de recursos en la temporada reproductora o en el año anterior, que por inercia filogenética o potencial reproductor, es decir, la inversión reproductora está relacionada con el alimento (recursos) y la calidad de éste. La calidad y cantidad del alimento es determinante para algunos aspectos muy importantes de la historia de vida de las tortugas, pues constituyen presiones que impone el ambiente (Henen 2002).

2.3. Hábitos alimentarios en tortugas

La alimentación es el resultado de comportamientos genéticamente determinados, los cuales son mediados por el sistema sensorial y están influenciados por factores externos como la experiencia y la disponibilidad de la presa. La dieta es el conjunto y la composición de alimentos que consume un organismo durante su vida o temporada de actividad. Aporta los requerimientos energéticos que los organismos necesitan para poder sobrevivir y reproducirse (Pough *et al.* 2001). Las tortugas pueden presentar una gran variedad de hábitos alimentarios y formas de alimentarse. Algunas especies son totalmente herbívoras como *Chelonia midas* y casi todas las que conforman el género *Geochelone*, otras se alimentan de algún grupo de animales en específico como *Eretmochelys* sp. que consume sólo esponjas marinas o *Dermochelys coriacea* que se alimenta de medusas (cnidarios; Wilbur y Morin 1994; Pough *et al.* 2001). Algunas otras especies se encuentran en un continuo entre los dos extremos (carnívora-herbívora), pues, su dieta esta formada por estos dos componentes, más aún, la proporción de contenido vegetal y animal no es constante durante su ciclo de vida, ya que cambia a través de la ontogenia de carnívora (en las crías; Wilbur y Morin 1994) a herbívora en los adultos (Hart 1983; Fachin *et al.* 1995; Zug *et al.* 2001). Este patrón se ha reportado en especies como *Trachemys scripta* (Hart 1983; Parmenter y Avery 1990). Otro patrón importante que se ha reportado es la combinación del alimento. Consumir alimentos de distintos tipos (animal y vegetal) implica desarrollar las estrategias para aprovechar tanto uno como el otro de la mejor forma posible, para ello, las tortugas consumen un combinación de alimentos que optimizan una buena digestibilidad y aprovechamiento de la energía (Bjorndal 1991).

Las especies dulceacuícolas por lo general presentan hábitos alimentarios omnívoros, además consumen material del medio acuático como del medio terrestre. Las tortugas con esta forma de vida explotan ambos medios y por lo tanto presentan una mayor diversidad y complejidad en la dieta que las especies terrestres o marinas. Algunos ejemplos representativos son aquellos como el de Parmenter y Avery (1990), quienes describen a *Trachemys scripta* como omnívora oportunista, con una dieta compuesta por

materia vegetal (algas, hojas, tallos, frutas, y semillas), macro invertebrados (moluscos, insectos, arácnidos, decápodos) tanto terrestres como acuáticos y vertebrados (renacuajos, peces y ranas), aunque estos los consume en forma de carroña. En este caso, la dieta cambia en composición conforme aumentan la talla de los individuos. Los más pequeños comen una mezcla balanceada de materia vegetal y animal, mientras que los más grandes consumen una mayor proporción de materia vegetal en su dieta. Asimismo, Hart (1983) encontró para esta misma especie una relación directa entre el tamaño del cuerpo (largo del plastrón) y el cambio de una dieta carnívora hacia una herbívora.

Chen y Lue (1999) describieron los hábitos alimentarios de *Ocadia sinensis* en el Río Keelung en el norte de Taiwán. La dieta de *O. sinensis* consistió en algas, tallos, hojas, semillas y frutos de plantas vasculares. El material animal encontrado perteneció a los grupos siguientes: gasterópodos, insectos, (colcépteros, larvas de dípteros, larvas de lepidópteros, larvas de plecópteros, larvas de odonatos), decápodos, anfipodos, lombrices, sanguijuelas y peces. En ese trabajo, detectaron un cambio en la dieta durante el ciclo de vida, así como una diferencia entre los sexos, pues las hembras cambian de una dieta omnívora a una herbívora cuando crecen, y los machos consumen una mayor proporción de materia animal durante toda su vida.

Vogt y Guzmán-Guzmán (1988) encontraron que la tortuga *Kinosternon leucostomum* en la región de los Tuxtlas se alimenta de insectos, crustáceos, moluscos, peces, anfibios, semillas, frutos, hojas y tallos, hojas secas, mamíferos (carroña) y reptiles (carroña). La dieta de la tortuga es distinta en dos sitios de muestreo, ya que en la Laguna El Zacatal, *K. leucostomum* tiene una alimentación más carnívora en comparación con la Laguna Escondida, en donde la tortuga tiene una dieta más herbívora. Vogt y Guzmán-Guzmán (1988) sugieren que esta diferencia en la dieta se debe a la disponibilidad de los tipos de alimento en ambas lagunas. Estos resultados indican que la disponibilidad de las presas, más que la selectividad por el alimento, determinan la dieta de esta especie, puesto que se puede alimentar de varios grupos de alimento y en diferente proporción. En este caso en particular, las hembras y los machos no difirieron en cuanto a la dieta y la dieta no cambia mucho durante el periodo de tiempo que están activas.

Rowe y Parsons (2000) describieron la dieta de la tortuga *Crysemys picta marginata* en la Isla Beaver en Michigan como una mezcla de materia animal y vegetal. Por lo general, la materia vegetal fue más abundante que la materia animal. Esta población consumió odonatos, dípteros, tricópteros, hemípteros, coleópteros, anfibios (salamandras y ranas) y cladóceros. Estos últimos son raros en las dietas de otras tortugas, y se consideran incidentales. En este caso, es posible que la tortuga localice agregaciones de estos crustáceos y luego los consuma (comportamiento conocido como neustofagia).

Finalmente Ford y Moll (2004) determinaron los patrones de alimentación estacionales y por sexo de la tortuga *Sternotherus odoratus* en el sureste de Missouri. En ese trabajo encontraron que hembras y machos consumieron presas similares, pero, la proporción de los componentes es diferente, ya que las hembras consumen más materia animal durante la época de reproducción. Otra contribución importante de ese trabajo fue el registro de una gran cantidad de semillas en las excretas. Característica por lo cual consideraron a esta especie como dispersora de semillas, aunque no prueban la viabilidad de las semillas.

2.4. Descripción de la familia Kinosternidae y la especie *Kinosternon integrum*

La familia Kinosternidae comprende tortugas pequeñas y medianas que son exclusivas del nuevo mundo con una distribución desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina (Pritchard y Trebbau 1894; Ernst y Barbour 1989). Se considera que México es la región en donde se dio la primera radiación adaptativa de la familia para después migrar hacia el norte (Pritchard y Trebbau 1894; Iverson 1991a; 1998; Ernst *et. al.* 1994). Esta familia de tortugas presenta 10 u 11 escudos en el plastrón, así como glándulas de almizcle asociadas al puente. En el carapacho tienen diez huesos periféricos, uno nugal y 23 marginales. La principal característica de la familia son las dos bisagras que tiene el plastrón, las cuales permiten cerrar parcial o totalmente la concha (Ernst *et. al.* 1994). La familia está compuesta por dos subfamilias Staurotypinae con los géneros *Claudius* y

Staurotypus, y Kinosterninae con el género *Kinosternon* (*Sternotherus*; Pritchard 1979; Ernst y Barbour 1989; Iverson 1998). Los tres géneros se distribuyen en México y es en este país donde existe la mayor diversidad de especies de kinosternidos, ya que cuenta con 18 especies, de las cuales 15 son del género *Kinosternon*, dos del género *Staurotypus* y una de *Claudius* (Flores-Villela 1993; Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004). Dentro de estas 15 especies de *Kinosternon* que habitan en México ocho son endémicas y *Kinosternon integrum* destaca por su amplia distribución y gran variedad de hábitat que explota.

Kinosternon integrum es una tortuga dulceacuícola que habita en cuerpos de agua someros y estancados (Ernst y Barbour 1989), además, es la especie de tortuga más ampliamente distribuida en el país (Iverson 1999). Se distribuye en el noroeste, centro y sur de México, así como en las Islas Mariás (Figura 1). No se encuentra en la planicie costera del Golfo de México, donde se distribuyen *K. herrerae* y *K. scorpioides*, ni en una porción de la costa de Sonora, donde es remplazada por *Kinosternon alamosae*; en Jalisco sucede algo similar, pues en una porción entre ese estado y Colima se encuentra sólo *Kinosternon chimalhuaca*; el mismo fenómeno ocurre en Oaxaca, donde *Kinosternon oaxacae* ocupa una zona en el suroeste de Oaxaca (Iverson *et al.* 1998). La distribución en el Pacífico Mexicano llega hasta el Istmo de Tehuantepec, a partir de ahí, su especie hermana *Kinosternon scorpioides* se distribuye en la costa del Océano Pacífico. *K. integrum* habita desde el nivel del mar hasta más de 2220 msnm. Los machos adultos pueden llegar a medir hasta 210 mm de largo de carapacho, mientras que las hembras alcanzan 195 mm, las crías miden alrededor de 27 mm al nacer, ambos sexos tienen espinas terminales en la cola, pero la cola y las espinas son más cortas en las hembras (esta característica es importante, pues sirve para diferenciar a hembras de machos en el campo cuando son adultos; Iverson *et al.* 1998); el periodo reproductor de *K. integrum* comienza en mayo y termina en septiembre (Ernst y Barbour 1989; Iverson 1999), pone de 3 a 12 huevos y tiene de 1 a 4 nidadas al año (Iverson 1999). La información que se tiene sobre su ecología y dieta es nula, pues la mayoría de los datos son anecdóticos. Algunos autores como Woolrich *et al.* (2005) consideran que existe un vacío de información muy grande para esta especie, aún cuando *K. integrum* se encuentra

considerada bajo la categoría sujeta a protección especial (Pr) en la NOM-059-ECOL-2001 por ser una especie endémica de México.

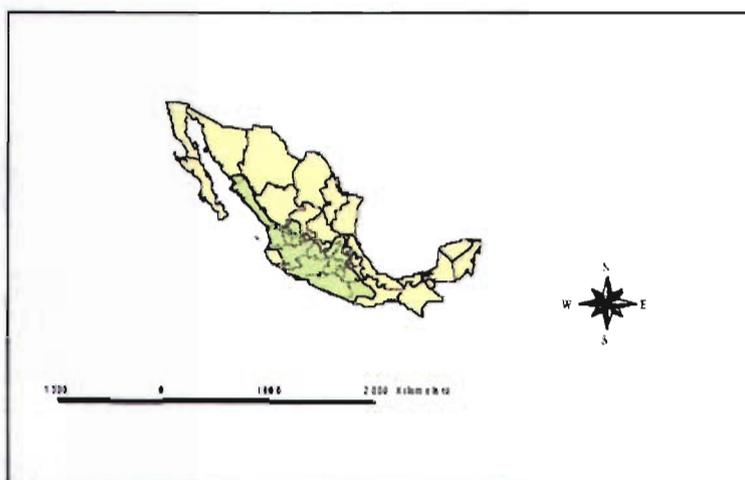


Figura 1. Área de distribución de *Kinosternon integrum* en la República Mexicana.

2.5. Ecología de la familia Kinosternidae

Los kinostérnidos son organismos altamente asociados a los cuerpos de agua, se les considera como tortugas dulceacuícolas y pueden habitar tanto cuerpos de agua lóticos como lénticos (Burke *et al.* 2000; Moll y Moll 2004). Más que nadadoras son caminadoras del fondo, es decir, pasan la mayor parte tiempo forrajeando en el fondo de los cuerpos de agua que habitan que nadando en la superficie del agua como otras especies de tortugas dulceacuícolas (Wilbur y Morin 1994). Los kinostérnidos por lo general están asociados a cuerpos de agua someros, aunque algunos pueden habitar ríos caudalosos pero su microhábitat se restringe hacia el margen del cuerpo de agua (Bury 1979). El periodo de actividad de los kinostérnidos está íntimamente asociado con las condiciones ambientales. Las especies norteñas por lo general presentan una relación muy marcada con la temperatura del ambiente ya que el hábitat que ocupan se congela o baja a temperaturas críticas, lo cual las lleva a invernar (los meses de otoño e invierno) para restablecer su actividad en la primavera y verano (Christiansen *et al.* 1985). Las

especies del trópico seco y de zonas templadas en México, no presentan esta relación con la temperatura aunque sí con la disponibilidad de agua, pues en estos casos, los cuerpos de agua se secan o disminuyen su nivel de forma importante (Morales-Verdeja y Vogt 1997). En la zonas tropicales, los kinostérnidos pueden estar activos prácticamente todo el año, aunque en sitios donde existe cierto estrés ambiental como la desecación del cuerpo de agua donde habitan, estivan hasta que las condiciones son de nuevo adecuadas.

La ecología poblacional de algunas especies de la familia Kinosternidae es poco conocida, no obstante, se tiene un conocimiento más avanzado sobre aspectos ecológicos de especies como *Kinosternon flavescens* (Nebraska) y *K. subrubrum* (Carolina del Sur; Frazer 1991; Iverson 1991b). De estas dos especies se han reportado tamaños poblacionales superiores a los 1500 individuos, con tasas de crecimiento poblacional $R_0=1.06$ para *K. flavescens* y $R_0=0.60$ para *K. subrubrum*. Cabe mencionar que para esta última especie, en una población diferente de Carolina del Sur, Gibbons (1983) reportó un tamaño poblacional medio en diez años de 371 individuos. Es evidente que los tamaños poblacionales en esta familia son muy variables, pues Moll (1990) registró 40 y 80 individuos en Belicic para *Kinosternon scorpioides* y *K. leucostomum*. Existen algunas especies que son reconocidas por su poca abundancia, tal es el caso de *K. angustipons* en Centroamérica, pues de una muestra de 705 individuos de varias especies sólo 14 pertenecieron a esta especie (Legler 1966).

Por lo general la proporción de sexos en los kinostérnidos es 1:1 (Carr y Mast 1988; Iverson 1991b), sin embargo en algunas poblaciones de *Sternotherus odoratus* en Ontario (Edmonds y Brooks 1996) y en Indiana (Smith y Iverson 2002) se han reportado sesgos hacia los machos por alrededor de tres años en el Ontario y 20 años en Indiana. Las estructura poblacional en esta familia pueden ser muy variable, pues está relacionada con las presiones selectivas del ambiente. Sin embargo, se espera un mayor número de individuos adultos que jóvenes debido a la curva de supervivencia de tipo III que presentan las tortugas (Iverson 1991c; Wilbur y Morin 1994). Cabe mencionar que la estructura poblacional teórica que refleja una población estable implica un mayor número de individuos jóvenes o inmaduros (Krebs 1985; Gibbs y Amato 2000).

2.6. Historia de vida de la familia Kinosternidae

La historia de vida de los kinosternidos se caracteriza tanto por rasgos conservadores como variables. En lo que respecta a la temporada de anidación, las especies que se distribuyen en la zona neártica anidan entre primavera y verano. Lo cual coincide con el periodo de temperaturas más cálidas en el norte de América y con la temporada lluviosa en las zonas áridas y semi-áridas de México. Las especies neotropicales presentan una temporada reproductora más larga, que abarca el periodo de tiempo comprendido entre el otoño y la primavera (Cuadro 1).

En lo que se refiere a al número de nidadas al año, éste oscila entre 1 y 4, aunque para la mayoría de las especies los datos han sido obtenidos por métodos indirectos o bien basados en muestras pequeñas. El tamaño promedio de la nidada para el grupo es de 3.64 huevos, ya que en realidad no existe mucha diferencia entre especies (con la excepción de las especies más grandes como *Staurotypus*). En lo referente al intervalo del tamaño de la nidada, es posible ver una relación entre el tamaño de las tortugas y el tamaño de la nidada, ya que las especies más grandes como *Kinosternon integrum*, *K. scorpioides*, *K. sonoriense*, *Staurotypus salvini* y *S. triporcatus* presentan los intervalos más amplios. Un dato que no se presenta en el Cuadro 1, pero que es común en varios trabajos sobre reproducción en esta familia, es la presencia del dimorfismo sexual en la talla, pues los machos son por lo general más grandes que las hembras (Iverson 1989; Iverson 1991b; Iverson *et al.* 1991; Iverson 1999).

En cuanto a la talla de la madurez sexual de hembras y machos existe una relación con la talla máxima de las especies. Especies más grandes, maduran a mayores tallas que las especies más pequeñas. El Cuadro 1 muestra también que la mayoría de la información que se tiene sobre la historia de vida de los kinosternidos proviene de las especies de Norteamérica, ya que de las especies del centro de México, centro y sur de América están poco estudiadas.

Los kinostérnidos siempre anidan en tierra y, por lo general, en sitios arenosos bien aireados. Las hembras cavan los nidos con las patas delanteras para después terminar de adecuarlos con las traseras. Una vez formado el nido, las hembras entran casi por completo y desovan, para cubrirlo posteriormente con la misma tierra que escarbaron (Richmond 1945). La anidación está muy relacionada con la precipitación ya que por lo general este evento ocurre después de chubascos fuertes (Burke *et al.* 1994). La distancia del agua en la que se establecen los nidos puede ser muy variable, pues algunas especies como *K. subrubrum* pueden caminar entre 17.3 y 90 m fuera del agua (Burke *et al.* 1994). Cuando eclosionan las crías, estas se quedan por lo general en el nido invernando o estivando y emergen hasta la siguiente temporada adecuada del año (ya sea cálida en el norte o lluviosa en las zonas áridas; Iverson 1990). En las especies tropicales como *Claudius angustatus* las crías se dispersan tan pronto dejan el nido (Flores-Villela y Zug 1995). Un aspecto muy importante en la historia de vida de las tortugas es el cuidado parental, aún cuando se consideraba ausente en este grupo, existe evidencia de ello en los kinostérnidos. Iverson (1990) sugiere que *K. flavescens* presenta esta conducta, pues se mantiene enterrada junto al nido hasta 38 días después de haber desovado, incluso menciona que la proporción de individuos que realizan este comportamiento por año está en relación directa con las bajas precipitaciones, sugiriendo incluso que las madres pueden orinar sobre el nido para mantener la humedad adecuada.

2.7. Hábitos alimentarios de la familia Kinosternidae

En el Cuadro 1 se observa que la dieta de los kinostérnidos se ha descrito como generalista oportunista, es decir, las especies de esta familia se alimentan de una gran cantidad de presas de distintos orígenes (animal y vegetal). La alimentación por lo general se da en el agua, aunque también pueden obtener presas en tierra. Mahmoud (1968) menciona que son consumidores del fondo (en el bentos), pues los individuos caminan con el cuello extendido buscando presas. Por lo general utilizan la vista y el olfato para percibir las, las cuales pueden ser de tamaños muy diversos. Los kinostérnidos se alimentan de las presas disponibles y al parecer no presentan preferencia por algún tipo. Algunas especies como *K. sonoriense* en Arizona consumieron algas y

angiospermas de forma regular aunque en poca proporción, también se alimentaron de insectos de diversos ordenes, peces, anfibios y crustáceos (Hulse 1974). Otras, como *K. flavescens* en Texas presentaron una dieta más variada aunque sin materia vegetal, esta población consumió turbelarios, anélidos, ocho órdenes de crustáceos, cinco órdenes de insectos, arácnidos, moluscos y tres familias de anfibios (Punzo 1974); También se han encontrado serpientes en las dietas de los kinostérnidos, ya que Villa (1973) encontró a una *K. leucostomum* ingiriendo una *Tretanorhinus nigroluteus*.

Los kinostérnidos también ingieren semillas de distintos tipos, Vogt y Guzmán-Guzmán (1988) encontraron este comportamiento alimentario en *K. leucostomum* en Los Turxtlas, la cual se alimentó de semillas de *Ficus* sp., lo mismo que *K. herrerae*, especie que consumió frutos del mismo género en las cercanías de Jalapa (Aguirre-León y Aquino-Cruz 2004). Algunas otras especies como *K. scorpioides* en Costa Rica se alimentaron de renacuajos y moluscos, presas que son sumamente abundantes en el hábitat que utilizan (Acuña *et al.* 1983).

Cuadro 1. Principales rasgos de historia de vida de la familia Kinosternidae. L. C. = Largo de Carapacho.

Especie	Distribución	Temporada de nidación	No. de nidadas al año	Tamaño promedio de la nidada (Número de huevos)	Intervalo de la nidada (Huevos)	Talla a la que madura el macho, LC (mm)	Talla a la que madura la hembra, LC (mm)	Tipo de dieta	Fuente
<i>Sternotherus odoratus</i>	Nearctica	Abril-Julio	2-3?	2.7	1-5	51	65-75	Generalista-Omnívora	McPherson y Marion (1981); Mitchell (1988).
<i>Sternotherus carinatus</i>	Nearctica	Abril-Julio	2-3?	3.8	4-5		85-100	Generalista-Omnívora	Iverson (2002)
<i>Sternotherus minor</i>	Nearctica	Octubre-Junio	2-3?	3	1-5	55-60	70-85	Generalista-Carnívora	Ernst <i>et al.</i> (1994); Etkberger y Ehrhart (1987)
<i>Sternotherus depressus</i>	Nearctica	primavera-verano			2-7	75	90-100	Generalista-Carnívora	Ernst <i>et al.</i> (1994)
<i>Kinosternon flavescens</i>	Nearctica-Neotropical	Mayo-Agosto	1	6.5	4-9	102	90	Generalista-Omnívora	Mahmoud (1968); Christensen y Dunham (1972); Iverson (1991b)
<i>Kinosternon subrubrum</i>	Nearctica	Abril-Julio	1-4?	2.62	1-8	80	80-120	Generalista-Omnívora	Gibbons <i>et al.</i> (1982); Gibbons (1983)
<i>Kinosternon baurii</i>	Nearctica	Septiembre-Mayo	3?	4	1-7	75	70-75	Generalista-Omnívora	Ernst <i>et al.</i> (1994)
<i>Kinosternon sonoriense</i>	Nearctica	Mayo-Septiembre	1-4	5.3	2-9	76-82	96-99	Generalista-Carnívora	Hulse (1974); Hulse (1982); Ernst <i>et al.</i> (1994).
<i>Kinosternon hirtipes</i>	Nearctica	Mayo-Septiembre	1-4	3	1-6		95-100	Generalista-Carnívora	Iverson <i>et al.</i> (1991)
<i>Kinosternon alamosae</i>	Nearctica	Julio-Septiembre	2-3?	4	3-5		95-100	Generalista-Omnívora	Iverson (1989)
<i>Kinosternon herrerai</i>	Nearctica-Neotropical	Julio?-agosto?	3?	?	2-4		115-130	Generalista-Omnívora	Carr y Mast (1988)
<i>Kinosternon integrum</i>	Nearctica-Neotropical	Mayo-Septiembre	2-4?	5.8	3-12		120-130	Generalista-Omnívora	Iverson (1999)
<i>Kinosternon chimalhuaca</i>	Neotropical	Mayo-agosto	1-2?	3.7	2-5	100	97-107	Generalista-Carnívora	Berry <i>et al.</i> (1997)
<i>Kinosternon leucostomum</i>	Neotropical	Agosto-Marzo			1-5			Generalista-Omnívora	Vogt y Chizman (1988); Morales-Verdeja y Vogt (1997),
<i>Kinosternon oxacae</i>	Neotropical	Abril-Agosto	2?	3.8	1-5			Generalista-herbívora	Iverson (1986)
<i>Kinosternon creaseri</i>	Neotropical						110-115	Generalista-Carnívora	Iverson (1988)
<i>Kinosternon scorpioides</i>	Neotropical	Agosto-abril	2-3?		1-16?			Generalista-Carnívora	Pritchard y Trebau (1984); Iverson (1999)
<i>Kinosternon acutum</i>	Neotropical	septiembre-marzo	2-4					Generalista-Omnívora	Iverson (1999)
<i>Claudiou angustatus</i>	Neotropical	Noviembre-Febrero	1-2?	2.5	1-6	98.5	93-139	Generalista-Carnívora	Flores-Villela y Zug (1995); Espejel-González (2004)
<i>Sturotypus salvini</i>	Neotropical				16-10			Generalista-Carnívora	Ernst y Barbour (1989)
<i>Sturotypus triporeatus</i>	Neotropical				3-6			Generalista-Carnívora	Ernst y Barbour (1989)
<i>Kinosternon angustipons</i>	Neotropical	Julio-?	2		1-4			Generalista-herbívora	Legler (1966)
<i>Kinosternon dunni</i>	Neotropical			2				Generalista-Carnívora	Ernst y Barbour (1989)

IV. ÁREA DE ESTUDIO

4.1. Ubicación del área de estudio.

La localidad de Tonicaco está ubicada en el municipio del mismo nombre, en el suroeste del Estado de México, en los límites con el estado de Guerrero. El municipio se encuentra en la sub-provincia fisiográfica Sierras y Valles Guerrerenses, la cual es parte de la Sierra Madre del Sur. La localidad pertenece a la cuenca hidrológica Río Grande de Amacuzac, que es parte de la macrocuenca del Río Balsas (Toledo y Bozada 2002). Las coordenadas geográficas donde se encuentra el Municipio de Tonicaco son 18° 48' N y 99° 40' W, a una altitud de 1640 msnm (Figura 2). Las localidades más cercanas a la zona de muestreo son La Puerta de Santiago (Estado de México) y Piedras Negras (Guerrero).

4.2. Descripción del área de estudio

Fisiográficamente, el área es una combinación de valles y cañadas a lo largo de ríos y arroyos con un gran valle rodeado por cerros de moderada altitud (1700-1800) que continúa hacia el estado de Guerrero. El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano A(w), con una temperatura promedio anual de 20° C (Figura 3). El suelo es del tipo Vertisol Pélico de grano mediano y fino hacia el Estado de Guerrero. La hidrografía se caracteriza por un sistema de arroyos de cause moderado a pequeño, algunos son perennes, mientras que otros sólo llevan agua en la época de lluvias (INEGI 2002). En la zona de estudio hay numerosos bordos (para la acumulación de agua de lluvia) que van desde los 20 ó 50 m de diámetro hasta los 300 m. En uno de estos bordos es donde se realizó el presente trabajo. La vegetación predominante es la selva baja caducifolia en diferentes estados de conservación. También hay bosques de galería a lo largo del cauce de los arroyos y matorral xerófilo.

La selva baja es un tipo de vegetación típico de zonas con temperaturas altas y una escasa precipitación concentrada en una época del año (Challenger 1998).

Estructuralmente, este tipo de vegetación se caracteriza por ser una asociación vegetal con árboles de 4 a 8 m, intercalados con cactáceas y yucas (*Yucca* sp.; Miranda y Hernández 1963). El matorral xerófilo es un tipo de vegetación que se desarrolla a la par con la selva baja caducifolia, y, generalmente está formado por leguminosas (principalmente del género *Acacia*). Este tipo de vegetación es considerado como una agrupación vegetal secundaria que se desarrolla por la tala de otro tipo de selva (como la selva baja caducifolia; Miranda y Hernández 1963). Esto último es precisamente lo que se encuentra en algunas zonas del área de estudio, ya que el uso del suelo ha producido ciertos cambios en la estructura física de la vegetación; pues existe una extracción continua de madera para hacer postes para alambradas y apertura de claros para el pastoreo y cultivo.

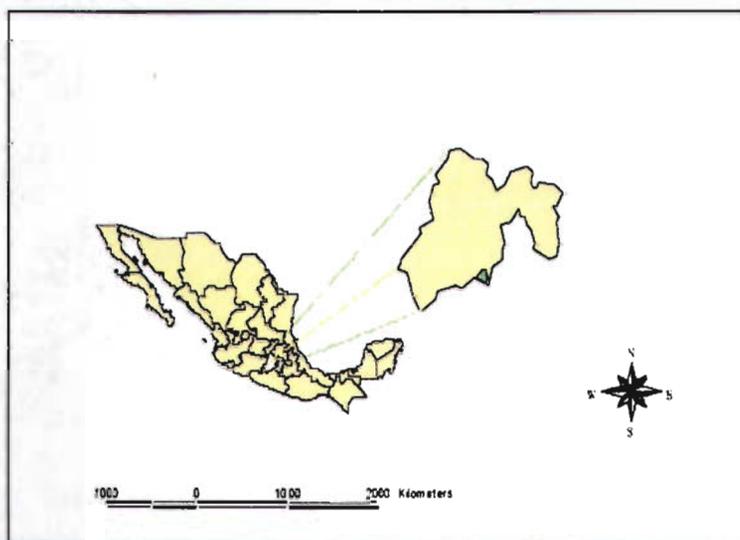


Figura 2. Ubicación del área de estudio en el Estado de México. El polígono verde representa el municipio de Tonalico.

El uso de suelo predominante en el área de estudio es la ganadería extensiva y cultivos de temporal (maíz, frijol, calabaza y sorgo). El ganado presente en el área es principalmente del tipo bovino, caprino (borrego pelibuey) y equino. Otra actividad económica importante y que se relaciona con el uso de los espacios naturales, es el turismo, ya que existen unas grutas muy cerca de la zona de muestreo. Es por estos

motivos que la extensión de la selva baja caducifolia se ha visto reducida y modificada a otras asociaciones vegetales como el matorral xerófilo y los pastizales.

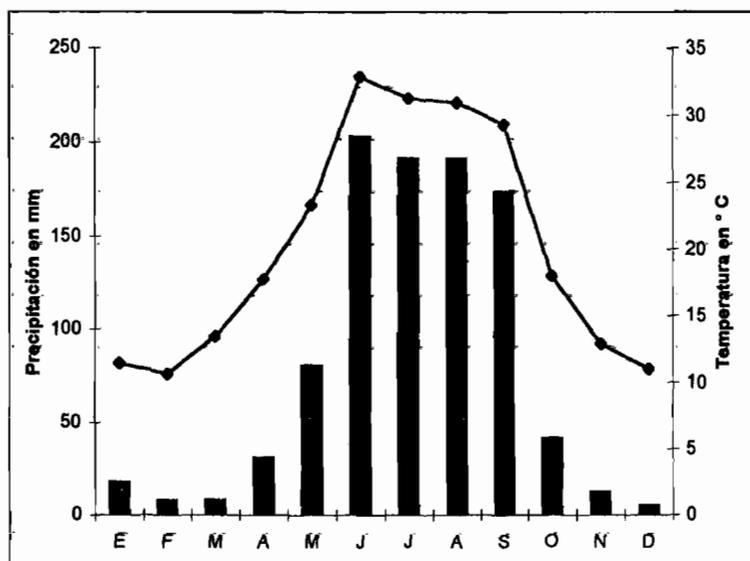


Figura 3. Climograma de la región Ixtapan de la Sal-Tonatico. Basado en datos de 1963 a 1988 de la estación meteorológica de Ixtapan de la Sal. No se encontraron datos climatológicos posteriores a ese intervalo de años. Las barras indican la precipitación y los puntos la temperatura.

Las tortugas se encuentran repartidas a lo largo de un sistema de estanques y un bordo temporal. El sistema es llenado por las lluvias del verano y por el agua del arroyo Chontalcuatlán (INEGI 1981). El bordo y algunas de las pozas están llenas desde el principio de las lluvias (junio-julio) hasta el mes de enero, aunque algunas permanecen con agua todo el año. El bordo presenta un diámetro de aproximadamente 40 m, con una profundidad máxima de 1m. Es en esta parte del sistema, donde durante la temporada de lluvias las tortugas son sumamente conspicuas, no obstante, se desconoce si las tortugas se mueven entre el sistema de estanques y el bordo o bien si estivan y en qué momento llegan a este cuerpo de agua temporal.

Tanto el bordo como los estanques son productivos, ya que existen numerosas especies de invertebrados y vertebrados, además de las tortugas. En cuanto a los invertebrados son comunes los anélidos (hirudíneos), crustáceos decápodos, insectos como odonatos, himenópteros acuáticos, coleópteros acuáticos, dípteros y moluscos

gasterópodos. En lo que se refiere a los vertebrados existen por lo menos tres especies de anfibios: *Rana* sp. (la cual presenta altas densidades en el bordo y los estanques), *Hyla* sp. e *Hypopachus variolosus*. También hay aves como la garza blanca, cuervos comunes y diversos passerines habitan en el los alrededores del bordo.

El bordo principal no presenta un nivel de agua permanente, ya que se llena en el mes de julio con las primeras lluvias fuertes y permanece a su máxima capacidad hacia los meses de octubre y noviembre. En el mes de diciembre comienza a perder agua por evaporación y escurrimiento. Para el mes de enero está prácticamente vacío. En la temporada más seca del año (marzo-mayo), en el bordo crece *Argemone oroleuca*, (Papaveracea), planta que se seca poco antes de la temporada de lluvias. Tanto las pozas como el bordo principal son utilizados por el ganado para beber agua y refrescarse en la época de lluvias, lo cual conlleva un proceso de eutrofización, pues existe una entrada continua de materia orgánica proveniente de las deyecciones del ganado.

Las pozas aledañas al bordo son un sistema de estanques que se encuentran en una cañada entre dos cerros con dirección norte. Esta cañada lleva agua corriente en la época de lluvias hacia el arroyo Chontalcuatlán, lo cual, convierte al sistema en un flujo continuo de agua desde el bordo principal hasta dicho arroyo. Las pozas tienen una profundidad variable de 0.70 a 1.30 m y algunas conservan su nivel de agua durante todo el año pues están protegidas de la desecación por la vegetación del margen de la cañada. En estos estanques también son comunes las tortugas aunque su abundancia es limitada, encontrándose dos o tres individuos por estanque en la época de lluvias. La fauna de estos cuerpos de agua es muy similar a la del bordo, aunque en estas pozas hay una mayor incidencia de mamíferos depredadores como tlacuaches y mapaches, así como serpientes grandes como *Drymarchon corais* y *Masticophis mentovarius*.

V. MÉTODOS

5.1. Trabajo de campo

Se llevaron a cabo 14 salidas de campo (una por mes) con una duración de tres días cada una, desde el mes de octubre del 2003 hasta diciembre del 2004. Para la colecta de las tortugas se utilizaron 10 trampas de embudo, las cuales consistieron en una armazón de tres aros metálicos rodeados por red de nylon. La luz de la red fue de 3.2 cm por lado ó 1.24 cm². El diámetro de los aros fue de 40 cm y las trampas midieron 110 cm de largo aproximadamente (Plummer 1979; Casas-Andreu *et al.* 1991). También se utilizó un chinchorro de 1.20 m x 9 m, con una luz de red de 2.5 cm². Se realizó un trapeo sistemático en las diferentes pozas, el cual consistió en una trampa por poza y cuatro trampas en el bordo principal durante dos noches. Las trampas se cebaron con carne de pescado y el cebo estuvo encapsulado para que las tortugas no tuvieran acceso a él. Las trampas se revisaron a las 13:00 y 17:00 horas el primer día, a las 11:00 y 17:00 horas del segundo día y a las 11:00 horas del tercer y último día. Los arrastres del chinchorro se llevaron a cabo únicamente en el bordo y consistieron en cinco arrastres a partir del centro hacia los puntos cardinales, más uno o dos extra en caso de que la técnica de arrastre haya sido deficiente (se atorara y desfondara el chinchorro).

5.2. Toma de datos

Una vez colectadas las tortugas, a cada individuo se le tomaran los siguientes datos: peso (g), largo curvo del carapacho (cm), ancho de carapacho en su parte más ancha, largo del plastrón (cm), ancho del plastrón en su zona más ancha, alto de la concha (cm), número de anillos en los escudos plastrales (cuando eran visibles) y sexo (Iverson 1997). Cada espécimen fue marcado por medio de muescas en los escudos marginales de la concha (Ferner 1979; Plummer 1979; Figura 4). En la época reproductora, todas las hembras adultas que se supusieron en un estado de gravidez fueron transportadas al laboratorio para tomar placas de rayos X y poder determinar el estado reproductor (grávidas / no grávidas) y el tamaño de la nidada (Gibbons y Greene 1979). Los huevos

se extrajeron por medio de un inyección de oxitocina a 1.5 ml por kg de peso (Ewert y Legler 1978). Una vez obtenidos los huevos, estos fueron medidos (largo y ancho) y pesados en una balanza semianalítica (Iverson 1991b).

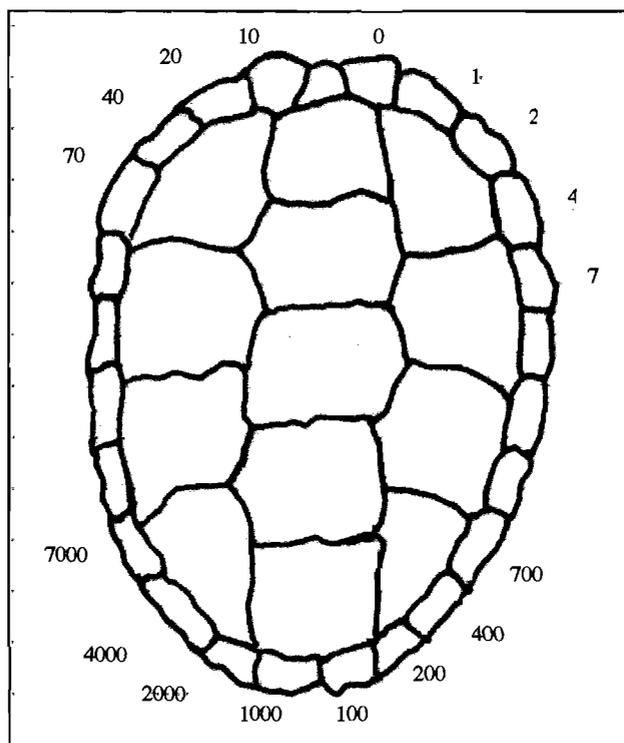


Figura 4. Clave de marcado permanente en el carapacho por cortes en los escudos marginales.

Antes de liberar a las tortugas, algunos individuos fueron sometidos a un lavado de estómago mediante el método sugerido por Legler (1977), el cual consistió en introducir una sonda de plástico hacia el estómago y luego bombear agua hacia éste, así, la saturación con agua provoca la regurgitación del contenido estomacal. Éste método resulta más adecuado que el de sacrificar animales para obtener muestras de contenidos estomacales (Mahmoud y Klicka 1979; Parmenter y Avery 1990). Cuando fue posible se colectaron excretas, de las cuales también se pudo obtener información sobre los hábitos alimentarios. Los contenidos estomacales y/o excretas se conservaron en alcohol al 70%, para su posterior identificación y cuantificación en el laboratorio. Esta consistió en el

secado de las muestras de contenido estomacal para después hacer la estimación de su peso en una balanza semianalítica. De cada contenido estomacal y excreta se incluyeron los datos de tortuga a la cual perteneció (sexo, edad y fecha), de esta manera se pudo obtener información acerca de cambios en la dieta por época del año (época seca vs. época de lluvias) y diferencias entre la dieta de machos, hembras e inmaduros. Finalmente, las tortugas fueron liberadas en el mismo punto de captura.

5.3. Análisis de los datos

Para conocer el tamaño de la población se utilizó el modelo de captura-recaptura de Jolly-Seber (Begon 1989; Pollock 1990; Krebs 1999), pues este modelo asume que la población es abierta, es decir que sobre el tamaño de la población inciden la migración, la emigración, las muertes y los nacimientos. Éste modelo es el más adecuado, pues difiere de otros como el de Petersen ó el de Schenabel, los que consideran a la población como cerrada, además, ofrece datos de supervivencia por colecta (Pollock *et al.* 1990; Krebs 1999). Sólo se utilizaron las capturas de los meses octubre y noviembre del 2003, junio, julio, agosto, septiembre y octubre del 2004, puesto que la especie se encuentra inactiva de diciembre a mayo (época más seca del año). La estructura de la población se obtuvo mediante intervalos de talla cada dos centímetros. Para probar la hipótesis nula de una proporción de sexos en la población 1:1, se utilizó una prueba de bondad de ajuste X^2 (Wilson y Hardy 2002).

Utilizando el tamaño de la nidada promedio, el número de hembras con una talla igual o superior a la reproductora en la población y el número de nidadas al año, se estimó la fecundidad de la población (m_x ; Frazer 1991; Martínez-Gómez 2003), que es la capacidad potencial (o física) de reproducción de la población. Esta medida esta dada con base en hembras nacidas de hembras (Krebs 1985) y es de suma importancia para estimar el tamaño efectivo y el crecimiento de una población (Primack 2002).

Para la comparación entre los datos morfológicos de la concha entre hembras y machos (posible indicación de dimorfismo sexual) se utilizó una prueba T^2 de Hotelling

(Manly 1994; Rencher 2002). Para buscar relaciones entre el tamaño de la nidada, largo, ancho y peso de los huevos con la talla de las hembras (largo de caparazón y largo de plastrón), se utilizaron análisis de regresión lineal simple (Brower *et al.* 1997). Para determinar si existe una relación entre la abundancia, temperatura y precipitación se utilizó un análisis de regresión lineal múltiple con los datos transformados a logaritmo natural para una aproximación a una distribución normalidad (Zar 1999). El esfuerzo reproductor se estimó utilizando la masa relativa de la nidada (Peso de la nidada / Peso de la hembra – Peso de la nidada; Cuellar (1984) en Rodríguez-Romero *et al.* 2002). Una vez obtenido, se utilizaron regresiones lineales simples para probar la relación con la talla y peso de la madre, así como con el tamaño de la nidada.

En lo referente a los hábitos alimentarios, los datos se analizaron de la siguiente manera: a) frecuencia de ocurrencia, la cual es el porcentaje del número total de estómagos en que ocurre cada categoría de alimento; b) frecuencia numérica, la cual es el porcentaje de cada categoría de alimento en relación con el número total de categorías presentes; c) peso porcentual, el cual es el peso de cada categoría de alimento en relación con todas las categorías presentes (biomasa; Hulse 1974). El análisis de estos datos se hizo para la temporada de lluvias y secas¹ para hembras, machos e inmaduros. Por medio de una tabla de contingencia múltiple se determinó si la población es herbívora o carnívora de acuerdo al origen del alimento, el sexo y la edad (sólo con los datos de frecuencia de ocurrencia; Chen y Lue 1999). Se utilizó un análisis de varianza de una clasificación por rangos Kruskal-Wallis para comparar la frecuencia de ocurrencia, numérica y el peso porcentual entre los sexos, edad y época del año. Se utilizó el índice de diversidad de Shannon-Wiener para determinar si existe especialización en la dieta, ya que es un método que ha sido utilizado en tortugas (Plummer y Farrar 1981; Vogt y Guzmán-Guzmán 1988). Sexo, edad y temporada del año (lluviosa vs. seca) fueron comparados por una prueba no paramétrica Kruskal-Wallis, mientras que la diversidad por época del año (lluvias vs. secas) se comparó por una prueba no paramétrica de Wilcoxon. El índice de Shannon-Wiener se describe a continuación:

$$H' = - \sum P_i \ln P_i$$

Donde P_i es la abundancia proporcional de cada categorías de alimento i

Por último, se utilizó el índice simplificado de Morisita (el cual se describe a continuación) para obtener la similitud de la dieta por época del año, sexo y edad (Krebs 1999).

$$C_H = \frac{2 \sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sum_i^n P^2_{ij} + \sum_i^n P^2_{ik}}$$

Donde C_H es el índice simplificado de Morisita entre las categorías j y k .

P_{ij} es la proporción del recurso usado por la categoría j

P_{ik} es la proporción del recurso usado por la categoría k

Todas las pruebas estadísticas se hicieron con un $\alpha=0.05$ (Zar 1999) y se llevaron a cabo en el paquete estadístico JMP ver. 5.0.1 (SAS Institute 2002).

¹ Aunque la población de *Kinosternon integrum* en Tonicaco presenta un periodo de inactividad en la época más seca del año, se consideraron las muestras de época de secas aquellas colectadas en la temporada de menor precipitación (abril, mayo, octubre y noviembre).

VI. RESULTADOS

6.1. Ecología poblacional

6.1.1. Proporción de sexos y estructura de la población

En 14 salidas de campo se marcaron un total de 204 tortugas y se recapturaron 118 individuos (36.87% de los individuos marcados). Únicamente fue posible determinar el sexo de 139 individuos (con talla adecuada para ello), de éstos, 89 fueron hembras y 50 machos; los 65 individuos restantes fueron considerados como jóvenes (inmaduros) en distintas etapas de desarrollo. La proporción de sexos (basada en 139 individuos) está sesgada hacia las hembras en una proporción 1:1.7 ($X^2=10.94$, $P=0.0009$). Si se desglosa la proporción de sexos entre los meses con un tamaño de muestra mayor a 10 individuos, la proporción de sexos es diferente de 1:1 en los meses de julio, agosto y septiembre del 2004, mientras que en los meses de octubre y diciembre del 2003, junio y octubre del 2004 fue de 1:1 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Proporción de sexos de *Kinosternon integrum* en los meses con un mínimo de diez individuos. N=tamaño de la muestra, X^2 =valores de la prueba Chi cuadrada, P=valor de probabilidad.

Periodo de Muestreo	Machos	Hembras	Proporción	N	X^2	P
Octubre del 2003	20	19	1:1	39	0.02	0.87
Noviembre del 2003	9	15	1:1.66	24	1.50	0.22
Junio del 2004	6	11	1:1.83	17	1.47	0.22
Julio del 2004	9	28	1:3.11	37	9.75	0.001
Agosto del 2004	8	23	1:2.87	31	7.25	0.007
Septiembre del 2004	16	42	1:2.62	58	11.65	0.0006
Octubre del 2004	6	7	1:1	13	0.07	0.78

La población se estructuró en nueve intervalos de clase (utilizando intervalos de clase formados cada 2 cm del largo del plastrón; Figura 5). La población esta compuesta por un 53.17% de individuos inmaduros (con poca representación de crías) y en un 46.82% de individuos maduros (adultos; con más de 12.2 cm de largo de plastrón), y no

presenta una distribución normal (Shapiro-Wilk, $W=0.95$, $P<0.0001$). La proporción de sexos esta sesgada hacia las hembras en las categorías intermedias de la talla, aunque se vuelven más numerosos los machos en los últimos intervalos de clase. Esto indica dimorfismo sexual en el largo del cuerpo, con machos más largos que las hembras. Este aspecto se discutirá más adelante.

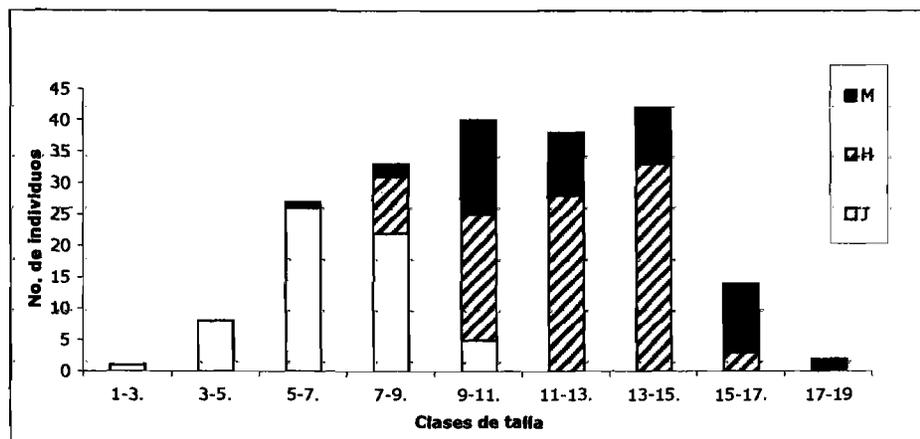


Figura 5. Estructura de la población de *Kinosternon integrum* por tallas (largo de plastrón) y la proporción de sexos por cada intervalo de clase, $N=204$. J= Jóvenes, M= Machos, H= Hembras.

6.1.2. Abundancia por mes

Se colectaron un total de 322 individuos (incluidas las capturas y las recapturas) a lo largo del muestreo. La mayor abundancia se dio en el mes de septiembre del 2004, en donde se registraron 82 individuos, seguido por el mes de octubre del 2003 con 58 individuos. La población tiene un pico de actividad en el verano y principios del otoño y presenta una disminución en la abundancia durante el invierno y primavera, temporada de poca o nula actividad para la mayoría de los individuos de la población (Figura 6).

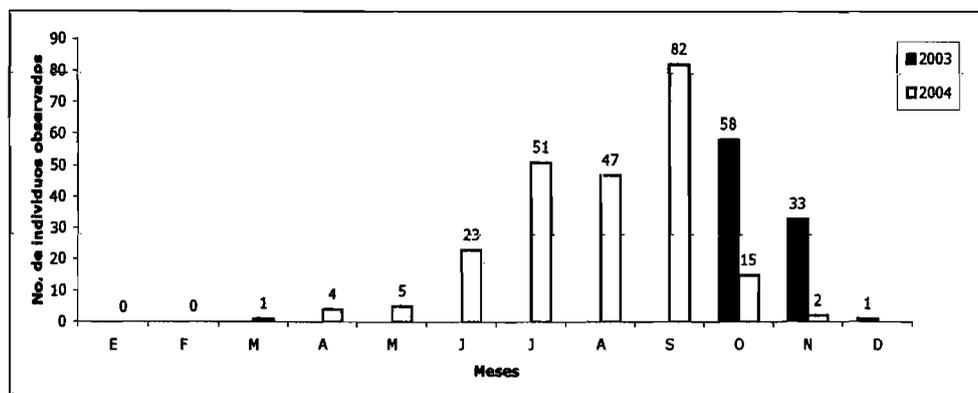


Figura 6. Abundancia de individuos por mes durante la temporada de colecta.

El periodo de actividad anual de la población de tortugas (abundancia por mes por todo el año) presentó una relación directa con la precipitación y con la temperatura ($\text{Ln Abundancia} = 30.11 + 5.64\text{Ln Precipitación promedio} - 16.36\text{Ln Temperatura promedio}$, $r^2=0.76$, $P=0.006$). Los datos de precipitación y temperatura media mensual pertenecen al periodo entre 1963 y 1988. La relación indica que tanto la precipitación como la temperatura tienen una influencia importante en la actividad anual de las tortugas de esta población.

6.1.3. Tamaño de la población y supervivencia

En lo referente al tamaño de la población y a la supervivencia, el modelo de Jolly-Seber (basado en los siete muestreos con más individuos), indica que el tamaño poblacional promedio fue de 196.86 individuos (L.C.I=128.28 y L.C.S=415.94), con un intervalo de 85 individuos mínimo y 774.1 máximo, mientras que la supervivencia mensual promedio fue de 0.95 (L.C.I=0.62 y L. C. S.=1.57). Se comprobó el supuesto de igual atrapabilidad por medio de una prueba de bondad de ajuste sugerida por Leslie (en Krebs 1999; $\chi^2= 16.43$, 14 gl, $P>0.05$). El supuesto de marcado permanente e influencia nula de las marcas también se cumplió por el tipo de marca utilizada. Los tamaños poblacionales estimados por muestreo, así como los límites de confianza para éstos y la supervivencia se pueden observar de forma detallada en el Cuadro 3. El mayor tamaño poblacional obtenido fue del mes de agosto del 2004 a septiembre del 2004 (264.90

individuos), seguido de junio del 2004 a julio del 2004 (226.4 individuos). El tamaño poblacional más pequeño se encontró entre los meses de octubre del 2003 a noviembre del 2003 con 152 individuos. La supervivencia más alta se dio en julio del 2004 (1.306), seguida por junio del 2004 (0.99). La supervivencia más baja se calculó para el mes de octubre del 2003 (0.77).

Cuadro. 3. Resumen del Modelo de Jolly-Seber para siete muestreos en donde se aprecia el tamaño poblacional y la sobrevivencia calculada de *Kinosternon integrum*, así como los límites de confianza para la población *K. integrum* en Tonicato, Estado de México. L.C.I.= Límite de confianza inferior, L.C.S.= Límite de confianza superior.

Muestreo	Tamaño			L. C. I.	Supervivencia	L. C. S
	L. C. I.	Poblacional	L. C. S			
Octubre 03	-	-	-	0.54	0.77	1.08
Noviembre 03	98.3	152	307.2	0.53	0.76	1.10
Junio 04	85	126.6	238	0.72	0.99	1.36
Julio 04	159.6	226.4	395.2	0.88	1.30	1.96
Agosto 04	153.2	214.4	365.2	0.40	0.94	2.35
Septiembre 04	145.3	264.9	774.1	-	-	-
Octubre 04	-	-	-	-	-	-

6.1.4. Talla y dimorfismo sexual

De las diferentes medidas corporales registradas (largo de carapacho, ancho de carapacho, largo de plastrón, ancho de plastrón, alto de la concha y peso) los machos fueron estadísticamente más grandes que las hembras (T^2 , $F=14.93$, $P<0.0001$). Las variables con mayor influencia en las diferencias son el largo de carapacho y el largo del plastrón (Figura 7), lo cual denota que los machos son en realidad más largos que las hembras. Los valores medios de cada medida corporal, la desviación estándar y el intervalo se pueden observar en el Cuadro 4. De la prueba T^2 de *Hotelling* se extrajo el peso por no presentar una distribución normal y estar en otra escala. Utilizando una prueba de Wilcoxon se encontró que los machos y las hembras no difieren estadísticamente en el peso ($Z=1.67$, $P=0.09$).

Cuadro 4. Medidas de la talla y peso de los individuos capturados de *Kinosternon integrum*.

Medida (escala)	Machos \bar{X} , ($\pm DS$), Intervalo	Hembras \bar{X} , ($\pm DS$), Intervalo
Largo de Carapacho (cm)	15.63 (3.51), 8.20-22.30, N=50	14.27 (2.38), 9-19.50 N=89
Ancho de Carapacho (cm)	12.69 (2.90), 7-18.30, N=50	12.26 (2.27), 7.5-16.30, N=89
Largo de Plastrón (cm)	12.64 (2.60), 6.60-17.20, N=50	11.95 (2.06), 7.30-15.50, N=89
Ancho de Plastrón (cm)	6.73 (1.33), 3.50-9.50, N=50	6.69 (1.21), 4.0-9.0, N=88
Alto del Carapacho (cm)	5.09 (1.11), 3.29-7.60, N=37	4.75 (0.98), 2.18-6.91, N=76
Peso (g)	336.83 (190.42), 49.82- 774.08, N=50	281.35 (143.60), 60.65- 654.20, N=89

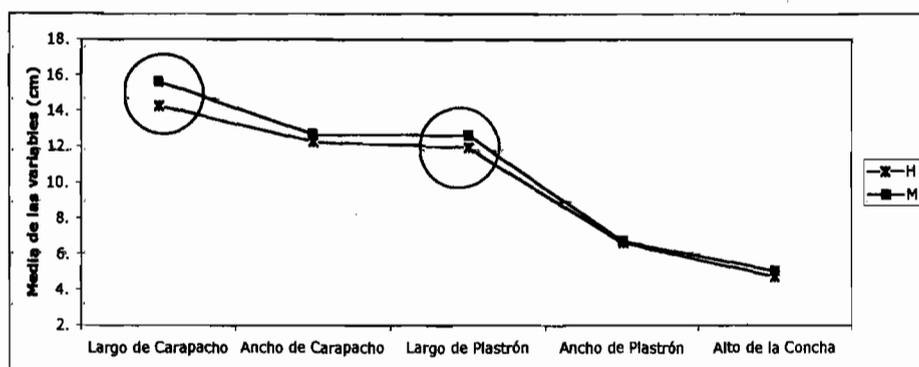


Figura 7. Comparación entre la talla corporal de hembras y machos de *Kinosternon integrum* estimada con cuatro variables de la concha. Los círculos denotan las variables que determinan las diferencias. M= machos, H= hembras.

6.2. Historia de vida

6.2.1. Características generales y relaciones entre rasgos de historia de vida

En lo referente a la historia de vida, la temporada de anidación se extiende desde principios del verano hasta mediados del otoño (de julio a octubre). Únicamente fue posible determinar un evento reproductor en ésta temporada del año. La hembra más pequeña encontrada con huevos fue de 12.2 cm largo de plastrón (tamaño considerado como la talla mínima para la reproducción) y la más grande de 15.3 cm. El tamaño promedio de la nidada fue de 4 (± 1.77) en un intervalo de 1 a 8 huevos (N=20). De las 46 hembras colectadas en la temporada reproductora (con la talla mínima reproductora), sólo 20 presentaron huevos, esto es el 43.47% de las hembras colectadas. Sin embargo, como las salidas fueron mensuales, es probable que se haya omitido la captura de algunos organismos con huevos. El huevo de *Kinosternon integrum* en Tonatico presentó las siguientes características \bar{X} ($\pm 1DS$, intervalo, N): largo del huevo 30.43 mm (± 2.24 , 23.92-35.96, N=78), ancho 16.35 mm (± 1.01 , 12.99-18.30, N=75) y peso 5.14 g (± 0.60 , 3.41-6.57, N=57).

Existe una relación positiva significativa entre el tamaño de la nidada y el tamaño del cuerpo (usando el largo del plastrón y el largo de carapacho; como en el largo del carapacho (Tamaño de la Nidada = $-10.40 + 1.05$ Largo de Plastrón, $r^2=0.32$, $P=0.0081$; Tamaño de la Nidada = $-8.78 + 0.78$ Largo del Carapacho, $r^2=0.37$, $P=0.004$). No obstante la relación positiva, es poca la varianza que explica el ajuste de la recta.

Si se extraen del análisis los puntos extremos (*outliers*) entonces la relación se vuelve más fuerte y explica el doble de la varianza que el análisis con todos los datos (Figuras 8 y 9). De esta forma el tamaño de la madre explica el 63 % de la varianza del tamaño de la nidada utilizando el largo del plastrón (Tamaño de la Nidada = $-13.64 + 1.32$ Largo de Plastrón, $r^2=0.63$, $P=0.0001$) y el 58.72 % utilizando el largo del carapacho (Tamaño de la Nidada = $-10.38 + 0.90$ Largo de Carapacho, $r^2=0.58$, $P=0.0003$).

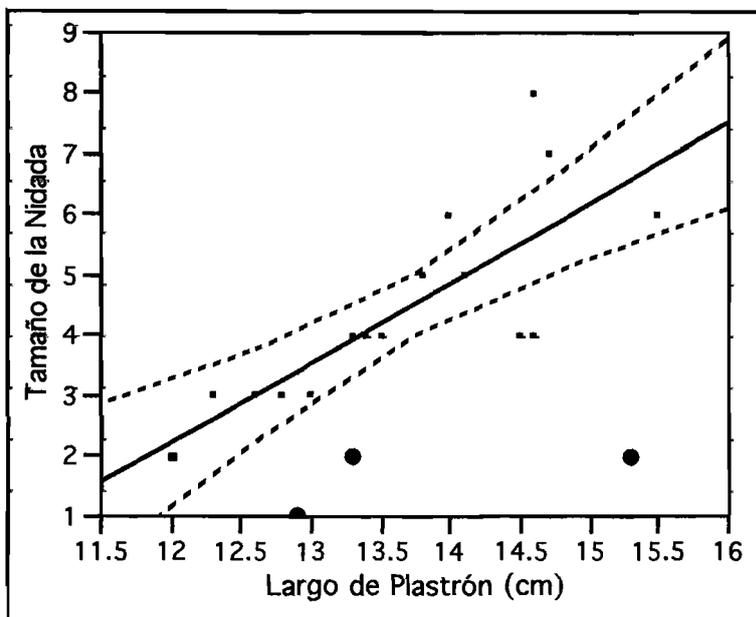


Figura 8. Relación entre el tamaño de la nidada y el tamaño del cuerpo entendido como largo del plastrón de *Kinosternon integrum*. Los puntos grandes representan los datos que se excluyeron del análisis.

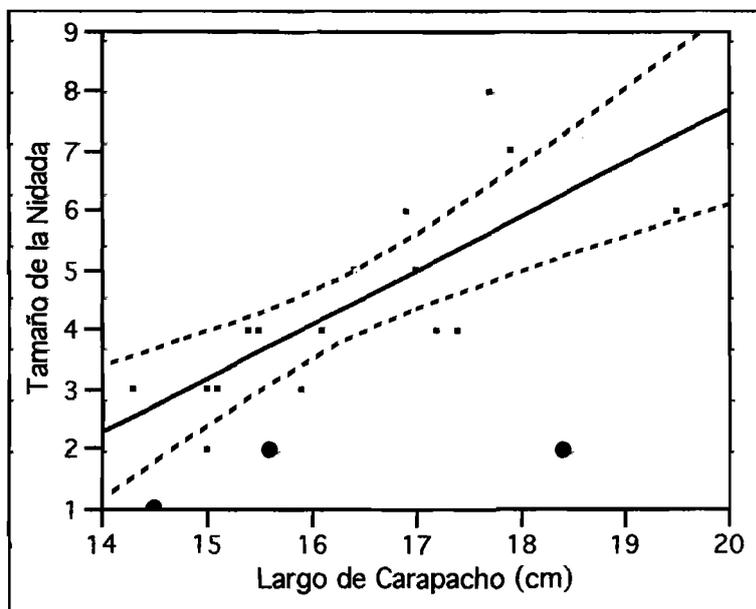


Figura 9. Relación entre el tamaño de la nidada y el tamaño del cuerpo entendido como largo del carapacho de *Kinosternon integrum*. Los puntos grandes representan los datos que se excluyeron del análisis.

El tamaño de la nidada presentó una relación débil con las características del huevo (largo, ancho y peso). El tamaño de la nidada y el largo del huevo presentaron una relación negativa significativa, aunque poca explicación de la varianza del (35%). No obstante, si se extraen del análisis los puntos extremos se explica el 66% de la varianza (largo promedio del huevo= $33.95-9.80$ Tamaño de la Nidada; $r^2=0.66$, $P=0.0001$; Cuadro 5). En la Figura 10 se observa que existe una tendencia hacia producir huevos más reducidos en longitud conforme aumenta el tamaño de la nidada

Cuadro 5. Valores de r^2 de las regresiones entre las características del huevo y el tamaño de la nidada en *Kinosternon integrum*. P=valor de probabilidad y N=tamaño de muestra.

Característica del Huevo	r^2	P	N
Largo del Huevo	0.66	0.0001	20
Ancho del Huevo	0.06	0.29	20
Peso del Huevo	0.11	0.16	18

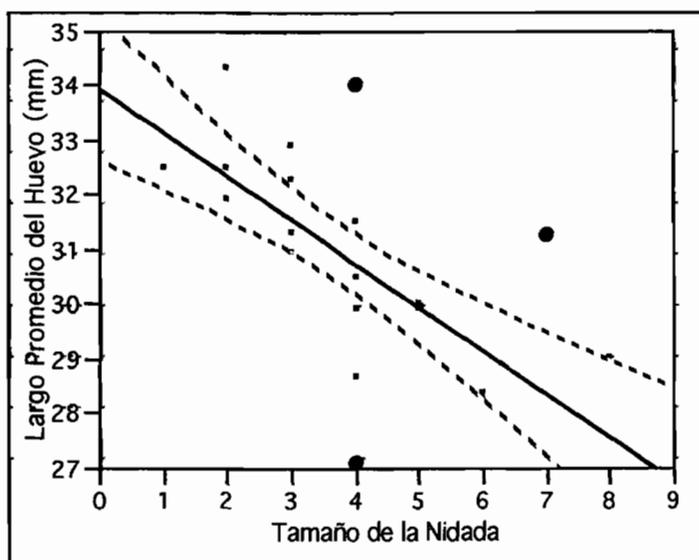


Figura 10. Relación entre el tamaño de la nidada y el largo del huevo (mm) en *Kinosternon integrum*. Los puntos grandes representan los datos que se excluyeron del análisis.

6.2.2. Esfuerzo reproductor y fecundidad

El esfuerzo reproductor se calculó con los datos de 16 individuos de los que se obtuvo el peso de la nidada. La masa relativa de la nidada promedio (MRN) fue de 0.043 (± 0.017 , 0.017 – 0.071, N=16) es decir las hembras en promedio invierten el 4.34 % de su peso por evento reproductor. La MRN no presentó una relación con el tamaño de la nidada ($r^2=0.21$, $P=0.07$), con el tamaño del cuerpo (Largo del Carapacho, $r^2=0.005$, $P=0.77$; Largo del Plastrón, $r^2=0.001$, $P=0.88$) o con el peso de la madre ($r^2=0.04$, $P=0.43$). Es decir, el esfuerzo reproductor no depende del tamaño de la nidada, ni del tamaño de la madre. El esfuerzo reproductor no fue diferente de forma significativa a lo largo de los meses de la temporada reproductora ($F=1.8138$, $P=0.1983$).

Por último, la fecundidad estimada con los datos demográficos (proporción de sexos y número de hembras en talla reproductora) y de historia de vida (tamaño promedio de la nidada, número de nidadas al año y talla mínima reproductora) fue de $m_x=1.10$, dato que indica que cuando menos cada hembra reproductora produce una hembra más.

6.3. Hábitos alimentarios

6.3.1. Composición y origen del alimento

Para determinar los hábitos alimentarios se utilizaron 57 muestras, 32 de lavados estomacales y 25 de excretas. La dieta de *Kinosternon integrum* en Tonatico, Estado de México se compone de 27 categorías de alimento (la categoría otros no se incluyó en el análisis y la materia fecal sin determinar hacer referencia a la parte de las excretas que no fue posible determinar). En la dieta resaltan por su importancia en frecuencia, como en biomasa, la materia vegetal como los pastos (Gramínea) y otras herbáceas (materia vegetal mixta); mientras que en la materia animal los coleópteros, odonatos, dípteros y la materia animal mixta presentaron los porcentajes más altos de frecuencia de ocurrencia. Tanto en los contenidos estomacales como en las excretas se encontraron otros grupos

animales como moluscos, anélidos y vertebrados (anfibios). En lo referente a la materia vegetal, las semillas de distintas especies (cuando menos de nueve) fueron una parte importante de la dieta. La composición detallada de la dieta se puede observar en los Cuadros 7, 8 y 9.

Utilizando la frecuencia y la biomasa de los componentes de la dieta se determinó el origen del alimento por sexo y entre jóvenes y adultos (materia animal vs. materia vegetal; Cuadro 6). En lo que respecta a la frecuencia no existen diferencias significativas ($X^2=1.13$, $P=0.56$). No obstante, utilizando la biomasa, si existen diferencias significativas. (Kruskal-Wallis, $H=11.43$, $P= 0.043$). Los jóvenes consumen más materia vegetal que animal. Los machos y las hembras consumen la misma cantidad de materia vegetal y animal. Por último, los machos consumen más materia animal que los jóvenes. (Figura 11).

Cuadro 6. Frecuencia del origen del alimento en los estómagos y excretas de *Kinosternon integrum*, en Tonatico, Estado de México. Entre paréntesis se presentan los valores porcentuales.

Origen Alimento	Hembras	Jóvenes	Machos	Total
Materia Animal	47(43.11)	43(48.86)	30(50.84)	120(46.87)
Materia Vegetal	62(56.88)	45(51.13)	29(49.15)	136(53.12)
Total	109	88	59	256

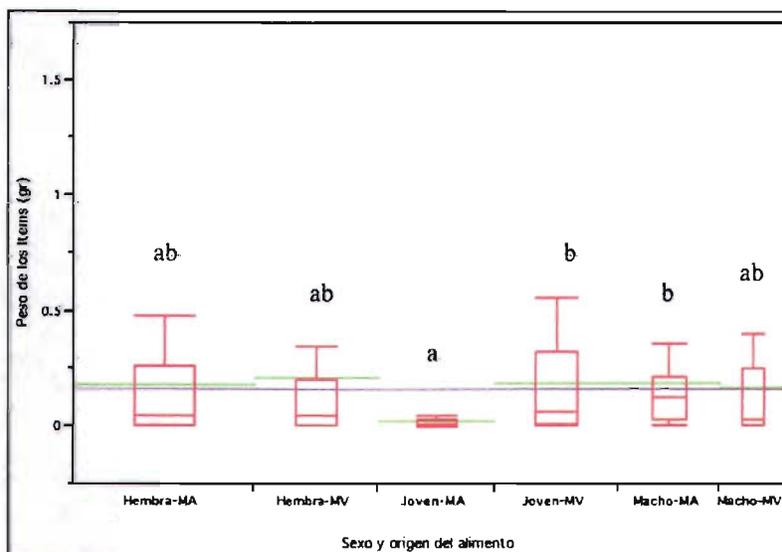


Figura 11. Variación de la biomasa de las categorías de alimento consumidas por *Kinosternon integrum* en función del origen del alimento con el sexo y la edad. Las líneas verdes denotan las medias. MV=Materia vegetal, MA=Materia Animal. Las letras minúsculas hacen referencia a diferencias estadísticas. Las diferencias se obtuvieron mediante la prueba de Dunn (Zar 1999).

6.3.2. Variación estacional en los hábitos alimentarios entre jóvenes, adultos y por sexo

Los valores de la frecuencias de ocurrencia y peso porcentual (Cuadros 7 y 9) de las categorías de alimento por sexo y por temporada del año (lluvias y secas) no presentaron diferencias significativas entre los sexos ni entre las adultos y jóvenes (Kruskal-Wallis, $H=8.46$, $P=0.13$; $H=7.72$, $P=0.17$). No obstante, si se encontraron diferencias significativas en la frecuencia numérica (Cuadro 8; Kruskal-Wallis, $H=16.64$, $P=0.0052$). Las diferencias se dieron entre los jóvenes en la época de secas y las hembras en época de secas. Los machos en época de lluvias y los jóvenes en la misma época (Figura 12).

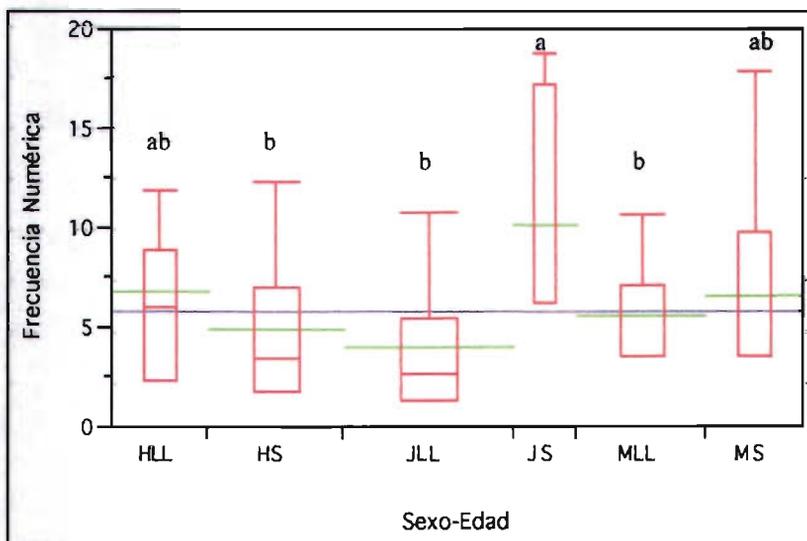


Figura 12. Variación en la frecuencia numérica de categorías de alimento de *Kinosternon integrum* entre los sexos y edades por épocas del año. Las líneas verdes indica la media. HLL=Hembras en Lluvias, HS=Hembras en Secas, JLL=Jóvenes en Lluvias, JS=Jóvenes en Secas, MLL=Machos en Lluvias, MS=Machos en Secas. Las letras minúsculas hacen referencia a diferencias estadísticas. Las diferencias se obtuvieron por la prueba de Dunn (Zar 1999).

Cuadro 7. Composición de la dieta por sexos, edad y época del año de *Kinosternon integrum*. Frecuencia de ocurrencia (%) de categorías de alimento en hembras (H), machos (M) y jóvenes (J).

Categorías de Alimento (N=57)	Época de Lluvias			Época de Secas		
	H	M	J	H	M	J
Plantas						
Algas filamentosas	10	16.66	6.66	7.69		60
Gramínea (Pasto)		33.33	6.66	15.38		20
<i>Argemone oroleucra</i> (Espinas)	20	33.33	20	15.38		
<i>Argemone oroleucra</i> (Semillas)	30		13.33			
<i>Lemna</i> sp. (lentejilla)				38.46	12.5	40
Semilla Gramínea	60	16.66	33.33	26.66	12.5	
Semillas de Guayaba			6.66			
Semillas sin determinar (7 Especies)	80	50	53.33	76.92	37.5	
Materia vegetal mixta	90	83.33	100	69.23	87.5	60
Animales						
Gastropoda				7.69	37.5	20
Hirudinea	10					
Cladocera					12.5	
Copepoda			6.66			
Scorpionida			6.66			
Aranae			6.66			
Coleoptera	40	16.66	66.66	23.07	12.5	20
Diptera	30	16.66	20	23.07	12.5	20
Hemiptera		16.66	20	7.69	25	
Hymenoptera (Avispas y Abejas)	10	16.66	13.33			
Hymenoptera (hormigas)		16.66	26.66	30.76	12.5	
Ódonata	30	50	6.66	15.38	12.5	
Orthoptera		16.66	6.66			
Materia animal mixta (Artrópodos)	50	50	60	61.53	87.5	40
Anura (Huevos)				15.38		
Anura (larva)		16.66	6.66			
Anura (Adulto)	30			7.69		
Trichoptera	10	16.66	6.66	7.69		
Otros						
Materia fecal sin determinar	30	33.33	33.33	46.15	12.5	60
Misceláneo (Sedimento y piedras)	50	33.33	53.33	38.46	87.5	

Cuadro 8. Composición de la dieta por sexos, edad y época del año de *Kinosternon integrum*. Frecuencia numérica (%) de categorías de alimento en hembras (H), machos (M) y jóvenes (J).

Categoría de Alimento (N=57)	Época de Lluvias			Época de Secas		
	H	M	J	H	M	J
Plantas						
Algas filamentosas	2.38	3.57	1.35	1.75		18.75
Gramínea (Pasto)		7.14	1.35	1.75		6.25
<i>Argemone oroleucra</i> (Espinas)	4.76	7.14	2.7	3.5		
<i>Argemone oroleucra</i> (Semillas)	7.14		2.7			
<i>Lemna</i> sp. (Lentejilla)				7.01	3.57	6.25
Semilla de Gramínea	11.90	3.57	6.75	7.01	3.57	
Semillas de Guayaba			1.35			
Semillas sin determinar (7 Especies)	9.52	10.71	5.4	7.01	10.7	
Materia vegetal mixta	19.04	14.28	14.86	12.28	17.9	18.75
Animales						
Gastropoda				1.75	7.14	6.25
Hirudinea	2.38					
Cladocera	7.14				3.57	
Copepoda			1.35			
Scorpionida			1.35			
Aranae			1.35			
Coleoptera		3.57	10.81	5.26	3.57	6.25
Diptera		3.57	4.05	5.26	3.57	6.25
Hemiptera		3.57	4.05	1.75	7.14	
Hymenoptera (Avispas y Abejas)	2.38	3.57	2.7			
Hymenoptera (hormigas)		3.57	5.4	7.01	3.57	
Odonata	7.14	7.14	1.35	3.5	3.57	
Orthoptera		3.57	1.35			
Trichoptera	2.38	3.57	1.35	1.75		
Materia animal mixta (Artrópodos)		7.14	10.81	10.52	10.71	12.5
Anura (Huevos)				3.5		
Anura (larva)		3.57	1.35			
Anura (Vicerias)	4.76			1.75		
Otros						
Materia fecal sin determinar	7.14	7.14	6.75	10.52	3.57	
Misceláneo (Sedimento y Piedras)	11.9	3.57	9.45	7.01	17.9	18.75

Cuadro 9. Composición de la dieta por sexos, edad y época del año de *Kinosternon integrum*. Porcentaje de peso de categorías de alimento en hembras (H), machos (M) y jóvenes (J).

% de Peso N=34	Época de Lluvias			Época de Secas		
	H	M	J	H	M	J
Plantas						
Algas filamentosas		1.13		1.22		69.42
Gramínea (Pasto)			0.42	16.75		
<i>Argemone oroleucra</i> (Espinás)	0.27					
<i>Argemone oroleucra</i> (Semillas)			0.42			
<i>Lemna</i> sp.				61.59		23.14
Semilla Gramínea	1.39		3.79	0.1		
Semillas de Guayaba			21.51			
Semillas sin determinar (7 Especies)			0.84	0.40	25.99	
Materia vegetal mixta	3.63	11.36	44.72	7.96	4.58	0.82
Animales						
Gastropoda		46.59	16.03		36.39	
Hirudinea			0.42			
Coleoptera	2.79		4.64	0.4	0.91	
Diptera	4.74		0.84	0.61		5.78
Hemiptera	10.05			0.1	0.3	
Odonata	26.25	15.9		0.51		
Orthoptera			1.26			
Trichoptera	0.27		0.42			
Materia animal no identificada (Artrópodos)	49.16	19.31	3.37	9.39	31.80	0.82
Anura (Huevos)				0.51		
Anura (larva)		5.68	1.26			
Anura (Visceras)	1.39			0.4		
Total	99.97	99.94	99.94	99.94	99.97	99.98

6.3.3. Diversidad y similitud de la dieta

La diversidad de la dieta estimada por el índice de Shannon-Wiener por sexo, edad y época del año fue más alta para los jóvenes en lluvias (2.78), seguida por los machos en lluvias (2.69), las hembras en secas (2.68) y las hembras en lluvias (2.56). Finalmente se observa que los machos en secas (2.29) y los jóvenes en secas (2.08) presentaron los valores más bajos. En el Cuadro 10, es posible observar que la diversidad de la dieta disminuye en la época de secas (exceptuando a las hembras). Sólo se

encontraron diferencias significativas entre la dieta de los jóvenes en lluvias y en secas (Kruskal-Wallis, $H=16.89$, $P=0.004$; Figura 13).

Cuadro 10. Valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener de la dieta de *Kinosternon integrum* entre sexos, edades y épocas del año. También se presenta un valor de diversidad total por época del año.

Sexo/Edad	Época de Lluvias	Época de Secas
Hembras	2.56	2.68
Machos	2.69	2.29
Jóvenes	2.78	2.08
Total	2.79	2.66

La diversidad total, estimada con los datos combinados de hembras, machos y jóvenes por época del año no fue diferente estadísticamente (Wilcoxon, $Z=1.27$, $P=0.20$), aunque, se puede observar una disminución en la diversidad de la dieta en la época de secas con respecto a la de lluvias (Cuadro 10; Figura 13).

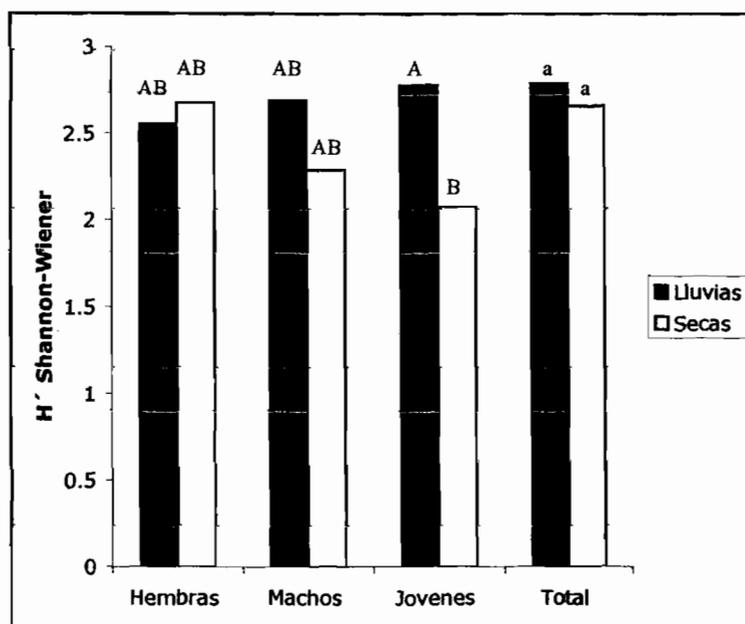


Figura 13 Diferencias entre de la diversidad de la dieta de *Kinosternon integrum* entre sexos, edad y época del año. H' se refiere al índice de diversidad de Shannon-Wiener. Las letras mayúsculas hacen referencia a diferencias estadísticas en una prueba de Kruskal-Wallis y las minúsculas en una prueba de Wilcoxon.

El índice de similitud de Morisita se aplicó a los datos de la frecuencia de ocurrencia. Los resultados obtenidos muestran que los hábitos alimentarios de *Kinosternon integrum* (Cuadro 11) son muy similares entre sexos y edades durante la época de lluvias. No obstante, en la época de secas, los hábitos alimentarios de las hembras, machos y jóvenes se vuelven distintos aunque no de forma drástica pues los valores del índice fluctúan alrededor de 0.60 (en una escala de 0 a 1). En resumen, la dieta de hembras, machos y jóvenes es más similar entre sí durante la estación de lluvias en comparación con la estación de sequía.

Cuadro 11. Valores del índice de Morisita obtenidos de la frecuencia de ocurrencia de la dieta de *Kinosternon integrum*.

	Hembras Lluvias	Jóvenes Lluvias	Machos Lluvias	Hembras Secas	Jóvenes Secas	Machos Secas
Hembras Lluvias	1	0.9022	0.8406	0.8698	0.5611	0.8168
Jóvenes Lluvias		1	0.8635	0.8768	0.6387	0.8168
Machos Lluvias			1	0.8589	0.592	0.7399
Hembras Lluvias				1	0.6231	0.7917
Jóvenes Secas					1	0.7580
Machos Secas						1

VII. DISCUSIÓN

7.1. Ecología poblacional

7.1.1. Proporción de sexos y estructura de la población

La proporción de sexos encontrada en ésta población de *Kinosternon integrum* (1:1.7) difiere de la proporción esperada 1:1 (Seger y Stubblefield 2002), con un sesgo hacia las hembras. El cálculo de la proporción de sexos puede resultar sesgado por el método de colecta. No obstante, en el presente estudio se utilizó un chinchorro, técnica que evita el desvío hacia algún determinado sexo o clase de edad (Ream y Ream 1966). Además, se realizaron pruebas X^2 para cada muestreo (con más de diez datos), las cuales, muestran un sesgo significativo hacia las hembras en los meses de julio, agosto y septiembre (en donde el tamaño de muestra es mayor de 30 individuos), mientras que en junio, octubre (2004) y noviembre (cuando el tamaño de muestra es menor) no existe una diferencia de la proporción de sexos 1:1. Por ello, se considera en este trabajo a la proporción de sexos (general) como verdadera para la población en el ciclo de un año. Un sesgo similar en magnitud, pero distinto en el sexo, se ha registrado para otro kinostérnido, pues tanto Edmonds y Brooks (1996) como Smith y Iverson (2002) encontraron en dos poblaciones distintas de *Sternotherus odoratus* más machos que hembras en una magnitud del 64% más machos.

El sexo es determinado por la temperatura de incubación en los kinostérnidos por medio del patrón tipo II (las hembras se producen a temperaturas extremas y los machos a temperaturas intermedias; Ewert y Nelson 1991; Ernst *et al.* 1994; Pough *et al.* 2001). Una de las posibles causas del sesgo de la proporción de sexos en la población de *K. integrum* en Tonicato, puede ser la temperatura a la que se han incubado los nidos en los últimos años, periodo en que las hembras tendrían que haber seleccionado sitios para anidar expuestos a temperaturas extremas. Sin embargo, es difícil considerar que si el patrón de determinación del sexo está caracterizado por temperaturas extremas (para las hembras) no existan nidos expuestos a temperaturas intermedias, los cuales por las

características del terreno serían los más numerosos y por lo tanto, la proporción de sexos estaría balanceada para hembras y machos (o bien sesgada hacia los machos). Por otra parte, en las tortugas, la elección del sitio de anidación no es azarosa, sino dirigida hacia temperaturas adecuadas para uno u otro sexo (Janzen 1994).

Gibbons (1990c) menciona que los factores que determinan la proporción de sexos son locales, y que entre los más importantes (excluyendo el patrón térmico de determinación del sexo) están: la migración e inmigración diferenciada entre sexos, la mortalidad diferenciada entre sexos y la diferencia de edades a la que llegan a la madurez sexual hembras y machos. Smith y Iverson (2002) sugieren que en *Sternotherus odoratus*, la mortalidad diferencial es la explicación más plausible para un sesgo hacia los machos. Sin embargo, existen autores como Janzen (1994) que han registrado que la proporción de sexos de una población puede estar sesgada por la selección del nido por parte de la hembra. Esta última explicación tiene implicaciones ecológicas determinantes, pues le confiere a la hembra aspectos muy importantes en la demografía y dinámica de la población. La propuesta de Gibbons (1990c), parece ser la más adecuada para explicar la proporción de sexos en la población de *K. integrum* reportada en este trabajo. Como lo demuestra la proporción de sexos por muestreo, los machos se vuelven menos numerosos en los meses del verano, denotando migración y/o mayor movilidad, aunque es un aspecto que requiere mayor investigación.

En la estructura de la población, las crías estuvieron escasamente representadas. De hecho, sólo se capturó un individuo con la talla correspondiente para las crías (Ernst y Barbour 1989). Los organismos menores a los 7 cm fueron poco numerosos y las tallas comprendidas entre los 7 y los 15 cm fueron las que presentaron más de 30 individuos, mientras que los especímenes mayores a los 15 cm fueron escasos y en su mayoría machos, puesto que es el sexo que presenta la talla más grande. La estructura de la población refleja lo que sugiere la teoría acerca de la supervivencia de las crías y organismos jóvenes en las tortugas, la cual es considerada como muy baja (Iverson 1991c; Wilbur y Morin 1994). Gibbs y Amato (2000) mencionan que una población estable de tortugas está formada por muchos jóvenes y subadultos, y pocos individuos

adultos, aunque, estrictamente el término se refiere a una mayoría de individuos inmaduros sobre los maduros sexualmente. Aspecto que se cumple en el presente trabajo (Inmaduros = 132, 64.39%; Maduros = 73, 35.61%).

La estructura poblacional indica que hay pocas crías, aunque, cabe mencionar que hay un buen número de individuos reproductores en la población, así como numerosos individuos inmaduros apunto de entrar a la adultez, lo cual contribuye a una estabilidad en la dinámica poblacional (Begon *et al.* 1996b; Espejel-González 2004). Estructuras poblacionales similares entre los kinostérnidos se han registrado para *Kinosternon sonoriense* (Hulse 1982), *Sternotherus odoratus* (Edmonds y Brooks 1996) y *Claudius angustatus* (Espejel-González 2004). También existen registros de poblaciones formadas por muchos organismos jóvenes y pocos adultos en emididos como *Chrysemys picta* (Mitchell 1988). Es evidente que la estructura poblacional es una característica que está íntimamente ligada a fenómenos locales como las presiones selectivas, dentro de las cuales se encuentra el clima (el cual afecta el éxito de eclosión), los depredadores y la competencia intraespecífica (por la disponibilidad de recursos), así como algunos aspectos demográficos como la migración, emigración y supervivencia.

Otro aspecto que tiene influencia en la estructura de la población son los métodos de colecta, ya que, pueden ser selectivos en lo referente a la talla, o al microhábitat para el cual son utilizados (Dunham *et al.* 1994). En el caso del presente estudio, la unidad de muestreo utilizada (chinchorro) no discrimina tallas y el arrastre se hizo por todos los microhábitat del bordo, incluyendo las orillas. Por lo cual, se reduce la probabilidad de omitir del muestreo a los individuos más jóvenes. Parece más adecuado atribuir la estructura de la población a la depredación sobre las crías y nidos, ya que en el área habitan algunos depredadores naturales de las tortugas como garzas, serpientes de tallas medianas y grandes como *Drymarchon corais* y *Masticophis mentovarius*, zorrillos (principales depredadores de los nidos), cacomixtles, mapaches y tlacuaches; así como fauna doméstica como perros, gatos y cerdos. La presión antropica directa al parecer es mínima, pues los pobladores de la región no consumen a la especie y no hay evidencia de explotación con fines comerciales o de otro tipo.

Un aspecto importante que no se toca en este trabajo, pero que requiere más atención, es el uso de herbicidas y pesticidas químicos en los cultivos aledaños al bordo. El uso indiscriminado de estas sustancias puede ser perjudicial para la población de tortugas, puesto que, afecta características reproductoras de la población como el porcentaje de eclosión de los nidos, la viabilidad de los huevos y la condición de las crías. Estudios al respecto serán de mucha importancia.

7.1.2. Abundancia por mes

La abundancia por mes presentó el patrón típico de las tortugas semiacuáticas que habitan en áreas más norteadas, pues está relacionada con la temperatura media mensual y la precipitación (Wilson et al. 1999; Haxton y Berrill 2001). Por lo general, el periodo de máxima actividad es de mediados de la primavera hasta mediados del otoño, o incluso sólo hasta el final del verano. Esto varía de acuerdo a la latitud en que se encuentren las poblaciones, pero por lo general tienen ese mismo patrón. Algunos kinosternidos que viven en América del Norte como *Kinosternon subrubrum* (Frazer 1991), *K. flavescens* (Christiansen y Dunham 1972; Iverson 1991b) y *K. alamosae* (Iverson 1989) presentan ese patrón de actividad. Otras especies como *K. oaxacae* (Iverson 1986), están activas sólo en la época de lluvias, la cual presenta características óptimas de temperatura y humedad para la reproducción.

La población de *K. integrum* en Tonicaco presentó un periodo de actividad desde finales de primavera (junio) hasta finales del otoño (noviembre), lapso en el que está lleno el bordo donde habitan. Ésta población tuvo una asociación muy importante con la presencia de agua en el bordo donde fueron colectadas, pues cuando este empieza a perder agua en noviembre y diciembre por la falta de precipitación y/o evaporación, las tortugas lo abandonan o bien estivan para tolerar la sequía que se prolonga hasta el verano siguiente. Éste mecanismo de estivación les permite sobrevivir en condiciones adversas en alguna época del año (Peterson y Stone 2000). El análisis de regresión múltiple, utilizando los datos de precipitación y temperatura media anual muestra una relación positiva fuerte de la abundancia con ambas variables ambientales ($r^2=0.76$,

$P=0.006$). Esto indica que cuando menos en un 76 % se puede explicar la actividad anual (estimada por abundancia por mes) por el clima, el cual tiene una influencia directa en el llenado y vaciado del bordo donde habitan las tortugas (hábitat adecuado).

Morales-Verdeja y Vogt (1997) mencionan que las especies de tortugas que se distribuyen en el trópico seco y húmedo tienen una mayor dependencia con la precipitación, a diferencia de las especies norteamericanas, en donde esta relación se da con la temperatura. Los datos de la presente tesis están de acuerdo con las suposiciones establecidas por Morales-Verdeja y Vogt (1997), pues la población de *K. integrum* en Tonicato se comporta como ellos lo predicen.

7.1.3. Tamaño de la población

El presente estudio permitió obtener la primera estimación de tamaño poblacional para de *K. integrum* (196.86). Se han reportado ya densidades altas en este género como *K. herrerae* (411.1 ind/h), *K. hirtipes* (189.5 ind/h), *K. scorpioides* (227.4 ind/h) y *K. sonoriense* (815.4 ind/h; Iverson 1982), así como en *Sternotherus carinatus* (228.8 ind/h), *S. minor* (2857 ind/h), *S. odoratus* (700 ind/h; Iverson 1982). En lo referente a tamaños poblacionales, se han registrado mayores al de *K. integrum* en Tonicato en especies como *S. odoratus* en Ontario (314; Edmonds y Brooks 1996) y Virginia (517; Mitchell 1988). Menores como los de *Kinosternon scorpioides* (82) y *K. leucostomum* (40) en Chan Chen, Belice (Moll 1990). Muy similares como *K. leucostomum* (199) en Veracruz (Morales-Verdeja y Vogt 1997) y *Claudius angustatus* (286) en el mismo estado (Espejel-González 2004). Por el área en que se colectó *K. integrum* en Tonicato, la densidad estimada² es muy alta (1587 ind/h). Tal como menciona Iverson (1982), las tortugas son una parte muy importante de la biomasa del ecosistema. La abundancia y densidad de individuos encontrados en este trabajo, concuerdan con lo establecido por Iverson (1982), pues son valores altos para el área cubierta por el bordo y los cuerpos de agua (pozas) aledañas a éste. Cabe mencionar que el cálculo de la densidad muy

² Densidad = (Número de individuos colectados (abundancia absoluta) / superficie de agua muestreada m^2) x 10000 m^2

probablemente se vio afectado por la aglomeración de organismos en el bordo, puesto que la densidad se tiene que considerar como número de individuos por hectárea de cuerpo de agua.

El tamaño poblacional varió desde los 126.6 individuos en el mes de junio del 2004, hasta los 264.9, en septiembre del 2004. La variación en el tamaño de la población en los meses de muestreo se debe al comportamiento estacional de la población, ya que los individuos presentan su mayor actividad y abundancia en los meses del verano como julio, agosto y septiembre, mientras que en los meses de mayo y junio se caracterizaron por la pequeña cantidad de individuos capturados (activos). La supervivencia calculada por mes con el método de Jolly-Seber mostró el mismo comportamiento ya que el valor más alto se registró en el mes julio, que es cuando la mayoría de los individuos marcados y capturados en el año anterior (octubre y noviembre del 2003) fueron nuevamente capturados.

La alta concentración de individuos en el bordo puede indicar que: 1) es un hábitat con abundancia de alimento el cual atrae a los individuos en la época lluviosa del año para poder acumular energía para la reproducción y la estivación en la época de secas, o 2) es un tipo de *lek* que junta hembras y machos reproductores para el cortejo y reproducción año con año. La estructura de la población indica que también ocurren organismos jóvenes e incluso crías, las cuales muy probablemente eclosionaron en las cercanías y lo utilizan como una fuente de recursos alimentarios. Al parecer, el bordo cumple con las dos funciones, pues su carácter estacional y la constante eutrofización por desechos orgánicos del ganado y la descomposición de las plantas que crecen cuando está seco, lo convierten en un hábitat muy productivo (Lampert y Sommer 1997). Harless (1979) menciona que el alimento es un factor importante para encontrar agregaciones de tortugas, pues en sitios donde este es muy abundante, es posible encontrar conglomerada una gran cantidad de tortugas. Morales-Verdeja y Vogt (1997) reportan que *K. leucostomum* en la Laguna El Zacatal en los Tuxtlas, Veracruz presenta una agregación importante en los sitios con más disponibilidad de alimento. Hareless (1979) también menciona que existen agregaciones para la reproducción aunque es poco lo que se conoce

sobre este comportamiento. La presencia de un número importante de hembras y machos adultos, así como hembras grávidas en el bordo de Tonatico sugiere que efectivamente existe agregación para la reproducción. Sin embargo, nunca se presenciaron cópulas durante el trabajo de campo. Al parecer el bordo funciona en ambas formas, como centro de reproducción y de alimentación.

7.1.4. Talla y dimorfismo sexual

Kinosternon integrum es una de las especies más grandes de este género, quizá sea la más grande ya que los machos llegan a medir hasta 21 cm de largo de carapacho (L.C.) y las hembras 19.5 cm (Iverson *et al.* 1998), talla mayor a la de su especie hermana *K. scorpiodes* la cual llega a medir 20.5 cm los machos y 18 cm las hembras (Berry y Iverson 2001). De hecho en el presente trabajo se encontró la talla más grande reportada para un macho de *K. integrum* (22.3 cm L.C). Los machos y las hembras de la población fueron estadísticamente distintos en la talla. Las diferencias más importantes se dieron en el largo del cuerpo (largo del carapacho y largo del plastrón), a diferencia de otros kinostémidos como *K. herrerae* (Carr y Mast 1988), *K. alamosae* (Iverson 1989) y *K. hirtipes* (Iverson *et al.* 1991), en donde las hembras presentan un plastrón más largo que los machos, debido a que los machos requieren de un plastrón más pequeño para la cópula. El plastrón más pequeño en los machos se ha reportado en especies con una mayor asociación al agua (Iverson 1986), mientras que *K. integrum*, pasa cuando menos medio año estivando en zonas secas, actividad que requiere perder la menor cantidad de agua posible. El plastrón alargado con el que cierra casi completamente la concha, es más útil en este escenario.

Este patrón de machos más grandes que las hembras es común en tortugas no totalmente acuáticas (semiterrestres o semiacuáticas). Se considera que es un grupo de quelonios en donde el tamaño de los machos es importante, ya que compiten con otros machos para poder tener acceso a las hembras y aparearse, además de la territorialidad ejercida por estos (Wilbur y Morin 1994). Aparte de una talla mayor, los machos de *K. integrum* presentan en la edad adulta una cola evidentemente más larga que las hembras

con una espina en la punta, un muesca grande en la parte final del lóbulo posterior del plastrón, una concavidad en el lóbulo intermedio del plastrón, la cabeza más grande y una concha alargada. Las hembras se caracterizan por una concha más globosa y redondeada en la zona lateral, asociada al incremento de espacio para almacenar los huevos.

En kinostérnidos se ha reportado el dimorfismo sexual en la talla hacia machos más grandes en *Kinosternon scorpioides* (Pritchard y Trebbau 1984), *K. oaxacae* (Iverson 1986) *K. herrerae* (Carr y Mast 1988), *K. creaseri* (Iverson 1988), *K. alamosae* (Iverson 1989) *K. hirtipes* (Iverson et al. 1991), *K. chimalhuaca* (Casas-Andreu 2002) y *Claudius angustatus* (Espejel-González 2004). Es evidente que existe un patrón hacia esta característica en los kinostérnidos y la población de *K. integrum* de Tonatico no es la excepción a este fenómeno. Los datos de este trabajo así como los de la literatura concuerdan con lo esperado teóricamente sobre una talla mayor de los machos en tortugas subacuáticas o semiterrestres (Wilbur y Morin 1994). Además, sugiere que los machos tienen un crecimiento más acelerado que las hembras, pues en las tortugas por lo general, el sexo que tiene la predominancia en la talla es el que crece más rápidamente (Roosenburg y Kelley 1996).

7.2. Historia de vida

7.2.1. Características generales y relaciones entre rasgos de historia de vida

La temporada reproductora de *Kinosternon integrum* en Tonatico (de julio a octubre) presentó una similitud importante con otras especies de tortugas de agua dulce del norte de América como *Chrysemys picta* (Iverson y Smith 1993), *Apalone ferox* (Iverson y Moler 1997), *Chelydra serpentina* (Iverson et al. 1997). Así como con especies terrestres de la misma región como *Gopherus polyphemus* (Epperson y Heise 2003). La temporada reproductora de la población de *K. integrum* de Tonatico también es similar con especies de su misma familia que habitan en el norte de América o en zonas áridas (ver Cuadro 1). Esto refleja una respuesta de la temporada reproductora hacia las condiciones ambientales como la temperatura en las especies más norteñas o bien la

precipitación en las especies del centro de México que habitan en el trópico seco. Esto contrasta con aquellas especies de distribución tropical en donde la reproducción se da en periodos más largos del año, incluso en invierno como en *Claudius angustatus* (Flores-Villela y Zug 1995; Espejel-González 2004); *Kinosternon leucostomun* (Vogt y Gúzman 1988) y *K. scorpioides* (Pritchard y Trebbau. 1984).

Específicamente, los datos de la época reproductora difieren de los de Iverson (1999), quien para *Kinosternon integrum* (con individuos de varias localidades en diversas zonas del país) reportó una hembra con huevos en el oviducto a principios del mes de mayo. Iverson (1999) sugiere que la vitelogénesis inicia en el mes de abril para esta especie, sin embargo, en Tonatico, la poca abundancia de individuos en el mes de abril (4) y mayo (5) indican que la población podría empezar la vitelogénesis a principios de junio y no en abril. Adicionalmente, Iverson (1999) menciona que la temporada de anidación se extiende hasta septiembre. En el caso de Tonatico existe una variación al respecto, ya que, al empezar más tarde la vitelogénesis, la anidación se extiende hasta finales de octubre (la última hembra con huevos se colectó el día 29 de octubre). Dato que extiende un mes la temporada de anidación propuesta por Iverson (1999) para la especie. Estos datos muestran una variación en la temporada reproductora, la cual está dada por las condiciones ambientales, pues la anidación tiene inicio cuando empiezan las lluvias, datos que concuerdan con Burke *et al.* (1994), quien establece que las hembras de este género escarban el nido y depositan los huevos después de un chubasco, por lo cual este rasgo de historia de vida obedece más al ambiente que a la filogenia.

La hembra más pequeña con huevos en el oviducto de *Kinosternon integrum* presentó una talla de 12.2 cm largo de plastrón (L. P.), tamaño considerado como la talla mínima para la reproducción. Ésta, es una de las tallas más grandes para la primera reproducción reportadas en el género *Kinosternon*, pues sólo *K. herrerae* (Carr y Mast 1988) presenta tallas similares, aunque, *K. scorpioides*, la especie hermana de *K. integrum* tenga tallas parecidas. Este rasgo de la historia de vida al parecer está muy relacionado con la talla total que puede alcanzar la especie. Para *K. integrum*, Iverson

(1999) encontró que las hembras más pequeñas con folículos agrandados fueron de 12.3, 12.5 y 12.6 cm de L. P. Datos que concuerdan con el presente trabajo.

El tamaño promedio de la nidada fue de 4 huevos (± 1.77 ; 1-8; N=20), el cual se encuentra dentro de la media de la mayoría de las especies del género (ver Cuadro 1). Aunque el intervalo superior es de los más altos con la excepción de *K. scorpioides* (con un máximo de 16 huevos; Pritchard y Trebbau 1984; Iverson 1999), la nidada promedio de la población de Tonatico fue más pequeña a la obtenida por Iverson (1999) por el conteo de cuerpos lúteos (5.8 ± 2.3 ; 3-12; N=19). Sin embargo, se encontró el tamaño más pequeño de la nidada reportado para la especie (un solo huevo) y para la familia entera. En la población de Tonatico el tamaño promedio de la nidada se estimó por medio de huevos en el oviducto, método más preciso que el conteo de cuerpos luteos (Congdon y Gibbons 1990; Méndez de la Cruz, com. pers.), por lo que los datos de tamaño de nidada de Iverson (1999) pueden ser una sobreestimación de este rasgo de la historia de vida. Sólo fue posible identificar una nidada al año, dato que contrasta con las posibles cuatro nidadas que menciona Iverson (1999) para esta especie, sin embargo por la metodología del presente trabajo, este rasgo de la historia de vida no se pudo cuantificar de forma precisa.

Como en el caso de otras especies de tortugas (*Trachemys scripta*, Congdon y Gibbons 1983; *Chrysemys picta*, Iverson 1993; *Chelydra serpentina*, Iverson et al. 1997; *Chelodia expansa*, Booth 1998), la población de *Kinosternon integrum* de Tonatico presentó una relación positiva entre el tamaño de la nidada y la talla de la madre. Esta relación ($r^2=0.63$, $P=0.0001$) con un tamaño de muestra mayor a la de Iverson (1999; N=11) explica más de la mitad de la varianza, valor mayor al de Iverson (1999; $r^2=0.56$). La relación entre el tamaño de la nidada y el tamaño del cuerpo de la madre es un fenómeno generalizado en tortugas y tiene implicaciones muy importantes en la teoría de historias de vida (balance entre el tamaño óptimo de la nidada y el tamaño del huevo), pues se han detectado “trade-offs” entre éste rasgo y el tamaño de los huevos (Iverson 1992). El que en la población de *K. integrum* en Tonatico sólo se explique un poco más de la mitad de la varianza del tamaño de la nidada por el tamaño del cuerpo, se debe

probablemente a otros cuatro factores. Gibbons *et al.* (1978) y Gibbons *et al.* (1982) mencionan que el tamaño de la nidada también está influenciado por la frecuencia de la nidada (cuántas nidadas pone), la secuencia de la nidada durante la estación de reproducción, la duración del periodo de alimentación, el crecimiento (dieta y ambiente) y los eventos reproductores en el año previo.

Sólo el 43.47% de las hembras colectadas presentaron huevos en el oviducto. Estos datos son concordantes con otros estudios como el del Frazer (1991) y Iverson (1991b) en donde sólo el 50% de las hembras de la población participaban cada año en los eventos reproductores. Los datos del presente trabajo están de acuerdo con lo propuesto por Gibbons *et al.* (1978; 1982), quienes sugieren que un factor muy importante en el tamaño de la nidada y la reproducción en determinado año, es el evento(s) reproductor (es) del año anterior. Esto concuerda con la propuesta de que las tortugas utilizan una estrategia de historia de vida del tipo mejor apostador o "*bet-hedging*", la cual sugiere que los individuos sólo se reproducen cuando las condiciones son adecuadas (Iverson 1991c; Cunnington y Brooks 1996; Henen 2002).

Las características métricas del huevo de *Kinosternon integrum* en Tonatico variaron muy poco en comparación con los datos obtenidos previamente para esta especie por Iverson (1999). Largo del huevo en éste trabajo: 30.43 mm (± 2.24 , 23.92-35.96, N=78), largo del huevo obtenido por Iverson (1999): 29.5 mm (± 3.1 , 23.1-35.4, N=66); ancho del huevo en éste trabajo: 16.35 mm (± 1.01 , 12.99-18.30, N=75), ancho del huevo obtenido por Iverson (1999): 16.7 mm (± 1.2 , 13.9-19.1, N=66); peso en éste trabajo: 5.14 g (± 0.60 , 3.41-6.57, N=57), Peso obtenido por Iverson (1999): 5.80g (± 0.97 , 4.41-7.81, N=66).

7.2.2. Esfuerzo reproductor y fecundidad

La teoría de historias de vida predice un esfuerzo reproductor bajo para las tortugas (Iverson 1992). Al ser organismos longevos pero con una larga vida reproductora, pueden invertir relativamente poca energía en la reproducción en

comparación con otros grupos animales (Congdon *et al.* 1994; Janzen *et al.* 2000). Por ejemplo: *Pseudemys concinna* invierte alrededor del 9% de la masa corporal de la hembra en la nidada (Iverson 2001), dato que contrasta con el esfuerzo reproductor de lagartijas de con un ciclo de vida corto, en las cuales existe un esfuerzo reproductor de alrededor del 35%. De hecho, en algunas especies que viven sólo un año el esfuerzo reproductor puede ser del orden del 47 % (*Sceloporus bicantalis*; Rodríguez-Romero *et al.* 2002; Rodríguez-Romero 2004).

Kinosternon integrum en Tonatico presentó un esfuerzo reproductor (estimado por la masa relativa de la nidada; M.R.N.) bajo 0.043(± 0.017 , 0.017-0.071, N=16), valor que es la mitad de la media calculada para el grupo (Cuadro 12). Sin embargo, los datos concuerdan con lo que mencionan Iverson *et al.* (1991), en donde el esfuerzo reproductor disminuye conforme aumenta el tamaño del cuerpo. Una explicación de esto es el “*trade-off*” entre la reproducción y el crecimiento (Roff 2002), pues las especies son grandes cuando invierten más recursos en el crecimiento que en la reproducción (Iverson *et al.* 1991). Con los datos recopilados en el Cuadro 13 se llevó a cabo un análisis de regresión para ver si existe esta relación entre el talla y el esfuerzo reproductor, la cual resultó ser positiva y significativa (M.R.N = 0.1704 – 0.000786 Largo del Carapacho; $r^2 = 0.5191$, P = 0.0005). Esto indica que el esfuerzo reproductor encontrado para *Kinosternon integrum* concuerda con lo esperado para su talla corporal, de hecho es el valor más bajo reportado para el género.

Cuadro 12. Valores del esfuerzo reproductor (M.R.N) de varias especies y poblaciones de tortugas de la familia Kinosternidae. L. C. = largo de carapacho, DS = desviación estándar.

Especie	Población	Talla (L.C.) mm	M.R.N.	%	DS	Fuente
<i>K. alamosae</i>	Sonora	104.5	0.112	11.2		Iverson <i>et al.</i> 1991
<i>K. bairii</i>	Florida	91.6	0.09	9		Iverson <i>et al.</i> 1991
<i>K. creaseri</i>	Yucatan	116	0.045	4.5		Iverson 1988
<i>K. flavescens</i>	Texas	106.3	0.119	11.9		Iverson <i>et al.</i> 1991
<i>K. flavescens</i>	Sonora	145.1	0.065	6.5		Iverson <i>et al.</i> 1991
<i>K. flavescens</i>	Nebraska	102.5	0.109	10.9	0.016	Iverson 1991b
<i>K. hirtipes</i>	Chihuahua	110.6	0.071	7.1	0.014	Iverson <i>et al.</i> 1991
<i>S. carinatus</i>	Arkansas	117	0.092	9.2	0.02	Iverson 2002
<i>S. carinatus</i>	Oklahoma	102	0.081	8.1	0.015	Iverson 2002
<i>S. minor</i>	Florida	100.1	0.101	10.1		Iverson <i>et al.</i> 1991 Etchberger y Ehrhart 1987
<i>S. minor</i>	Florida	100.1	0.0923	9.23		
<i>S. odoratus</i>	Carolina S.	80	0.112	11.2		Iverson <i>et al.</i> 1991
<i>S. odoratus</i>	Virginia	74.9	0.104	10.4		Iverson <i>et al.</i> 1991
<i>K. sonoriense</i>	Arizona	104	0.079	7.9		Iverson <i>et al.</i> 1991
<i>K. sonoriense</i>	Arizona	135	0.068	6.8		Iverson <i>et al.</i> 1991
<i>K. subrubrum</i>	Arkansas	96.3	0.079	7.9		Iverson <i>et al.</i> 1991 Iverson <i>et al.</i> 1991; Gibbons 1983
<i>K. subrubrum</i>	Carolina S. Varios estados	86.3	0.106	10.6		
<i>K. integrum</i>	Tonatico	146.9	0.06	6	0.017	Iverson 1999
<i>K. integrum</i>	Tonatico	142.7	0.043	4.34	0.017	Este trabajo
Media			0.0857	8.5721	0.0165	
DS			0.0227	2.2722		

Otros factores que pueden explicar parte del otro 50% de la varianza del esfuerzo reproductor son la duración de la temporada reproductora y los hábitos alimentarios. En lo referente a la temporada reproductora, Iverson (1992) menciona que mientras más grande sea esta, menor será el esfuerzo reproductor, lo cual concuerda con los datos encontrados en este trabajo pues la población de *K. integrum* en Tonatico se reproduce de principios de julio a finales de octubre (cuatro meses), mientras que otras especies de Kinosternidos del norte de América tienen periodos más cortos de reproducción. En lo referente a los hábitos alimentarios, Iverson (1992) sugiere que una dieta carnívora propicia un mayor esfuerzo reproductor, mientras que una dieta omnívora propicia un esfuerzo reproductor bajo. La población de *K. integrum* en Tonatico, como muchas otras especies de kinosternidos se caracterizan por este tipo de hábitos alimentarios (Aguirre-León y Aquino-Cruz 2004).

Existe una hipótesis sobre la relación del esfuerzo reproductor y la latitud en los kinostérnidos, esta indica que a mayor latitud las especies presentan una mayor esfuerzo reproductor (Iverson *et al.* 1991; Iverson 1999). Los datos del Cuadro 13, muestran a grandes rasgos que las especies y poblaciones más norteadas, efectivamente presentan los valores más altos en la M. R. N. mientras que especies como *K. creaseri* y *K. integrum* presentan los valores más bajos. Otras tortugas del norte de América como *Chelydra serpentina* (14.5%) y *Chrysemys picta* (10.6%) también presentan valores altos en el esfuerzo reproductor (Iverson y Smith 1993; Iverson *et al.* 1997). Sin embargo, son necesarios datos de especies del sur de México y Centroamérica para probar de forma contundente la hipótesis.

La alta desviación estándar del esfuerzo reproductor parecer ser un patrón común en los kinostérnidos. Especies como *Sternotherus carinatus*, *Kinosternon flavescens*, *K. hirtipes* y los datos conjuntados de varias poblaciones de *K. integrum* muestran desviaciones estándar altas y similares entre sí. Como se mostró en los resultados, el esfuerzo reproductor no presenta relación con el tamaño del cuerpo y con el peso de la hembra, por lo tanto, la varianza de la M. R. N. está relacionada con otras variables. En otras especies como *Chelydra serpentina*, el esfuerzo reproductor se va reduciendo en las nidadas sucesivas dentro de una misma estación anual de reproducción, lo cual tiene un efecto en la variabilidad de este, puesto que, depende en que parte de la temporada reproductora fue colectado el individuo que se utilizó para el análisis (Iverson *et al.* 1997). En el caso de la población de *K. integrum* de Tonatico sólo se pudo identificar una nidada en la temporada, además, el análisis de varianza entre los meses de la temporada reproductora no presentó diferencias significativas en el esfuerzo reproductor ($F = 1.81$, $P = 0.19$), lo que sugiere que este no decrece a lo largo de la temporada de reproducción.

La explicación más plausible de la variación en el esfuerzo reproductor radica en una dieta igualmente variable. Los hábitos alimentarios de la población de *K. integrum* en Tonatico son característicos de una especie generalista-oportunista. Lo cual, según Iverson (1992), tiene una implicación muy importante en el esfuerzo reproductor, pues la

relación es directa entre la energía adquirida del ambiente (alimento) y la energía invertida en la descendencia (esfuerzo reproductor). Al ser variable la energía captada por individuo, la inversión en la reproducción será igualmente variable. No obstante, aunque parezca un tanto inútil invertir muy poco en la reproducción en un año, cuando la longevidad de la especie le confiere muchos años reproductores, el tipo de ambiente en donde habitan la mayoría de los kinostérnidos no asegura que el año siguiente existirán condiciones adecuadas para la reproducción. Por ello, cuando los recursos disponibles son mayores a los necesarios para el mantenimiento somático y de reserva, por pocos que sean, estos son utilizados en la reproducción.

La variación en el esfuerzo reproductor de los kinostérnidos, sumada a otros atributos en la historia de vida y en la alimentación sugieren que son rasgos generalizados en este grupo de tortugas. Esto, junto con otras características y circunstancias ambientales les han permitido radiar y ser un grupo diverso en el norte de América. De hecho, Iverson (1999) menciona la variabilidad en las características reproductoras de *K. integrum*, junto con su capacidad para estivar cuando no hay agua, la utilización del hábitat y una dieta diversa, como factores determinantes en el éxito de la especie.

Los datos de ecología poblacional e historia de vida permitieron estimar la fecundidad ($mx=1.10$) de la población, parámetro demográfico importante para determinar el crecimiento de la población cuando se combina con la supervivencia por clase de edad. De acuerdo con dos tablas de vida calculadas para kinostérnidos (*K. flavescens*, Iverson 1991b; *K. subrubrum*, Frazer 1991), el valor de fecundidad calculado para *K. integrum* en Tonicato fue mayor a los tres escenarios propuestos por Frazer (1991) para *K. subrubrum* (óptimo, $mx=1.07$; intermedio, $mx=0.96$; malo, $mx=0.86$). Pero, en el caso de *K. flavescens* los valores más bajos de fecundidad por clase de edad fueron 1.96 y 2.060, mientras que los más altos 2.629 y 2.630, valores que superan de forma importante a la población de *K. integrum* en Tonicato. Una utilidad de conocer el valor de la fecundidad aparte de la tabla de vida, es que da una idea del potencial reproductor de la población, es decir, indica que cuando menos cada hembra puede

reemplazarse a sí misma, lo cual es importante para determinar el estatus de la población. (Gibbs y Amato 2000; Primack 2002).

La ecología poblacional e historia de vida de la población de *Kinosternon integrum* en Tonatico se ajustan de forma precisa al modelo del “mejor apostador”. Este modelo predice que por las fluctuaciones en el ambiente hay una alta y variable mortalidad en los jóvenes, un síndrome de maduración sexual tardía, un esfuerzo reproductor limitado y la evolución de la longevidad (Stearns 1977; Roff 2002). Esta estrategia es característica de todo el grupo de las tortugas y les confiere ventajas muy importantes como el poder colonizar sitios con condiciones muy cambiantes como las selvas secas o bien ambientes limitantes como las desérticas.

La alimentación de los organismos tiene una influencia muy importante en algunos rasgos de la historia de vida, principalmente en aquellos que determina el ambiente (Stearns 1992). La inversión de la madre en la reproducción (inversión reproductora y sus componentes como el tamaño de la nidada y número de nidadas al año) es uno de los rasgos de historia de vida que presenta una relación más fuerte con la alimentación, pues involucra de manera directa el flujo de energía del ambiente (presas) a la descendencia. Por lo cual, estará muy afectada por los hábitos alimentarios de las especies en periodos críticos para la reproducción (Roff 2002).

7.3. Hábitos alimentarios

7.3.1. Composición y origen del alimento

Tanto por sexos como por clase de edad (jóvenes y adultos), la población de *Kinosternon integrum* en Tonatico (con base en la frecuencia de las presas en la dieta) fue generalista-omnívora en cuanto a la composición y origen del alimento. No hubo predominio de materia animal o vegetal, además se alimentó de una gran cantidad de presas. Hulse (1974) menciona que la mayoría de los kinostérnidos son oportunistas, pues se alimentan de casi cualquier tipo de materia animal que entra o cae en el agua.

También consumen diversas plantas y semillas. Iverson y Berry (1979) sugieren como generalista a *K. integrum*, aunque no dan detalles de la composición de su dieta. La presencia de insectos como hormigas, escarabajos terrestres, quelicerados, moscas y mosquitos en estado adulto indican que efectivamente consume presas que caen accidentalmente al agua por pequeñas que sean (hormigas y moscos), así como presas que muy probablemente consumen en la orilla del cuerpo de agua. Las especies de este grupo hacen incursiones por la orilla para alimentarse tanto de plantas como de los artrópodos que ahí habitan (Mahmoud 1968). Carr y Mast (1988) mencionan que una especie como *K. herrerae* tiene la cabeza y mandíbulas relativamente grandes para el tamaño de la tortuga, así como poderosos músculos abductores, lo cual le permite comer una gran cantidad de presas. En el caso de *K. integrum*, al tener una mayor talla que *K. herrerae*, tiene una mayor amplitud en la dieta pues se puede alimentar casi de cualquier cosa que pueda desgarrar³ o ingerir completa.

En otros miembros del género *Kinosternon* también se ha reportado una forma oportunista de alimentarse, sin embargo, se tienen registros de especies con una tendencia hacia la carnivoría como *K. sonoriense* (Hulse 1974), *K. flavescens* (Punzo 1974), *K. creaseri* (Iverson 1988), *K. alamosae* (Iverson 1989), *K. leucostomum* y *K. scorpioides* (Moll 1990), *K. chimalhuaca* (Berry et al. 1997) y *K. herrerae* (Aguirre-León y Aquino-Cruz 2004); mientras que otras como *K. angustipons* (Legler 1966) y *K. oaxacae* (Iverson 1986) tienen una dieta predominantemente herbívora. Cabe mencionar que en la mayoría de los casos, la predominancia del origen del alimento (vegetal o animal) no es absoluta, pues las especies que se consideran carnívoras, también consumen un porcentaje importante de materia vegetal, similar a lo que pasa con las herbívoras. Al parecer, la composición de la dieta en los kinosternidos está relacionada con la disponibilidad de algún tipo de alimento, pues su estrategia alimentaria se dirige más hacia consumir lo que hay disponible en el ambiente, que hacia la especialización.

³ En el laboratorio se tuvieron varias hembras en cautiverio para la cuantificación del tamaño de la nidada y la medición de los huevos. Estos individuos fueron alimentados con pollo (hígado, molleja y músculo), cuando los pedazos de carne fueron más grandes y la tortuga no los podía ingerir por completo, estas mordían la carne y la desgarraban con las garras delanteras hasta obtener tamaños más pequeños que engullían con mayor facilidad. Este comportamiento de alimentación puede estar relacionado con el consumo de carroña o de presas grandes como anfibios o insectos como las chinches belostomatidas.

Tomando en cuenta la biomasa (peso de las presas), los jóvenes consumieron más materia vegetal que animal, mientras que esta diferencia no se dio en los adultos (hembras y machos). Es interesante que los hábitos alimentarios de los jóvenes hayan presentado un comportamiento contrario a lo esperado. Por lo general, se ha reportado que los organismos jóvenes de tortugas de agua dulce, ya sean totalmente acuáticas o semiacuáticas consumen más materia animal que vegetal. Esto les permite un desarrollo más rápido y una mayor captación de calcio para el crecimiento adecuado de la concha (Lindeman 1996). Por ello, pueden alcanzar la madurez sexual en menor tiempo y una talla corporal que incrementa su supervivencia (Georges 1982; Gibbs y Amato 2000). El mayor consumo de materia animal en los individuos jóvenes se ha registrado principalmente para *Trachemys scripta* (Hart 1983; Parmenter y Avery 1990). En el caso de los individuos jóvenes de *K. integrum* en la población de Tonatico, el mayor consumo de materia vegetal puede estar asociado a la territorialidad de los machos adultos, quienes ocupan los mejores sitios de alimentación (con más materia animal). Además, en este trabajo, los contenidos estomacales de los individuos denominados como jóvenes no pertenecen a las tallas más pequeñas encontradas, pues fue imposible llevar a cabo el lavado estomacal en individuos muy pequeños.

La alimentación tiene una relación importante con la reproducción. Las especies carnívoras producen nidadas más grandes y con un mayor esfuerzo reproductor (Gibbons *et al.* 1978; Iverson 1992). La dieta generalista y sin una predominancia de la carnivoría en las hembras de *K. integrum*, explica en parte los valores menores en el esfuerzo reproductor en comparación con el trabajo de Iverson (1999). Como lo menciona Lindeman (1996) para dos poblaciones de *Chrysemys picta* en Idaho y Washington, el consumo alto de materia animal fue determinante para un esfuerzo reproductor elevado. La población de Tonatico habita en un ambiente estacional que presenta como todos los estanques temporales una sucesión faunística y florística durante el tiempo que el bordo está lleno de agua (Moorhead *et al.* 1998; Alcocer *et al.* 1999; Alcocer *et al.* 2001). Cuando este se llena con las primeras lluvias en junio o julio, hay muy pocos invertebrados y anfibios, por lo que las tortugas que emergen de la estivación tienen poco

alimento disponible de origen animal. Este periodo de tiempo es crítico para la reproducción, ya que es cuando comienza la vitelogénesis. Por lo tanto, ante una escasez de recursos adecuados para la reproducción, las hembras consumen lo único que hay disponible, lo cual se refleja en el reducido esfuerzo reproductor. Sin embargo, es posible que algunos de los individuos practiquen la neustofagia en los primeros días de actividad, pues esta conducta se ha registrado para *K. flavescens* en un ambiente similar (Mahmound y Klicka 1979). Otra especie de la familia Kinostérnidae como *Sternotherus odoratus* (Ford y Moll 2004), presenta una relación entre la dieta, el sexo y la reproducción, las hembras consumen más materia animal durante la temperatura reproductora, a diferencia de los machos quienes consumen más materia vegetal en esa misma temporada.

7.3.2. Variación estacional en los hábitos alimentarios entre jóvenes, adultos y el sexo

La ausencia de diferencias significativas entre los sexos y entre adultos y jóvenes en la frecuencia de ocurrencia y el peso porcentual (por sexo y por temporada del año) reflejan lo mismo que los resultados obtenidos en cuanto al origen del alimento (materia animal y materia vegetal). Al analizar los datos de estas dos formas (frecuencia y biomasa) se confirma que *Kinosternon integrum* es una especie generalista-omnívora que se alimenta de las presas disponibles en el periodo de tiempo que está activa. Los datos son similares a los encontrados por Hulse (1974) para *K. sonoriense* y Punzo (1974) para *K. flavescens*. A pesar de no haber diferencias significativas en la frecuencia de ocurrencia y en el peso porcentual del alimento, hay una tendencia hacia consumir una mayor cantidad de materia vegetal (como frecuencia de ocurrencia) en la época de lluvias en comparación con la época de secas. Los datos que concuerdan con lo argumentado en líneas anteriores sobre la dinámica del cuerpo de agua, en donde al empezar las lluvias el bordo no presenta tanta disponibilidad de materia animal. En el caso del porcentaje de peso (biomasa), las hembras y los machos en la temporada lluviosa consumen más del 70% de materia animal, mientras que los jóvenes consumen el 65% de materia vegetal. En la época de sequía, los machos consumen el 68% de materia animal, mientras que las

hembras consumen 77 % de materia vegetal y los jóvenes el 92 % de materia vegetal (Cuadro 10). Esto demuestra que los jóvenes efectivamente consumen más materia vegetal todo el año, conducta que puede estar asociada a un hábitat marginal o a la territorialidad de los adultos. Esta diferencia en la dieta también puede estar dada por un mayor desarrollo muscular y mandibular en los machos adultos, quienes a diferencia de los jóvenes, pueden alimentarse de presas de varios tamaños y dureza.

En la frecuencia numérica de los alimentos consumidos se encontraron diferencias. La diferencia radica en que los jóvenes en la época de secas consumen un número reducido de presas animales y vegetales, pues es la época más adversa del año. Sin embargo, la media de los porcentajes de cada categoría de alimento en relación con el número total de categorías presentes es mayor (del 18.75% en tres tipos de presas, los cuales son más altos en relación a las otras categorías presentes) a las medias de las hembras en lluvias, secas y los machos en lluvias. En los jóvenes, el 50% de la dieta se concentra en sólo cuatro presas (algas filamentosas, materia vegetal mixta y materia animal mixta). Estos resultados indican que en la época de secas los jóvenes reducen la amplitud de la dieta y concentran su alimentación en unas pocas presas (en su mayoría materia vegetal), las cuales consumen en números considerables. Estos datos contrastan con la época de mayor abundancia para los adultos, quienes conforman su dieta de forma más equitativa consumiendo varias presas. Esta tendencia es muy similar a la encontrada en el porcentaje de peso en donde los jóvenes tienen valores altos en muy pocas presas de materia vegetal.

La población de *Kinosternon integrum* en Tonatico es considerada como generalista-omnívora y oportunista. Tanto hembras, machos y jóvenes consumen el alimento disponible (sin alguna preferencia apreciable), aunque este no presente características óptimas de digestibilidad y asimilación rápida (materia vegetal). Dentro del consumo de materia vegetal por las hembras, en la época de lluvias destacan las semillas, las cuales implican el consumo de frutos, los cuales tienen mejores cualidades energéticas que otro tipo de materia vegetal como hojas y tallos (Aguirre-León y Aquino-Cruz 2004). Aunque no se estimó la viabilidad de las semillas encontradas en las excretas

de *K. integrum*, es posible que esta especie como *Sternotherus odoratus* (Ford y Moll 2004) sea dispersora de semillas. Es un tanto contradictorio que *K. integrum* se alimente en poca proporción de renacuajos de *Rana* sp., presas sumamente abundantes de finales de julio a principios de octubre, dado que otra especie del genero que habita en ambientes similares (*K. scorpioides* en la parte central de Costa Rica) consume de forma activa este tipo de alimento (Acuña *et al.* 1983).

Los hábitos alimentarios omnívoros y generalistas de la población, tal como se mencionó anteriormente son un factor muy importante en la ecología de *K. integrum*. Iverson (1999) menciona que esta especie tiene una distribución tan extendida y poblaciones muy abundantes en parte a sus hábitos alimentarios, ya que le permiten colonizar una gran variedad de hábitat, hecho que es particularmente cierto pues *K. integrum* puede encontrarse en una gran cantidad de hábitat como ríos, arroyos, pozas, bordos, canaletas a lo largo de la carretera e incluso desagües contaminados con desechos orgánicos (Ernst y Barbour 1989). Además, habita en un intervalo altitudinal que va de los 0 msnm a más de 2200 msnm (Iverson *et al.* 1998). La flexibilidad trófica de *K. integrum* es la responsable en parte (puesto que hay otros factores como la capacidad de estivar, la reproducción y la tolerancia una gran cantidad de climas) de la distribución y la abundancia actual de la especie, así mismo, debió ser un factor muy importante en el proceso de especiación del género *Kinosternon* en el trópico mesoamericano, ya que especies como *K. alamosae*, *K. chimalhuaca* y *K. oaxacae*, posiblemente se originaron por aislamiento de poblaciones de *K. integrum* en la costa del Pacífico Mexicano (Iverson 1986; Iverson 1989; Berry *et al.* 1997).

7.3.3. Diversidad y similitud de la dieta

Todos los valores de diversidad estimados por sexo, edad y época del año con el índice de Shannon Wiener fueron mayores a 2.0. No obstante, sólo fueron diferentes estadísticamente los valores de los jóvenes en lluvias y en secas, lo cual denota que en la época de secas hay un decremento en la diversidad de presas consumidas. Los jóvenes reducen de manera importante el tipo de presas tanto animales como vegetales (de 23 en

las lluvias a 9 en las secas). Además, las consumieron en menor abundancia. Esto representa la presión del hábitat hacia este grupo de individuos de la población ya que la época de secas los lleva a consumir muy pocos tipos de presas (como se explica en la frecuencia numérica), mientras que con los organismos adultos no sucede lo mismo, pues mantienen los mismos niveles de diversidad durante las dos temporadas. Otra vez, parece que existe una segregación de los recursos entre adultos y jóvenes, pues tal como se mencionó anteriormente en la frecuencia numérica y el porcentaje de peso, los jóvenes son el grupo de edad que aprovecha los recursos de menor calidad (hábitat y alimento) durante la época seca del año. Esto puede tener una repercusión importante en su crecimiento y supervivencia.

Aunque no de forma significativa, la diversidad de la dieta disminuye en la época de secas (exceptuando a las hembras). Es posible explicar esta diferencia a partir de que en la época de secas existe una limitante en el alimento, lo cual concuerda muy bien con el ciclo típico de los cuerpos de agua anuales, en donde hacia el final de la época de lluvias e inicio del vaciado del bordo, quedan muy pocas presas y muchos depredadores (en este caso las tortugas; Alcocer *et al.* 2001). La dinámica del bordo tiene mucha importancia en la ecología de la población, pues determina la disponibilidad de los recursos (hábitat y dieta) para las tortugas, lo cual tiene una repercusión importante en su presencia y abundancia.

Considerando ambas épocas del año (lluvias y secas), sexo y edad con los datos de todas las muestras tanto de contenido estomacal como de excretas, las tortugas de la época de lluvias fueron las que presentaron una dieta más diversa (2.79) en comparación con las de la época de secas (2.66). Esta diferencia no fue significativa, pero si muestra una tendencia hacia una disminución general en la dieta hacia la época de secas (cuando los recursos son más escasos). En general, la diversidad de dieta de *K. integrum* está dada por la disponibilidad de las presas, ya que como mencionan Vogt y Guzmán-Guzmán (1988) para *K. leucostomum* en dos hábitat diferentes, los hábitos alimentarios no están preestablecidos sino marcados por la abundancia y presencia de las presas.

La similitud de la dieta entre sexo y edad fue muy alta en la época de lluvias, pero disminuyó en la época de secas (con valores de alrededor del 60 %). Esto indica una segregación en los recursos alimentarios por sexo y por edad, como también se ha observado en *K. herrerae* (Aguirre-León y Aquino-Cruz 2004). Esta repartición de los recursos estuvo dada por la escasez de presas y el aprovechamiento diferencial de los sexos (los machos consumieron materia animal y las hembras materia vegetal) y las edades (adultos machos y hembras consumieron un mayor número de presas que los jóvenes).

Los hábitos alimentarios de *Kinosternon integrum* en Tonatico reflejan la gran variación que hay en el grupo respecto a sus hábitos alimentarios (Mahmoud 1968; Hulse 1974; Punzo 1974; Moll 1990). La estrategia alimenticia de los kinostérnidos radica en la explotación de una gran cantidad de presas tanto animales como vegetales de distintos tamaños y formas de vida. No sólo se limitan al consumo de presas acuáticas sino también terrestres, las cuales son capturadas en la orilla o son consumidas cuando caen al agua de forma accidental. Otra forma de obtención de recursos es el consumo de carroña, actividad que al parecer esta muy generalizada en el grupo, pues se han encontrado incluso serpientes en su dieta (Villa 1973).

Tal como lo mencionan Aguirre-León y Aquino-Cruz (2004) para *K. herrerae*, la población de *K. integrum* en Tonatico ocupa un lugar importante en la pirámide trófica del bordo estacional. Es uno de los depredadores más importantes del sistema en el que habita, sin embargo, son importantes estudios más detallados sobre sus hábitos alimentarios tal como un análisis de espectrometría de masas del tejido de los individuos para determinar si realmente la materia vegetal que consume es digerida y metabolizada, aunque es importante considerar que este es el primer trabajo que describe de forma cuantitativa la dieta de *Kinosternon integrum*.

VIII. CONCLUSIONES

1. La población de *Kinosternon integrum* en Tonatico, Estado de México presentó entre octubre del 2003 y noviembre del 2004 un tamaño poblacional promedio de 196.86 individuos, con una población estructurada mayormente por organismos inmaduros (53.17 %).
2. La población presentó actividad estacional, ya que los individuos están activos de finales de mayo a noviembre. La abundancia por mes estuvo relacionada positivamente de forma significativa con la temperatura y precipitación mensual promedio.
3. Los machos fueron más largos que las hembras (utilizando las medidas usuales de la concha), aunque en el ancho y alto de la concha presentaron poca diferencia.
4. La población de Tonatico tuvo un tamaño de nidada promedio de cuatro huevos y la nidada estuvo relacionada positivamente y de forma significativa con el tamaño de la madre.
5. El esfuerzo reproductor fue bajo (0.043) y es el dato más pequeño reportado hasta la fecha para este género de tortugas.
6. *Kinosternon integrum* en Tonatico se reproduce en la temporada lluviosa del año, tiene un esfuerzo reproductor reducido y uno de los tamaños más grandes para el género. La estrategia de historia de vida de esta especie es típica de las tortugas del trópico seco.
7. *Kinosternon integrum* en Tonatico presentó hábitos alimentarios generalistas-oportunistas, con una dieta omnívora y diversa.

8. Tanto, machos, hembras y jóvenes presentaron poca variación entre ellos con respecto a la dieta. En la época de secas existió una diferenciación en la similitud de la dieta, lo cual sugiere una repartición de los recursos en esta época del año.

9. El bordo estacional donde habita *Kinosternon integrum* representa un subsidio para la especie, pues es una extensión de su hábitat.

IX. LITERATURA CITADA

Acuña, R., A. Castaing y F. Flores. 1983. Aspectos ecológicos de la distribución de las tortugas terrestres y semiacuáticas en el valle central de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 31(2):181-192.

Aguirre-León, G. y O. Aquino-Cruz. 2004. Hábitos alimentarios de *Kinosternon herrerae* Stejneger 1925 (Testudines: Kinosternidae) en el Centro de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 20(3):83-98.

Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo y L. Oseguera. 1999. Benthos of a perennially-astatic, saline, soda lake in Mexico. *International Journal of Salt Lake Research*. 8:113-126.

Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo, M. Lozano y L. Oseguera. 2001. Benthos of a seasonally-astatic, saline, soda lake in México. *Hydrobiologia*. 466:291-297.

Begon, M. 1989. *Ecología Animal. Modelos de cuantificación de poblaciones*. Trillas, México. Pp. 134.

Begon, M., M. Mortimer y D. J. Thompson. 1996a. *Population Ecology. A unified study of animals and plants*. Third edition. Blackwell Science. Osney Mead, U.K. Pp. 247.

Begon, M, J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996b. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Third Edition. Blackwell Science. Osney Mead, U.K. Pp. 1068.

Berry, J. F., M. E. Seidel y 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. y J. B. Iverson. 2001. *Kinosternon scorpioides* (Linnaeus), Scorpion Mud Turtle. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*. 725:1-11.

- Bjorndal, K. A. 1991. Diet mixing: Nonadditive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle, *Ecology*, 72(4):1234-1241.
- Booth, D. T. 1998. Egg size, and reproductive effort of the Australian broad-shelled river turtle, *Chelodina expansa*. *Journal of Herpetology*, 32(4):592-596.
- Brower, J. E., J. Zar y C. von Ende. 1997. Field and Laboratory Methods of General Ecology. Fourth Edition. Boston. Pp. 273.
- Bury, B. R. 1979. Population ecology of freshwater turtles. P. 571-603. En. Harless M., y H. Morlock. (Eds.) 1979. Turtles: Perspectives and research. John Wiley and Sons. New York. Pp. 696.
- Burke, V. J., J. W. Gibbons y J. L. Greene. 1994. Prolonged nesting forays by common mud turtles (*Kinosternon subrubrum*). *American Midland Naturalist*, 131:190-195.
- Burke, V. J., J. F. Lovich y J. W. Gibbons. 2000. Conservation of freshwater turtles. P. 156-179. En. Klemens, M. W. (ED.) 2000. Turtle Conservation. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 334.
- Carr, J. L. y R. B. Mast. 1988. Natural history observations of *Kinosternon herrerai* (Testudines: Kinosternidae). *Trianea*, 1:87-97.
- Casas-Andreu, G., G. Valenzuela-López y A. Ramírez-Bautista. 1991. Como Hacer una Colección de Anfibios y Reptiles. Cuadernos del Instituto de Biología No. 10. UNAM. México. Pp. 68.
- Casas-Andreu, G. 2002. *Kinosternon chimalhuaca* (Berry, Seidel y Iverson 1997). Casquito, casquito de burro. P. 267-268. En. Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N.

García-Aldrete y M. Quesada-Avenidaño. 2002 (ED). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología-UNAM. México. Pp. 568.

Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1983. Relationships of reproductive characteristics to body size in *Pseudemys scripta*. *Herpetologica*. 39(2):147-151.

Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1985. Egg components and reproductive characteristics of turtles: Relationships to body size. *Herpetologica*. 47(1):194-205.

Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1990. The evolution of turtle life histories. P. 45-54. En: Gibbons, J. W. 1990 (Ed.). Life History and Evolution of the Slider Turtle. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 368.

Congdon, J. D., J. L. Greene y J. W. Gibbons. 1986. Biomass of the freshwater Turtles: A geographic comparison. *The American Midland Naturalist*. 115(1): 165-173.

Congdon, J. D. y J. W. Gibbons. 1987, Morphological constraint on egg size: A challenge to optimal egg size theory? *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*. 84:4145-4147.

Congdon, J. D., A. E. Dunham y R. C. van Loben. 1994. Demographics of common snapping turtles (*Chelydra serpentina*): Implications for conservation and management of long-lived organisms. *American Zoologist*. 34:349-408

Congdon, J. D., R. D. Nagle, A. E. Dunham, C. W. Beck y O. M. Kinney. 1999. The relationship of body size to survivorship of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*): an evaluation of the "bigger is better" hypothesis. *Oecologia*. 121:224-235.

Corti, C. y M. A. Zuffi. 2003. Aspects of population ecology of *Testudo hermanni hermanni* from Asinara Island, NW Sardinia (Italy, Western Mediterranean Sea): Preliminary data. *Amphibia-Reptilia*. 24:441-447.

- Cunnington, D. C. y R. J. Brooks. 1996. Bet-hedging theory and eigenelasticity: A comparison of the life history of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) and snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Canadian Journal of Zoology*. 74:291-296.
- Challenger, A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. CONABIO-Instituto de Biología-Sierra Madre. México. Pp. 847.
- Charnov, E. L. 1993. Life History Invariants. Some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford University Press. Oxford. Pp. 167.
- Chen, T. y K. Lue. 1999. Food habits of the chinese striped-necked turtle, *Ocadia sinensis*, in the Keelung River, Northern Taiwán. *Journal of Herpetology*. 33(3):463-471.
- Christiansen, J. L. y A. E. Dunham. 1972. Reproduction of the yellow mud turtle (*Kinosternon flavescens flavescens*). *Herpetologica*. 28(2):130-137.
- Christiansen, J. L., J. A. Cooper, J. W. Bickham, B. J. Gallaway y M. D. Springer. 1985. Aspects of the natural history of the yellow mud turtle *Kinosternon flavescens* (Kinosternidae) in Iowa: A proposed endangered species. *The Southwestern Naturalist*. 30(3):413-425.
- Dunham, A. E., P. J. Morin y H. M. Wilbur. 1994. Methods for the study of reptile populations. P. 331-386. En. Gans, C. y R. B. Huey 1994 (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Volume 16. Ecology B. Defense and life history. New York.
- Edmonds, J. H. y R. J. Brooks. 1996. Demography, sex ratio, and sexual size dimorphism in a northern population of common musk turtles (*Sternotherus odoratus*). *Canadian Journal of Zoology*. 74:918-925.

- Epperson, D. M. y C. D. Heise. 2003. Nesting and hatchling of Gopher Tortoises (*Gopherus polyphemus*) in southern Mississippi. *Journal of Herpetology*. 37(2):315-324.
- Ernst, C. H. 2001. Some ecological parameters of the wood turtle, *Clemmys insculpta*, in southeastern Pennsylvania. *Chelonian Conservation and Biology*. 4(1):94-99.
- Ernst C. y R. W. Barbour. 1989. Turtles of the world. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 313.
- Ernst, C. H., J. E. Lovich y R. W. Barbour. 1994. Turtles of the United States and Canada. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 578.
- Ewert, M. A. y J. M. Legler. 1978. Hormonal induction of oviposition in turtles. *Herpetologica*. 34(3):314.-318.
- Espejel-González V. E. 2004. Aspectos biológicos del manejo del Chopontil, *Claudius angustatus* (Testudines: Sataurotypidae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología A. C. Jalapa, México. Pp. 62
- Etchberger, C. R. y L. M. Ehrhart. 1987. The reproductive biology of the female loggerhead musk turtle, *Sternotherus minor minor*, from the southern part of its range in central Florida. *Herpetologica*. 43(1):66-73.
- Ewert, M. A. y C. E. Nelson. 1991. Sex determination in turtles: diverse patterns and some possible adaptative value. *Copeia*. 1991(1):50-69.
- Ewert, M. A., R. A. Hatcher y J. M. Goode. 2004. Sex determination and ontogeny in *Malacochersus tornieri*, the pancake tortoise. *Journal of Herpetology*. 38(2):291-295.

Fachin, T. A., R. C. Vogt y M. F. G. Soares. 1995. Food habits of an assemblage of five species of turtles in the Rio Guapore, Rondonia, Brazil. *Journal of Herpetology*. 29(4):536-547.

Ferner, J. 1979. A review of marking techniques for amphibians and reptiles. Herpetological Circular No. 9. Society for the Study of amphibians and reptiles. Pp. 41.

Ford, D. K. y D. Moll. 2004. Sexual and seasonal variation in foraging patterns in the Stinkpot *Sternotherus odoratus*, in Southwestern Missouri. *Journal of Herpetology*. 38(2):296-301.

Flores-Villela O. 1993. Herpetofauna Mexicana: annotated list of the species of amphibians and reptiles of México, recent taxonomic changes, and new species. Carnegie Museum of Natural History. Pittsburg. .Pp. 73.

Flores-Villela, O. y G. R. Zug. 1995. Reproductive biology of the Chopontil, *Caludius angustatus* (Testudines:Kinosternidae) in southern Veracruz, México. *Chelonian Conservation and Biology*. 1(3):181-186.

Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.). 20(2):115:144.

Frazer, N. B. 1991. Life history and demography of the common mud turtle *Kinosternon subrubrum* in South Carolina, USA. *Ecology*. 72(6):2218-2232.

Frazer, N. B. y J. W. Gibbons 1990. Life tables of a slider turtle population. P. 183-200. En Gibbons J. W. 1990 (Ed.). Life History and Ecology of the Slider Turtle. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 368.

Georges, A. 1982. Diet of the Australian freshwater turtle *Emydura krefftii* (Chelonia:Chelidae), in a unproductive lentic environment. *Copeia*. 1982(2):331-336.

Gibbs, J. P. y G. D. Amato. 2000. Genetics and Demography in Turtle Conservation. P. 207-217. En. Klemens, M. W. 2000 (Ed.). *Turtle Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington, Pp. 334.

Gibbons, J. W. 1983. Reproductive characteristics and ecology of the mud turtle, *Kinosternon subrubrum* (Lacepede). *Herpetologica*. 39(3):254-271.

Gibbons, J. W. 1990a. Recommendations for futures research on freshwater turtles: what are the questions? P. 311-317. En Gibbons J. W. 1990 (Ed.). *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 368.

Gibbons, J. W. 1990b. The slider turtle. P. 3-18. En. Gibbons J. W. 1990 (Ed.). *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 368.

Gibbons, J. W. 1990c. Sex ratios and their significance among turtle populations. P. 171-182. En. Gibbons J. W. 1990 (Ed.). *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 368.

Gibbons, J. W., J. L. Greene y J. P. Schubauer. 1978. Variability in clutch size in aquatic chelonians. *British Journal of Herpetology*. 6:13-14.

Gibbons, J. W. y J. L. Greene. 1979. X-ray photography: A technique to determine reproductive patterns of freshwater turtles. *Herpetologica*. 35(1): 86-89.

Gibbons, J. W., J. L. Greene y K. K. Patterson. 1982. Variation in reproductive characteristics of aquatic turtles. *Copeia*. 1982(4):776-784.

Gibbons, J. W. y J. L. Greene. 1990. Reproduction in the slider and other turtles. P. 124-134. En. Gibbons, J. W. 1990 (Ed.). *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 368.

Gotelli, N. J. 1998. *A Primer of Ecology*. Second Edition. Sinauer. Sunderland. Pp. 236.

Graham, T. E. 1979. Life history techniques. P. 73-95. En. Harless M. y H. Morlock. 1979 (Eds.). *Turtles: perspectives and research*. John Wiley and Sons. New York. Pp. 696.

Hall, R. J., P. F. Henry y C. M. Bunk. 1999. Fifty-year trends in a box turtle population in Maryland. *Biological Conservation*. 88:165-172.

Haskell, A., T. E. Graham, C. R. Griffin y J. B. Hestbeck. 1996. Size related survival of headstarted Redbelly Turtles (*Pseudemys rubriventrus*) in Massashusetts. *Journal of Herpetology*. 30(4):524-527.

Harless, M. 1979. Social Behavior P. 475-492. En. Harless, M. y H. Morlok. 1979 (Ed.). *Turtles. Perspectives and Research*. John Wiley and Sons. New York. Pp. 695.

Hart, D. R. 1983. Dietary and habitat shift with size of red-eared turtles (*Pseudemys scripta*) in a southern Louisiana population. *Herpetologica*. 39(3):285-290.

Haxton, T. y M. Berrill. 2002. Seasonal activity of spotted turtles (*Clemmys guttata*) at the Northern limit of their range. *Journal of Herpetology*. 35(4):606-614.

Hellgren, E. C., R. T. Kazmaier, D. C. Ruthven III y D. R. Synatzske. 2000. Variation in tortoise life history: Demography of *Gopherus berlandieri*. *Ecology*. 81(5):1297-1310.

Henen, B. T. 2002. Reproductive effort and the reproductive nutrition of female desert tortoises: Essential field methods. *Integrate and Comparative Biology*. 42:43-50

Hulse, A. C. 1974. Food habits and feeding behavior in *Kinosternon sonoriense*. (Chelonia:Kinosternidae). *Journal of Herpetology*. 8(3):195-199.

Hulse, A. C. 1982. Reproduction and population structure in the turtle, *Kinosternon sonoriense*. *The Southwestern Naturalist*. 27(4):447-456.

INEGI 1981. Carta Topográfica. Cuernavaca. 1:250 000. México.

INEGI. 2002. Anuario Estadístico del Estado de México. Gobierno del Estado de México-INEGI. México. Pp. 680.

Iverson, J. B. 1982. Biomass in turtle populations: A neglected subject. *Oecologia*. 55:69-76.

Iverson, J. B. 1986. Notes of the natural history of the Oaxaca mud turtle *Kinosternon oaxacae*. *Journal of Herpetology*. 20(1):119-123.

Iverson, J. B. 1988. Distribution and status of Creaser's mud turtle, *Kinosternon creaseri*, *Herpetological Journal*. 1:285-291.

Iverson J. B. 1989. Natural history of the alamos mud turtle, *Kinosternon alamosae* (Kinosternidae). *The Southwestern Naturalist*. 34(1):134-142.

Iverson J. B. 1990. Nesting and parental care in the mud turtle, *Kinosternon flavescens*. *Canadian Journal of Zoology*. 68:230-233.

Iverson, J. B. 1991a. Phylogenetic Hypotheses for the evolution of modern Kinosternine turtles. *Herpetological Monographs*. 5:1-27

- Iverson J.B. 1991b. Life history and demography of the yellow mud turtle, *Kinosternon flavescens*. *Herpetologica*. 47(4):373-395.
- Iverson, J. B. 1991c. Patterns of survivorship in turtles (order Testudines). *Canadian Journal of Zoology*. 69:385-391.
- Iverson, J. B. 1992. Correlates of reproductive output in turtles (Order Testudines). *Herpetological Monographs*. 6:25-42.
- Iverson, J. B. 1993. Reproductive ecology of the painted turtle (*Chrysemys picta*) in the Nebraska Sandhills and across its range. *Copeia* 1:1-21.
- Iverson, J. B. 1997b. Local and geographic variation in the reproductive biology of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Herpetologica*. 53(1):96-117.
- Iverson, J.B. 1998. Molecules, morphology, and mud turtle phylogenetics (Family Kinosternidae). *Chelonian Conservation and Biology*. 3(1):113-117
- Iverson J.B. 1999. Reproduction in the Mexican mud turtle *Kinosternon integrum*. *Journal of Herpetology*. 33(1):144-148.
- Iverson, J. B. 2001. Reproduction of the river cooter, *Pseudemys concinna*, in Arkansas and across its range. *The southwestern naturalist*. 46(3):364-370.
- Iverson, J. B. 2002. Reproduction in female razorback musk turtles (*Sternotherus carinatus*: Kinosternidae). *The Southwestern Naturalist*. 47(2):215-224.
- Iverson, J. B. y J. F. Berry. 1979. The mud turtle genus *Kinosternon* in northeastern México. *Herpetologica*. 35(4):318-324.

Iverson J.B., E. L. Barthelmeß, G. R. Smith y C. E. DeRivera. 1991. Growth and reproduction in the mud turtle *Kinosternon hirtipes* in Chihuahua, México. *Journal of Herpetology*. 25(1):64-72.

Iverson J. B. y G. R. Smith. 1993. Reproductive ecology of the painted turtle (*Chrysemys picta*) in the Nebraska Sandhills and across its range. *Copeia*. 1993(1):1-21.

Iverson, J. B. y P. E. Moler. 1997. The female reproductive cycle of the Florida softshell turtle (*Apalone ferox*). *Journal of Herpetology*. 31(3):399-409.

Iverson, J. B., H. Higgins, A. Siruknik y C. Griffiths. 1997. Local and geographic variation in the reproductive biology of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Herpetologica*. 53(1):97-117.

Iverson J. B., C. A. Young y J. F. Berry. 1998. *Kinosternon integrum* (LeConte). Mexican Mud Turtle. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*. 652:1-6.

Janzen, F. J. 1994. Vegetational cover predicts the sex ratio of hatchling turtles in natural nests. *Ecology*. 75(6):1593-1599.

Janzen, F. J., J. K. Tucker y G. L. Paukstis. 2000. Experimental analysis of an early life-history stage: Selection on size of hatchling turtles. *Ecology*. 81(1):2290-2304.

Janzen, F. J. y C. L. Morjan. 2002. Egg size, incubation temperature and posthatching growth in Painted turtles (*Chrysemys picta*). *Journal of Herpetology*. 36(2):308-311.

Krebs, C. J. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. 2ª Edición. Harla. México. Pp. 753.

Krebs, C. J. 1996. *Ecological Methodology. Second Edition*. Addison Wesley Longman. Menlo Park, California. Pp. 620.

- Kuchling, G. 1999. *The Reproductive Biology of the Chelonia*. Springer. New York.
- Lampert, W. y U. Sommer. 1997. *Limnoecology. The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press. New York. Pp. 382.
- Legler, J. M. 1966. Notes on the natural history of a rare Central American turtle, *Kinosternon angustipons* (Legler). *Herpetologica*. 22(2):118-123.
- Legler, J. M. 1977. Stomach flushing: A technique for chelonian dietary studies. *Herpetologica*. 33(2):281-284.
- Lindeman, P. V. 1996. Comparative life history of painted turtles (*Chrysemys picta*) in two habitats in the inland pacific northwest. *Copeia*. 1996(1):114-130.
- Longshore, K. M., J. R. Jager y J. M. Sappington. 2003. Desert tortoise survival at two eastern Mojave Desert sites: Death by short-term drought? *Journal of Herpetology*. 37(1):169-177.
- MacCulloch, R. D. y D. M. Secoy. 1983. Demography, growth and food of western painted turtles, *Chyrsemys picta bellii* (Gray) from southern Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology*. 61:1499-1509
- Mahmoud, I. Y. 1968. Feeding behavior in kinosternid turtles. *Herpetologica*. 24(4):300-305.
- Mahmoud, I. Y. y J. Klicka. 1979. Feeding, drinking and excretion. P. 229-246. En. Harless M., y H. Morlock. 1979 (Eds.). *Turtles: Perspectives and research*. John Wiley and Sons. New York. Pp. 696.

- Manly, B. F. 1994. *Multivariate Statistical Methods. A primer. Second Edition.* Champan and Hall. London. Pp. 215.
- Martínez-Gómez, J. 2003. Historias de vida. P. 335-361. En. Gómez de Silva, H. y Oliveras de Ita A. 2003 (Eds.). *Conservación de Aves. Experiencias en México.* CIPAMEX-National Fish and Wildlife Foundation-CONABIO. México. Pp. 408.
- McPherson, R. J. y K. R. Marion. 1981. The reproductive biology of female *Sternotherus odoratus* in an Alabama population. *Journal of Herpetology*. 15(4):389-396.
- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28:29-117.
- Mitchell, J. C. 1988. Population ecology and life histories of the fresh water turtles *Chrysemys picta* and *Sternotherus odoratus* in an urban lake. *Herpetological Monographs*. 2:40-61.
- Mitchell, J. C. y C. W. Klemens. 2000. Primary and secondary effects of habitat alteration. P. 5-32. En. Klemens, M. W. 2000 (Ed.). *Turtle Conservation.* Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 334.
- Moorhead, D., D. Hall y M. Willig. 1998. Succession of macroinvertebrates in playas on the Southern High Plains, USA. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 17(4):430-442.
- Moll, D. 1990. Population sizes and foraging ecology in a tropical freshwater stream turtle community. *Journal of Herpetology*. 24(1):48-53.
- Moll, D. y E. O. Moll. 2004. *The Ecology, Exploitation and Conservation of River Turtles.* Oxford University Press. New York. Pp. 393.

Morales-Verdeja, S. A. y R. C. Vogt. 1997. Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*. *Copeia*. 1997 (1):123-130.

Orians, G. H. y M. E. Soulé 2001. Introduction. P. 1- 9. En. Soulé, M. E., G. H. Orians. 2001 (Eds.). *Conservation Biology. Research Priorities for the Next Decade*. Island Press. Washington. Pp. 307.

Parmenter, R. R. y H. W. Avery. 1990. The feeding ecology of the slider turtle. P. 257-266. En. Gibbons, J. W. 1990 (Ed.). *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp. 368.

Pedrono, M., L. L. Smith, A. Sarovy, R. Bourou y H. Tiamdray. 2001. Reproductive ecology of the Ploughshare tortoise (*Geochelone yniphora*). *Journal of Herpetology*. 35(1):151-156.

Peterson, C. C. y P. A. Stone. 2000. Physiological capacity for estivation of the sonoran mud turtle, *Kinosternon sonoriense*. *Copeia*. 2000(3):684-700

Pianka, E. R. 1994. *Evolutionary Ecology*. Fifth Edition. Harper Collins. New York. Pp. 486.

Pollock, K. H., J. D. Nichols, C. Brownie y J. Hines. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*. 107:1-97

Pough, H. F., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky y K. D. Wells. 2001. *Herpetology*. Second Edition. Prentice Hall. New Jersey. Pp. 612.

Plummer, M. V. 1979. Collecting and marking. P. 45-55. En. Harless M. y H. Morlock. 1979 (Eds.). *Turtles: perspectives and research*. John Wiley and Sons. New York. Pp. 696.

Plummer, M. V. y D. B. Farrar. 1981. Sexual dietary differences in a population of *Trionyx muticus*. *Journal of Herpetology*. 15(2):175-179.

Primack, R. B. 2002. *Essentials of Conservation Biology*. Third Edition. Sinauer. Sunderland, USA. Pp. 697.

Pritchard, P.C. 1979. Taxonomy, evolution and zoogeography. P. 1-42. En. Harless M. y H. Morlock. 1979 (Eds.). *Turtles: perspectives and research*. John Wiley and Sons. New York. Pp. 696.

Pritchard, P.C. y P. Trebbau. 1984. The turtles of Venezuela. Society for the Study of amphibians and reptiles. Pp. 466.

Punzo, F. 1974. A qualitative and quantitative study of the food items of the yellow mud turtle, *Kinosternon flavescens* (Agassiz). *Journal of Herpetology*. 8(3):267-269.

Ream, C y R. Ream. 1966. The influence of sampling methods on the estimation of population structure in painted turtles. *The American Midland Naturalist*. 75(2):325-380.

Ranher, A. C. 2002. *Methods of Multivariate Analysis*, Second Edition. Wiley-Interscience. New York. Pp. 708.

Reese, D. A. y H. H. Welsh 1998. Comparative demography of *Clemmys marmorata* populations in the Trinity River of California in the context of dam-induced alterations. *Journal of Herpetology*. 32(4):505-515.

Richmond, N. D. 1945. Nesting habits of the mud turtle. *Copeia*. 1945(4):217-219.

Rodríguez-Romero, F., F. R. Méndez, R. García-Collazo y M. Villagrán-Santa Cruz. 2002. Comparación de esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del Género

Sceloporus (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.). 85:181-188.

Rodríguez-Romero, F. 2004. Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis Doctoral. UNAM. México. Pp. 151.

Roff, D. A. 2002. Life History Evolution. Sinauer. Sunderland. Pp. 527.

Roosenburg, W. M. y K. C. Kelley. 1996. The effect of egg size and incubation temperature on growth in the turtle, *Malaclemys terrapin*. *Journal of Herpetology*. 30(2):198-204.

Rowe, J. W. y W. Parsons. 2000. Diet of the midland painted turtle (*Chrysemys picta marginata*) on Beaver Island, Michigan. *Herpetological Review*. 31(1):16-17.

SAS, Institute Inc. 2002. JMP. Statistical Discovery Software. Ver. 5.0.1. Cary, USA.

Seger, J. y W. Stubblefield. 2002. Models of Sex Ratio Evolution. P.2-25. En: Hardy, I. 2002 (Ed.). Sex Ratios. Concepts and Research Methods. Cambridge University Press. Cambridge. Pp. 442.

Shine, R. y J. B. Iverson. 1995. Patterns of survival, growth and maturation in turtles. *Oikos*. 72:343-348.

Smith, C. C. y S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*. 108:499-506.

Smith, G. R. y J. B. Iverson. 2002. Sex ratio in common musk turtles (*Sternotherus odoratus*) in a North-Central Indiana lake: a long-term study. *American Midland Naturalist*. 148:185-189.

Stearns, S. C. 1977. The evolution of life history traits. A critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8:145-171.

Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. New York. Pp. 249.

Tinkle, D. W., J. D. Congdon y P. C. Rosen. 1981. Nesting frequency and success: Implications for the demography of painted turtles. *Ecology*. 62(6):1426-1432.

Toledo, A. y L. Bozada. 2002. El delta del río balsas. Medio ambiente, pesquerías y sociedad. SEMARNAT-INE-COLMICH. Pp. 294.

Tucker, J. K. 2001. Clutch frequency in the Red-Eared Slider (*Trachemys scripta elegans*). *Journal of Herpetology*. 35(4):664-668.

Tucker, J. K. y F. J. Janzen. 1999. Size-biased mortality due to predation in a nesting freshwater turtle, *Trachemys scripta*. *American Midland Naturalist*. 141(1):198-203.

Villa, J. 1973. A snake in the diet of a kinosternid turtle. *Journal of Herpetology*. 7(4):379-380.

Vogt, R. C. y S. Guzman-Guzman. 1988. Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. *Copeia*. 1988(1):37-47.

Wilbur, H. M. y P. J. Morin 1994. Life History Evolution in Turtles. En: Gans, C. y R. B. Huey. 1994 (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Volume 16. Ecology B. Defense and life history. New York.

- Wilson, D. S., D. J. Morafka, C. R. Tracy y K. A. Nagy. 1999. Winter activity of juvenile desert tortoises (*Gopherus agassizii*) in the Mojave Desert. *Journal of Herpetology*. 33(3):496-501.
- Wilson, K. y I. C. Hardy. 2002. Statistical analysis of sex ratios: an introduction. P. 48-92. En. Hardy, I. C. 2002 (Eds.). *Sex Ratios. Concepts and Research Methods*. Cambridge University Press. Cambridge. Pp. 442.
- Woolrich P. G., L. Oliver L. y J. A. Lemos E. 2005. *Anfibios y Reptiles del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla*. UNAM-CONABIO. México. Pp. 54.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. Prentice Hall. New Jersey. Pp. 662.
- Zug, G. P., L. J. Vitt y J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles*. Second Edition. Academic Press. San Diego. Pp. 630.